



ТРУДЫ
Мензбировского
орнитологического
общества

Том 1



ТРУДЫ
Мензбировского
орнитологического общества

The Menzbier Ornithological Society
Orenburg State Pedagogical University
Institute of Biogeography and Landscape Ecology of DSPU

ARCHIVES
of the Menzbier
Ornithological Society

Volume 1

Collected Papers
of the XIII International
Ornithological Conference
of the Northern Eurasia

(Orenburg, 30 April – 6 May 2010)

Editor-in-Chief
Dr. Sc. V.P. Belik

Makhachkala, Russia
2011



Мензбировское орнитологическое общество
Оренбургский государственный
педагогический университет
НИИ биогеографии и ландшафтной
экологии ДГУ



ТРУДЫ

Мензбировского орнитологического общества

Том 1

Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии

(Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.)

Ответственный редактор
доктор биологических наук
В.П. Белик

Махачкала
2011

УДК 598.2
ББК 28.35
Т-11

Печатается по решению
Пленума ЦС МОО от 21.02.2011 г., г. Москва

Рецензенты:

профессор В.Г. Бабенко,
доктор биологических наук П.С. Томкович

Редакционная коллегия:

В.П. Белик, В.М. Галушин, Г.С. Джамирзоев, М.В. Калякин,
А.Ф. Ковшарь, Е.Н. Курочкин, Е.Э. Шергалин, А.В. Белоусова (секретарь)

Редакторы:

В.П. Белик, Г.С. Джамирзоев

**Труды Мензбирова орнитологического общества, том 1: Материалы
XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии.
– Махачкала, АЛЕФ (ИП Овчинников), 2011. – 360 с.**

ISBN 978-5-4242-0033-5

В сборник Трудов МОО включены избранные материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии, состоявшейся в г. Оренбурге 30 апреля – 6 мая 2010 г. Тематика статей касается истории Мензбирова орнитологического общества и палеорнитологии, общих проблем орнитологии, фауны и систематики птиц, их экологии и эволюции, а также вопросов охраны редких видов. Среди информационных материалов публикуется Резолюция XIII Орнитологической конференции Северной Евразии, состав руководящих органов МОО, избранных на XIII Орнитологической конференции, и состав Орнитологического комитета Северной Евразии.

Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 1: Collected papers of the XIII International Ornithological Conference of the Northern Eurasia. – Makhachkala, Russia, 2011. – 360 p.

Collection of papers of the Menzbier Ornithological Society contains selected materials from the XIII International Ornithological Conference of Northern Eurasia, held in Orenburg on 30 April – 6 May 2010. This volume includes the articles on the history of the Menzbier Ornithological Society and paleornithology, issues problems of ornithology, avifauna, systematic, ecology and evolution of birds, and also conservation of rare species. Resolution of the XIII Ornithological Conference of Northern Eurasia, list of members of the steering body of the Society, nominated at the Conference and list of members of the Ornithological Committee of the Northern Eurasia are also published in the book.

ISBN 978-5-4242-0033-5

© Коллектив авторов, 2011

© Мензбирова орнитологического общества, 2011

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	 9
Курочкин Е.Н. История Мензбировского орнитологического общества: события, имена, судьбы	11
ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ОРНИТОЛОГИИ	
Носков Г.А. Изменчивость параметров миграционной активности в годовом цикле сезонных явлений птиц и ее роль в микроэволюционном процессе	17
Бёме И.Р. Онтогенез акустических сигналов выводковых и птенцовых птиц: эволюционные аспекты	31
Венгеров П.Д., Родионова С.А. Концентрация протопорфирина в скорлупе и изменчивость окраски яиц у различных ржанкообразных и воробьинообразных	42
Резанов А.А., Резанов А.Г. Синантропизация птиц как популяционное явление: классификации, индекс синантропизации и критерии его оценки	55
Симонов С.А., Матанцева М.В. Использование длительной звукозаписи со встроенного в гнездо микрофона в качестве регистратора активности птиц	70
Курочкин Е.Н. Этапы развития отечественной палеорнитологии	79
Шергалин Е.Э. Иностранные книги с включением работ орнитологов Северной Евразии	...103
ФАУНА И СИСТЕМАТИКА ПТИЦ	
Ковшарь А.Ф. Птицы Тянь-Шаня (в пределах западной, среднеазиатской половины)	...110
Бакка С.В. Динамика орнитофауны центра Русской равнины в XX веке в условиях растущего антропогенного пресса	...125
Преображенская Е.С. Изменения гнездового населения птиц Приунженской низменности за последние 30 лет (с конца 1970-х по начало 2010-х годов)	...138
Тарасов В.В. Динамика фауны птиц лесостепного Зауралья во второй половине XX – начале XXI веков	...159
Ананин А.А. Итоги и перспективы 25-летнего опыта организации орнитологического мониторинга в Баргузинском заповеднике	...174
Цвелых А.Н., Тайкова С.Ю. Птицы раннего голоцена из мезолитической стоянки Ласпи–VII в Крыму	...186
Малых И.М., Редькин Я.А. Новые данные по географической изменчивости и систематике чернобровой (<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>) и восточной дроздовидной (<i>A. orientalis</i>) камышевок	...195

ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПТИЦ

Авилова К.В. Механизмы коммуникации гусеобразных птиц в свете концепции биологического сигнального поля	...204
Зиновьев А.В. Некоторые особенности мускулатуры и связочной системы задних конечностей мезозойской зубатой птицы гесперорниса (<i>Hesperornis regalis</i> Marsh, 1872)	...218
Брагин Е.А., Катцнер Т., Брагин А.Е. Летние скопления крупных пернатых хищников, и проблема оценки их численности	...234
Резанов А.Г., Резанов А.А. Оценка трофических жизненных форм у птиц методами кластерного и факторного анализа	...241
Рахимов И.И., Лыков Е.Л., Храбрый В.М. Освоение птицами урбанизированных ландшафтов Европейской части России	...256
Градов И.П., Малашкин А.В. Модель влияния хищника и других факторов на изменение плотности гнездования	...269
Гаврило М.В. Гнездовые местообитания белой чайки <i>Pagophila eburnea</i> в Российской Арктике	...273
Брагин Е.А. Репродуктивная эффективность кладок разной величины у хищных птиц семейства <i>Falconidae</i>	...288
Тильба П.А., Мнапеканов Р.А. Сапсан на Северном Кавказе	...297

ОХРАНА ПТИЦ

Букреев С.А., Джамирзоев Г.С. Результаты второй инвентаризации КОТР международного значения на Северном Кавказе и в Предкавказье	...312
Буйволов Ю.А., Очагов Д.М., Назырова Р.И., Виляева Н.А. Роль заповедников и национальных парков России в охране редких и исчезающих видов птиц	...327
Рябцев В.В. Мигрирующие птицы Восточной Сибири – жертвы неблагоприятия южно-азиатских зимовок	...336

ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Резолюция XIII Орнитологической конференции Северной Евразии (Оренбург, 30.04.-06.05.2010)	...350
Центральный Совет Мензбирова орнитологического общества	...355
Орнитологический комитет Северной Евразии	...356

CONTENTS

Preface	 9
Kurochkin E.N. The Menzbier Ornithological Society history: events, names, fortunes	11
GENERAL PROBLEMS of ORNITHOLOGY	
Noskov G.A. Variability of the characteristics of migratory activity in the annual cycle of seasonal events of birds and its role in microevolution	17
Beme I.R. Ontogenesis of the acoustic signals in altricial and precocial birds: evaluative aspects	31
Vengerov P.D., Rodionova S.A. Protoporphyrin concentration in the eggshell and variability of the egg coloration in various Charadriiformes and Passeriformes	42
Rezanov A.A., Rezanov A.G. Synanthropization of birds as population phenomena: classifications, index of synanthropization and criteria of its assessment	55
Simonov S.A., Matantseva M.V. Using of long-time sound recording by a microphone built into a nest in the study of bird behaviour	70
Kurochkin E.N. Stages of paleornithology development in our country	79
Shergalin J.E. The foreign books with contribution of ornithologists of the Northern Eurasia	...103
AVIFAUNA and SYSTEMATIC of BIRDS	
Kovshar A.F. Birds of Tien Shan (within the limits of Western, Middle Asian half)	...110
Bakka S.V. Avifauna trends on the centre of the Russian plain at XX century under conditions of the increasing human impact	...125
Preobrazhenskaya E.S. Changes of breeding bird populations in the Unzha river valley lowland during last 30 years (since the end of 1970s to the beginning of 2010s)	...138
Tarasov V.V. Dynamics of the avifauna in the forest-steppe zone in the Trans-Urals part of Western Siberia in the second half of XX – beginning of XXI century	...159
Ananin A.A. Results and prospects of 25-year-old experience of the organization of ornithological monitoring in Barguzinsky Nature Reserve	...174
Tsvelykh A.N., Taykova S.Y. Birds of the Early Holocene from the Mesolithic camp Laspy–VII in the Crimea	...186
Malykh I.M., Red'kin Ya.A. New data on geographic variability and systematics of the Black-browed Reed-warbler (<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>) and Oriental Reed-warbler (<i>A. orientalis</i>)	...195

ECOLOGY and EVOLUTION of BIRDS

Avilova K.V. Communication mechanisms of Anseriform birds in the light of the biological signal field conception	...204
Zinoviev A.V. On some peculiarities of hindlimb muscles and ligaments of Mesozoic toothed bird <i>Hesperornis</i> (<i>Hesperornis regalis</i> Marsh, 1872)	...218
Bragin E.A., Katzner T., Bragin A.E. The summer concentrations of large birds of prey and problem of their number estimation	...234
Rezanov A.G., Rezanov A.A. Assessment of bird trophical life forms by methods of clustering and factor analysis.	...241
Rakhimov I.I., Lykov E.L., Khrabry V.M. Populations of birds in urban landscapes of the European part of Russia	...256
Gradov I.P., Malashkin A.V. Model of influence of a predator and other factors on the change of breeding bird density	...269
Gavrilo M.V. The breeding habitats of the Ivory Gull <i>Pagophila eburnea</i> in the Russian Arctic	...273
Bragin E.A. Reproductive efficiency of the clutches of different size in the birds of prey of Falconidae family	...288
Tilba P.A., Mnatsekanov R.A. The Peregrine Falcon in the North Caucasus	...297

CONSERVATION of BIRDS

Bukreev S.A., Dzhamirzoev G.S. The results of the second inventory of IBAs in the North Caucasus and Ciscaucasia	...312
Buyvolov Y.A., Ochagov D.M., Nazyrova R.I., Vilyaeva N.A. The role of the State strictly protected Nature Reserves and National Parks of Russia in the conservation of rare and endangered birds	...327
Ryabtsev V.V. East Siberian migratory birds as victims of problematic South Asian wintering places	...336

INFORMATION

Resolution of the Ornithological Conference of the Northern Eurasia (Orenburg, 30.04.-06.05.2010)	...350
Central Council of the Menzbier Ornithological Society	...355
Ornithological Committee of the Northern Eurasia	...356

ПРЕДИСЛОВИЕ

Орнитологи старшего поколения хорошо помнят, как на протяжении 25 лет вопрос о создании орнитологического общества поднимался практически на каждой Всесоюзной орнитологической конференции – от самой первой (Ленинград, 1956) до восьмой (Кишинев, 1981), но получить на это разрешение высоких инстанций было невозможно. Наконец 19 февраля 1983 года это долгожданное общество было создано и названо Всесоюзным орнитологическим (ВОО); с тех пор день этот в нашей стране принято считать «Днем орнитолога». Уже через 8 лет в рядах ВОО было 2350 индивидуальных и 15 коллективных членов. Возникло 30 территориальных отделений. Был разработан статус Почетного члена общества и на первом съезде ВОО, проходившем в 1986 г. в Ленинграде, этого звания удостоились 13 самых уважаемых орнитологов страны.

С 1985 г. Общество начало издавать Информационный бюллетень и продолжило проведение начатых еще в 70-х гг. В.Д. Ильичевым «Мензбировских чтений» с несколькими важными проблемными докладами по фундаментальным направлениям орнитологии. Мензбировские научные чтения были проведены в Москве, Киеве, Ленинграде и дважды – в Туле, на родине М.А. Мензбира. При Обществе работало несколько рабочих групп - по отдельным проблемам орнитологии и по изучению отдельных систематических групп птиц – журавлей (РГЖ), куликов (РГК), хищных птиц и сов; гусей и казарок (РГГ); сейчас многие из них имеют свои издания и считаются самостоятельными образованиями. ВОО проведено более 45 конференций и совещаний по различным вопросам орнитологии, а также издан ряд научных сборников – «Актуальные проблемы орнитологии» (1986), «Современные проблемы орнитологии» (1990) и др., не объединяемых, однако, в единую серию Трудов Общества.

Распад в 1991 г. единой страны повлек за собой большие изменения. Всесоюзное общество поменяло свое название и стало Мензбировским, исчезли его республиканские филиалы-отделения, многие из

которых превратились в самостоятельные общества (Украинское, Узбекское), а большинство просто перестало существовать. Почти 10 лет Орнитологическое общество не подавало никаких признаков жизни. И только с 2001 г. (съезд МОО в Казани), благодаря героическим усилиям президента Е.Н. Курочкина, Мензбировское орнитологическое общество стало медленно восстанавливаться, хотя финансовые проблемы, введение национальных валют в странах СНГ и пограничные кордоны между новыми странами сильно тормозили воссоединение орнитологов. Лишь сейчас, в эпоху Интернета и мобильной связи, стало возможным хотя бы частично решать многие из проблем коммуникации. Проведенную в 2010 г. перерегистрацию прошли 111 человек, вступили в Общество 63, в том числе 29 в Казахстане и 25 в республиках Средней Азии, где созданы два отделения МОО – Казахстанское и Среднеазиатское; по-прежнему работают Северо-Кавказское и Бурятское отделения МОО. Сайт Общества обновлен и ждет от членов МОО регулярного поступления информации.

На очередном Пленуме Центрального Совета МОО (Москва, 21 февраля 2011 г.) принято решение об издании серии **«Труды Мензбировского орнитологического общества»**. Первым томом решено издать полные тексты избранных докладов состоявшейся в Оренбурге в апреле-мае 2010 г. XIII Международной Орнитологической конференции Северной Евразии (вторая часть в виде 10 докладов и 3 кратких сообщений публикуется в Зоологическом журнале). Открывает первый том Трудов очерк истории Мензбировского орнитологического общества.

В дальнейшем планируется регулярное (желательно – ежегодное) издание Трудов, в которых будут печататься результаты исследований членов Общества. В идеале мы будем стремиться к постепенному превращению этого продолжающегося издания в периодическое – в виде орнитологического журнала. Успех этих планов полностью зависит от активности членов нашего Общества.

*Президент МОО проф. А.Ф. Ковшарь
Почетный президент МОО проф. Е.Н. Курочкин*

История Мензбировского орнитологического общества: события, имена, судьбы

Е.Н. Курочкин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
enkur@paleo.ru

The Menzbier Ornithological Society history: events, names, fortunes. – Kurochkin Evgeny N. – It is a short story about birth and two basic periods of activity of the Menzbier Ornithological Society – till and after 1991, and also on an attempt of its transformation into the Russian Society of Preservation and Studying of Birds named of M.A. Menzbier.

Key words: Menzbier Ornithological Society, The Russian Society of Preservation and Studying of Birds, Ornithological Conferences of Northern Eurasia.

19 февраля 1983 года после многих безуспешных попыток, начатых ещё в 1930-е годы Г.П. Деметьевым, на Учредительном собрании, в котором участвовало более 200 орнитологов из 13 союзных республик, было создано Всесоюзное орнитологическое общество (ВОО)!

Президентом ВОО по всеобщему одобрению избрали профессора В.Д. Ильичева, признанного лидера советской орнитологии, вице-президентами – В.Р. Дольника, Е.Н. Курочкина, А.К. Рустомова и В.Е. Флинта, ученым секретарем – В.А. Зубакина. Эту дату – 19 февраля – мы постановили считать Днем орнитолога.

Позитивному решению вопроса об организации общества (ведь тогда для этого требовалось не только решение Президиума АН СССР, но и одобрение ЦК КПСС) безусловно способствовало успешное проведение в Москве в 1982 году XVIII Международного орнитологического конгресса, а также служба в те годы Е.Н. Курочкина в Президиуме Академии наук СССР.

К 1990 году Всесоюзное орнитологическое общество насчитывало около 2500 индивидуальных и 15 коллективных членов. По всему Советскому Союзу было организовано 30 отделений Общества. Велась активная работа: под эгидой ВОО действовали рабочие группы по журавлям, дрофам, хищным, куликам, врановым птицам, водно-болотным птицам, по изучению птиц Азово-Черноморского бассейна, хорошо работали отделения ВОО, вышли два сборника статей. Затем мы добились издания серийной "Современной орнитологии" – по существу Трудов ВОО, которых вышло 4 тома (1990, 1991, 1992, 1998), издавались Информационные бюллетени (9 номеров), регулярно проводились пленумы Центрального совета ВОО, налаживалась активная

работа с любителями птиц. Регулярно проводились также конкурсы им. А.Н. Формозова на лучшие научно-популярные орнитологические публикации, велся активный обмен периодическими изданиями с зарубежными орнитологическими обществами, организовывались Всесоюзные орнитологические конференции, проводились Мензбировские чтения с направляющими проблемными докладами по фундаментальным вопросам орнитологии.

В целом, Общество неуклонно шло к успехам и процветанию. Вся история ВОО за эти годы довольно полно отражена в Информационных бюллетенях. В штате ВОО состояли 3 единицы – секретаря, референта и главного бухгалтера. Общество находилось в составе Отделения общей биологии АН СССР и поддерживалось дотациями Планово-финансового управления АН СССР, которые использовались в основном на зарплату штатным единицам, на почтовые расходы, канцелярские товары и т.п. У Общества была даже маркировочная почтовая машинка, так как велась громадная переписка и в пределах Союза, и с заграницей. Аппарат Общества и все его дела размещались под крылом лаборатории В.Д. Ильичева в 1-ом Котельническом переулке.

Но в 1991 году Советский Союз рухнул, и наше Общество больше не могло оставаться Всесоюзным. Вместе с этим всеобщая тяга к самостийности привела к выходу из Общества многих отделений и обретению ими мнимой самостоятельности. Большинство таких самостоятельных обществ вскоре кануло в лету. В такой ситуации 11 февраля 1992 года состоялся Чрезвычайный съезд общества, который проголосовал переименовать его в Мензбировское орнитологическое общество (МОО).

В это же время Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова лишился домика в Котельническом, где помещалась лаборатория В.Д. Ильичева, аппарат Общества и весь архив ВОО. Нас приютил Зоомузей МГУ, а директор Зоомузея О.Л. Россолимо разрешила объявить адресом МОО Отдел орнитологии Зоомузея. Сюда же переместились библиотека МОО и наиболее ценная часть архива Общества. К сожалению, в это тяжелое для нас время президент Общества В.Д. Ильичев совершенно отошел от общественных дел.

В этой критической ситуации, по сути клинической смерти Мензбировского общества, несколько его прежде активных функционеров в 1992 году начали кампанию по созданию нового общества – Союза охраны птиц. Эта их работа увенчалась успехом, и 9 февраля 1993 года новое общество – Союз охраны птиц России – было организовано, а 7 мая 1993 года – зарегистрировано в Министерстве юстиции РФ.

Наступил самый тяжелый период в жизни Общества. Фактически распалось его руководство. Еще продолжали действовать отдельные рабочие группы, но ввиду разрыва связей, обвала рубля и подорожания проезда и гостиниц, ни о каких пленумах Центрального совета, конференциях и информационных бюллетенях не могло быть и речи. Самое прискорбное – фактически прервались контакты между орнитологами новых государств СНГ, да и между российскими тоже.

В 1992–1994 гг. мы сделали 3 попытки юридически зарегистрировать Мензбировское общество в Министерстве юстиции РФ, но по субъективным чиновничьим причинам эти наши действия не дали результатов. Президиум Российской Академии наук в 1992–1993 гг. еще продолжал поддерживать свои научные общества небольшими дотациями. В 1997 году издательство "Наука" неожиданно предложило опубликовать четвертый выпуск "Современной орнитологии", уже давно подготовленный к печати, но это была последняя прекрасная страница нашего издания. Дальше все перешло на коммерческую почву.

В 1994 году прекратилось дотирование научных обществ Академией наук. Денег на содержание секретаря и референта не стало, еще некоторое время на остатки средств мы содержали бухгалтера, который регулярно подавал в налоговую инспекцию соответствующие отчеты. Но затем средства стали иссякать, возникла необходимость перерегистрировать банковский счет вместе с оформлением Общества в Минюсте как самостоятельной общественной организации, чего мы сделать не смогли. Удалось лишь снять остатки денег с банковского счета, после чего в 1995 году освободились от бухгалтера. И потом мы залегли на дно.

Академия наук, в соответствии с Новым законом об общественных организациях, лишилась научных обществ в своем составе. Только в 2005 году в Академии нашли некоторый выход из этой тупиковой ситуации, в соответствии с которым научные общества по профилю их деятельности отошли под научно-методическое руководство соответствующих отделений Российской академии наук.

Мензбировское общество потихоньку продолжало, и быть, и не быть. В начале 2000-х годов нам удалось восстановить публикацию Информационного бюллетеня, который рассылался почтой приблизительно 200 оставшимся членам МОО, часть из которых продолжала платить членские взносы. Затем этот Информационный бюллетень преобразовали в электронную форму. Создали сайт МОО в Интернете. А на 2001 год мы стали готовить 11-ю Орнитологическую конференцию в Казани. В организации и проведении ее ведущую роль сыграл И.И. Рахимов.

На этой конференции после длительного перерыва был проведен Съезд МОО. Съезду было предложено рассмотреть вопрос возможной судьбы МОО: распустить его или восстановить жизнь Общества и тогда переизбрать его руководство? Формально вплоть до 2001 года Президентом Общества оставался В.Д. Ильичев. Выступления были эмоциональными и часто полемичными. Выступили 24 человека. Большинство высказалось за безусловную необходимость Общества и возобновление его активной работы. Но раздавались и голоса распустить Съезд, подготовить его в будущем или заняться организацией нового общества профессиональных орнитологов, выйдя из-под крыла Российской академии наук. Фактически подобные усилия были направлены на ликвидацию Мензбировского общества.

На голосование были поставлены две альтернативы: разойтись или считать данное собрание Съездом Общества? Большинство проголосовало за Съезд. После этого были избраны председатель и секретарь Съезда, состоялось выдвижение кандидатур в новое руководство МОО, а затем тайное голосование по его выборам. Президентом МОО был избран Е.Н. Курочкин, вице-президентами П.С. Томкович и Е.А. Коблик. Еще 18 человек были избраны в Центральный совет МОО.

В 2006 году мы провели следующую 12-ю Орнитологическую конференцию в Ставрополе, которая теперь стала называться Орнитологической конференцией Северной Евразии. В ее организации основной труд на себя приняла Л.В. Маловичко. В рамках этой конференции 3 февраля прошел очередной съезд МОО, где состоялись перевыборы руководства МОО, еще одним вице-президентом был избран А.Ф. Ковшарь (Казахстан), в новый Центральный совет вошли 17 орнитологов не только из России, но и из Украины, Латвии и Узбекистана.

13-я Орнитологическая конференция Северной Евразии, как известно, состоялась в 2010 году в Оренбурге. На ней ведущую организующую работу выполнил А.В. Давыгора.

Итак, за 2001–2010 гг. мы выпустили 3 печатных Информационных бюллетеня и 44 электронных, подготовили и провели 3 большие орнитологические конференции, были опубликованы Тезисы и Труды Казанской и Ставропольской конференций и монументально изданные тезисы Оренбургской конференции. Мы создали сайт МОО, вывешивали на нем текущую информацию, выпустили новый значок МОО, периодически проводили Центральные советы МОО, хотя с участием преимущественно только членов из Москвы, пытались создать научные проекты, в которые могла бы быть вовлечена какая-то часть членов Общества, поддерживали своими письмами отдельные рабочие группы по птицам, пытались возродить некоторые региональные отде-

ления МОО. Но основными функциями МОО оставались лишь информационная и организационная по проведению Орнитологических конференций Северной Евразии. Вот и всё.

Активизировать работу прежних отделений ВОО не удалось, активизировать членов МОО на местах не удалось, преобразовать Общество в Международное с включением Болгарии и Украины не удалось. Вся эта работа велась силами очень немногих человек: Конторщиков В.В. – электронные бюллетени и подготовка конференций, Лисовский А.А. – сайт, Воронина Т.В. – членские взносы, Курочкин Е.Н. – общее руководство.

В последние годы нас все больше и больше беспокоило будущее Общества. Было ясно, что так дальше жить нельзя – на инициативной работе 2-3 человек и на инертности почти всех остальных членов Общества, при отсутствии интересов, объединяющих большинство членов Общества. Об инертности большинства орнитологов свидетельствовало полное отсутствие их откликов на различные обращения с сайта МОО и в информационных бюллетенях, а также хроническая неуплата членских взносов. В последние годы взносы регулярно платили только 25 человек, несмотря на наши постоянные обращения переводить их Ворониной. Представлялось, что при смене руководства Общества оно вообще может прекратить свое существование. Наши предложения некоторым орнитологам среднего поколения взять инициативу в свои руки, понимания не нашли.

В этой ситуации неожиданное предложение группы орнитологов реорганизовать МОО в новое общество выглядело в 2008 году очень перспективным. Реорганизация обсуждалась с некоторыми орнитологами старшего поколения, с членами Бюро Отделения биологических наук РАН, и они все одобрили такой путь.

20 мая 2009 года состоялось Учредительное собрание общества, которое получило название Межрегиональная общественная организация "Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира" (сокращ. РОСИП). На собрании присутствовали 33 человека, ставших членами-учредителями, в том числе представители от вновь организованных отделений – Камчатского, Саратовского, г. Москвы и Московского областного. Об этом собрании широкая орнитологическая общественность была извещена заранее в одном из электронных бюллетеней МОО. Собрание одобрило идею о трансформации МОО в РОСИП. Были избраны руководящие органы нового общества: Президентом – Е.Н. Курочкин, вице-президентами В.М. Галушин и В.М. Константинов, Правление РОСИП в составе М.В. Калякин – Председатель правления, члены: О.В. Суханова, А.Л. Мищенко, О.С. Гринчен-

ко, А.А. Мосалов, Е.А. Коблик, А.А. Максимов. Правление назначило директором РОСИП Е.Е. Сыроечковского. Были избраны Ревизионная комиссия и Научный совет РОСИП. В Преамбуле Устава РОСИП значилось, что РОСИП продолжает дело Мензбировского орнитологического общества.

Весь 2009 год велась подготовка юридического оформления РОСИП, которая завершилась 25 ноября 2009 года регистрацией РОСИП в Министерстве юстиции РФ и 2 декабря 2009 года в Налоговой службе, где РОСИП был внесен в Единый государственный реестр юридических лиц.

31 марта 2010 года состоялось заседание ЦС МОО (присутствовали Е.Н. Курочкин, В.В. Конторщиков, С.П. Харитонов, Т.В. Воронина, В.М. Галушин, В.М. Константинов, В.А. Зубакин, Е.А. Коблик, П.С. Томкович, Г.С. Джамирзоев, Е.А. Ленева), на котором рассматривался вопрос о взаимоотношениях МОО и РОСИП на будущем Съезде МОО в Оренбурге и о возможности реорганизации МОО в РОСИП, так как такой вопрос в соответствии с Уставом МОО правомочен решать только Съезд. За это предложение – реорганизовать МОО в РОСИП – проголосовали 8 членов ЦС, против – 2.

На Съезде МОО в Оренбурге, где правом голоса обладали 68 делегатов (члены МОО, оплатившие взносы за последние 2 года, многие из которых сделали это в последние месяцы или даже уже в Оренбурге) состоялась оживленная дискуссия по вопросу о трансформации МОО в РОСИП. Вопрос был поставлен на голосование. Большинство в 2 голоса Съезд проголосовал сохранить Мензбировское общество и, таким образом, не преобразовываться в РОСИП.

Было избрано новое руководство МОО в составе: А.Ф. Ковшарь – Президент, вице-президенты – В.П. Белик, Г.С. Джамирзоев, М.В. Калякин и новый состав Центрального совета. Е.Н. Курочкин был избран Почетным Президентом МОО.

Вот таковы краткие итоги жизни и судьбы Мензбировского орнитологического общества. Пожелаем же Мензбировскому обществу успешной деятельности на благо орнитологов и наших птиц.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ОРНИТОЛОГИИ

Изменчивость параметров миграционной активности в годовом цикле сезонных явлений птиц и ее роль в микроэволюционном процессе

Г.А. Носков

Биолого-почвенный факультет СПбГУ

g.noskov@mail.ru

Variability of the characteristics of migratory activity in the annual cycle of seasonal events of birds and its role in microevolution. – Noskov G.A. –

Mechanisms that regulate seasonal events in the annual cycle of birds are a unique system of interactions between the endogenous rhythm, photoperiodic response, and control by other environmental factors. Photoperiodic control of juvenile and postnuptial migrations just as control of postjuvenile and postnuptial moults is implemented within a certain range of photoperiod values through a decrease in the daylength, and that of prenuptial migrations – through its increase. The duration of postmoulting (autumn) migrations in the long-distance migrants is fully or mainly dependent on the endogenous rhythm. Postmoulting migration in the nomadic species as a rule include period of obligatory movements and movements that are controlled by deficiency of food or weather conditions.

Individual distinctions create some variation of the photoperiodic interval thresholds within any local grouping. The combination of photoperiodic regulation of the timing and duration of migratory activity and intraspecies variation of the values of the photoperiodic interval thresholds has generated the basis for natural selection and for directional changes in the structures of annual cycles. These changes, as a rule, become the first stage in intraspecies differentiation and further speciation, since it is differences in the temporal parameters of migratory activity that would predetermine the main characteristics of a species: duration of migratory behavior and the positions of the breeding, wintering and moulting parts of the area relative to each other; duration of the time for sexual activity, number of breeding cycles in the reproductive period and the species productivity; location of ways of movements and stopovers.

Key words: annual cycle, seasonal event, adaptive variability, migration distance, migration duration, photoperiodic reaction.

Все виды птиц, обитающие в условиях высоких и умеренных широт, а также большинство видов зоны тропиков и субтропиков, имеют четко выраженную последовательность сезонных явлений, закономерно чередующихся на протяжении года. Реализация цепи последовательных физиологических состояний в характерные для вида сезонные явления возможна только при наличии адекватных внешних

воздействий – фотопериодических, биотопических, кормовых, погодных и социальных факторов (Berthold, 1974, 1975, 1993; Gwinner, 1996, 2003).

Программы годовых циклов могут отличаться у разных видов и групп птиц наличием или отсутствием тех или иных сезонных явлений, их продолжительностью, приуроченностью к разным частям ареала. Годовые циклы первого, второго, третьего и последующих лет жизни формируют жизненный цикл особи. В нем, в зависимости от видовой специфики, последовательные годовые циклы могут также различаться. Несмотря на такое разнообразие, механизмы фотопериодического контроля продолжительности сезонных явлений едины. Это дает основание предполагать, что система годового цикла с ее последовательностью сезонных явлений и способами их корректировки возникла в этой группе животных на ранних стадиях ее развития и она одинакова для всех летающих птиц (Носков, Рымкевич, 1988, 1989, 2005, 2008, 2010).

В годовых циклах сезонных явлений миграционная активность, как обязательный эколого-физиологический процесс, может возникать несколько раз. По-видимому, исходным вариантом для летающих новонебных птиц должен считаться годовой цикл с тремя периодами подвижности (рис.1). У молодых птиц первая миграционная активность наступает сразу же после перехода к самостоятельной жизни – это ювенальная, или послегнездовая, миграция. У разных видов она может протекать в разных формах: расселение в разные стороны от места рождения (дисперсия), направленные кочевки или дальние миграции (Носков, Рымкевич, 2005, 2008, 2010).

Ювенальная миграционная активность выполняет функцию ухода из места рождения и попадания на обеспеченный кормами участок обитания в период постювенальной линьки – весьма энергоемкого процесса, требующего оптимальных кормовых условий. Ювенальные миграции приходится на ту часть годового цикла, которая контролируется фотопериодической (ФП) реакцией на сокращающуюся длину светового дня в суточном фотоцикле (Wolfson, 1965). При большей продолжительности дня наблюдается максимальная продолжительность ювенальной миграционной активности. Сокращение длины дня, инициируя наступление линьки, ее уменьшает. Возраст окончания ювенальной миграции обычно варьирует в тех же пределах, что и возраст начала постювенальной линьки, так как эта миграционная активность, как правило, прекращается на ее первых стадиях (Носков, 1975; Рымкевич, 1976, 1983).

Оказалось, что адекватное уменьшение продолжительности миграционной активности в ответ на уменьшение длины светового дня

происходит в определенном интервале значений фотопериодов, то есть можно говорить о фотопериодическом интервале ювенальной миграционной активности (Носков, 1975, 1977; Носков, Рымкевич, 1978, 1988, 1989; Носков, Е. Смирнов, 1986). Благодаря фотопериодическому контролю, продолжительность передвижений, которые начинаются в генетически фиксированном возрасте на последних стадиях процесса роста-развития, больше у особей с ранними сроками рождения и меньше у поздно вылупившихся птенцов.

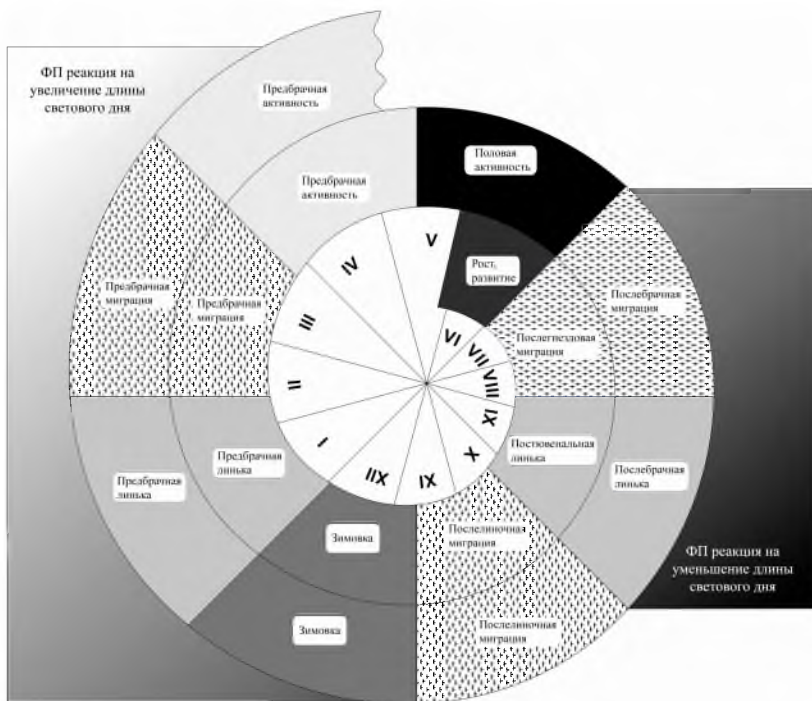


Рис. 1. Схема последовательности периодических явлений в жизненном цикле птиц.

Обычно считают, что передвижения молодых особей после перехода к самостоятельной жизни, то есть их ювенальная миграция, протекают в виде относительно близких, ненаправленных передвижений, называемых «послегнездовой дисперсией». Анализ миграционного поведения в разных систематических и экологических группах птиц показывает, что передвижения в данный период годового цикла могут

представлять собою самые различные по форме миграции и иметь разные географические направления (Носков, Рымкевич, 2005).

У чижа, например, они протекают в виде направленных кочевок, ориентированных на северо-восток, у скворцов – в виде перелетов в юго-западном направлении, наконец, у ряда видов куликов (черныш, фифи, большой улит и др.) возникают направленные дальние перелеты, которые приводят к попаданию в промежуточную часть ареала (зона Причерноморья-Средиземноморья), где происходит остановка на период постювенальной линьки. По ее завершении, уже в результате послелиночной миграции, птицы попадают в зимовочную часть ареала. Наконец, ювенальная миграция в форме перелетов может обеспечивать попадание особи непосредственно в зону зимовки. Примерами могут служить кукушка, стриж, чечевица. У этих видов следующий период миграционной активности – послелиночная миграция – в годовом цикле сезонных явлений исчезает (рис. 2).

Второй период передвижений у молодых птиц наступает в конце или после завершения постювенальной линьки. Обычно его называют «осенней миграцией». Ньютон называет ее второй частью послебрачной миграции (Postbreeding migration. Part II) (Newton, 2008). Считая необходимым рассмотреть эту миграцию как самостоятельный период годового цикла, мы предложили в свое время называть ее «послелиночной миграцией» (Носков, Рымкевич, 2005, 2008). Послелиночные миграции решают, как правило, проблему попадания в зимовочную часть ареала. При этом у видов, ювенальные миграции которых имели ненаправленный характер и проходили в гнездовой части ареала, послелиночные миграции связывают зоны гнездования и зоны зимовок. В том случае, если ювенальные миграции носили направленный характер и обеспечивали попадание в географически удаленную зону линьки, послелиночные миграции приводят к перемещениям из зоны линьки в зону зимовок.

Примером могут служить многие виды куликов, крачек, камышевок. Эти птицы уже в результате ювенальных миграций достигают зоны Средиземноморья и Северной Африки, где протекает постювенальная линька, и послелиночные миграции у них протекают уже на территории Африканского континента. То есть по своей физиологической основе так называемые «зимние» миграции камышевок в Африке есть ни что иное, как перенесенные из Палеарктики в Африку «осенние» послелиночные миграции со всеми признаками их контроля, свойственными этому периоду годового цикла.

Послелиночная миграционная активность дальних мигрантов, по данным экспериментальных исследований, приходится на тот пери-

од годового цикла, в котором организм птицы невосприимчив к фотопериодическим условиям. Это так называемый «фоторефрактерный период» (Farner, 1964; Дольник, 1976). Продолжительность миграционной активности и, как следствие, дальность передвижений определяется, по-видимому, врожденным эндогенным ритмом и является генетически детерминированным признаком для особей той или иной популяции (Berthold, 1973, 1993, 1996).

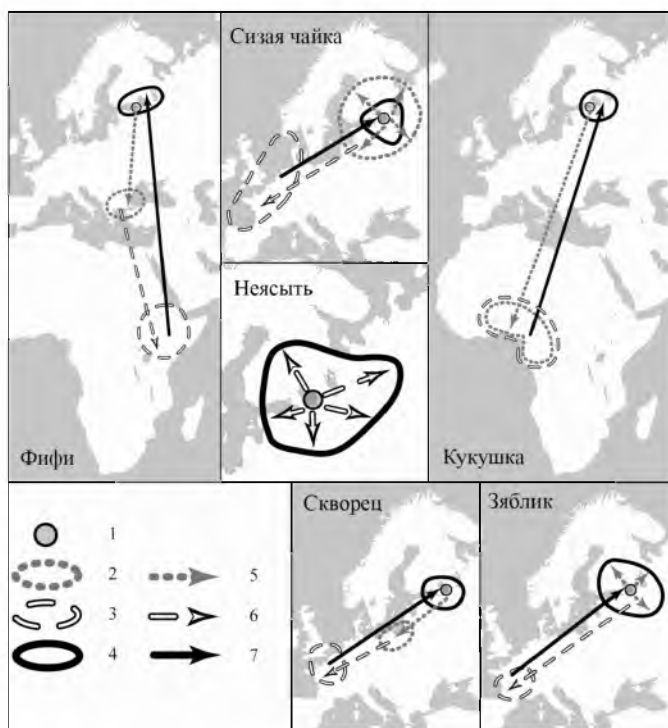


Рис. 2. Принципиальная схема перемещений в пространстве вследствие различных периодов и форм миграционной активности на примере разных видов птиц Северо-Западного региона России.

- 1 – место рождения; 2 – район линьки; 3 – район зимовки;
4 – район последующего размножения; 5 – ювенальная миграция;
6 – послелиночная миграция; 7 – предбрачная миграция

Многие виды с кочующим типом миграционной активности, дальность перемещений и зоны зимовок которых во многом зависят от особенностей распределения запасов основного вида кормов в данный

сезон, помимо обязательного периода миграционной активности, приобрели способность иметь дополнительные передвижения до и после него (Носков, 1970, 1976; Носков и др. 1975; Носков, Рымкевич, 2005, 2008). Примерами могут служить чиж, свиристель, снегирь и многие другие виды. Тем самым, путем надстройки эндогенно запрограммированного по продолжительности периода миграционной активности дополнительным периодом подвижности, они решают вопрос вынужденного изменения зон зимовок в соответствии с кормовыми особенностями данного года.

Наконец, у ряда видов, остающихся в течение круглого года в пределах зоны гнездования, в период послелинной миграционной активности возникают перемещения под влиянием первичных факторов среды – прежде всего недостатка кормов. То есть одна часть особей реализует потенциальную возможность передвижений в этот период как вынужденную необходимость, а другая, оказавшаяся на участках обитания с достаточными кормовыми ресурсами – никуда не перемещается. Такой вариант миграционного поведения хорошо прослеживается у большой синицы, пухляка, большого пестрого дятла, серой вороны, многих видов сов.

Предбрачные миграции по своему положению в системе сезонных явлений приходятся на ту часть годового цикла, которая контролируется фотопериодической реакцией на увеличение длины светового дня (Rowan, 1946). Однако стимулирующий эффект увеличивающегося дня проявляется в определенных границах значений фотопериодов – в фотопериодическом интервале предбрачной миграционной активности. Для большинства видов птиц бореальной зоны северного полушария этот фотопериодический интервал лежит в границах длины светового дня от 11-12 до 15-19 часов. При фотопериодах с более короткой длиной в пределах фотопериодического интервала предбрачная миграционная активность длится дольше (Рымкевич, Правосудова, 1986, 1987). Световой день, достигший верхнего порога фотопериодического интервала, стимулирует быстрый рост гонад и наступление половой активности, прерывающей миграционный процесс.

У некоторых видов, преимущественно с кочевым типом миграционной активности, могут наблюдаться последовательные циклы размножения на разных участках трасс пролета с прерыванием миграционной активности между первым и вторым, или вторым и третьим циклами размножения внутри одного репродуктивного периода. Среди обитателей бореальной зоны северного полушария такое поведение достаточно характерно для клестов, чижа, чечетки, дрозда-рябинника,

певчего дрозда и, вероятно, некоторых других (Паевский, 1970; Иовченко, Носков, 1983; Носков, Рымкевич, 2005).

Виды с блуждающим типом миграционного поведения имеют предбрачную миграционную активность только в тех случаях, если на их зимнем участке обитания отсутствуют возможности для размножения – подходящее место или другие условия для устройства гнезда, половой партнер по паре, недостаток кормов и т.д. Примерами птиц с таким вариантом территориального поведения могут служить большая синица, лазоревка, сойка, серая ворона, большой пестрый дятел и некоторые другие виды (Носков, Рымкевич, 2005).

Послебрачные миграции разных видов, возрастных и половых групп могут очень сильно различаться по своим характеристикам и иметь разное адаптивное значение. Их начало приурочено, по видимому, к определенной стадии регрессии гонад, так как связано с окончанием половой активности. У неполовозрелых особей чаек, многих хищных птиц, голенастых, журавлей, пластинчатоклювых, приступающих к размножению в 2-5-летнем возрасте, эта миграция возникает на последних этапах проявления элементов брачного поведения. Так же как и ювенальная миграция молодых особей, она прекращается с первыми стадиями линьки. Механизмы контроля ее продолжительности еще не вполне ясны. Но у видов, у которых в эндогенной программе годового цикла запрограммировано наличие послебрачных передвижений, их продолжительность контролируется фотопериодической реакцией. Например, у обыкновенной чечевичи в регуляции продолжительности послебрачной миграции участвует фотопериодическая реакция на сокращающийся день (Носков, 1978).

Наконец, послебрачные миграции неполовозрелых особей по своей направленности нередко служат как бы продолжением предбрачных миграций. Так, годовалые особи ряда видов гусей (гуменник, белолобый, серый) и лебедей (кликун, малый), после прилета с мест зимовок в составе семейных групп на места гнездования своих родителей, обычно изгоняются ими с гнездовых участков. После этого они продолжают движение в северном направлении к местам скопления на линьку. В Южном Приладожье, например, в конце мая - июне появляются годовалые особи лебедя-кликун, которые после непродолжительных остановок в мелководной зоне Свирской губы продолжают миграцию в северном направлении. Преобладание северной направленности в период послебрачных миграций в определенных частях ареала наблюдается у дроздов (*Turdus*). Так, на Северо-западе России в июне - июле дрозды белобровики и певчие в большинстве своем летят в ночные часы в северном секторе направлений (Большаков, Резвый, 1975).

Послелиночные миграции на втором и последующих годах жизни чаще сохраняют те же видовые характеристики, что и в период послелиночных миграций молодых птиц. Отличия обычно могут наблюдаться в сроках и дальности передвижений (многие виды куликов, речные и нырковые утки, чайки и другие).

Наконец, послелиночные миграции в годовых циклах половозрелых особей у ряда видов могут вовсе отсутствовать, в то время как у молодых особей тех же видов они имеют регулярный характер. Такой вариант жизненных циклов достаточно характерен для сов – обыкновенной и бородатой неясыти, воробьиного сыча, филина. У этих видов молодые особи по окончании или на последних стадиях постювенальной линьки имеют обязательный период послелиночных миграций, в результате которых они выбирают участок обитания, который, в зависимости от наличия источников корма и условий для гнездования, может стать постоянным на всю последующую жизнь. То есть наличие или отсутствие передвижений в этот период определяется непосредственным воздействием первичных факторов и наблюдается далеко не у всех особей.

Особенности контроля предбрачных миграций внешними факторами среды и возможные формы их реализации в разных экологических и систематических группах птиц уже обсуждались выше. Следует только заметить, что у ряда видов этот период миграционной активности может отсутствовать вовсе, так как особь переходит к оседлому образу жизни (многие виды сов, дятлов, ворон, серая ворона, синицы и многие другие).

Роль миграционной активности в системе адаптивных преобразований годового цикла сезонных явлений у птиц

Годовой цикл сезонных явлений птиц представляет собой уникальную систему последовательных, взаимообусловленных процессов, в которой существует строгая очередность их наступления. В этой последовательности процессы роста – развития, линьки, половой активности закономерно чередуются с периодами подвижности – миграциями, которые обеспечивают попадание на наиболее энергоемких стадиях годового цикла в наиболее обеспеченные кормами зоны земного шара или нахождение обильных источников корма в пределах одной используемой видом ландшафтно-географической зоны. То есть миграции обеспечивают перераспределение особей в пространстве в соответствии с динамикой кормовой базы данного вида.

Единая последовательность сезонных явлений в годовом цикле создала механизм для направленных адаптивных преобразований на

основе фотопериодического контроля их сроков и продолжительности. В этой системе адаптивных преобразований изменения в параметрах миграционной активности выполняют ведущую функцию. Наиболее часто встречающиеся изменения сводятся к: 1) изменениям продолжительности миграционного состояния; 2) смещению календарных сроков миграционной активности; 3) частичной или полной редукции одного или нескольких периодов миграций; 4) переносу области протекания миграционного поведения в иную ландшафтно-географическую зону. Для осуществления этих преобразований возник специальный механизм – контроль параметров сезонных явлений фотопериодической реакцией. Наследуемые параметры миграционного поведения могут реализовываться в пределах определенных значений фотопериодов – фотопериодическом интервале этого явления (Носков, Рымкевич, 2010). Фотопериодическая реакция способна стимулировать или блокировать реализацию того или иного периода миграционной активности. В то же время она служит механизмом настройки физиологического состояния и лишь предоставляет физиологическую возможность реализации миграционного состояния в процесс миграции. Этот процесс требует целого комплекса дополнительных внешних условий: кормовых, погодных, биотопических, социальных. Тем не менее, без воздействия изменяющегося в определенных рамках фотопериода своевременное наступление и прекращение миграционной активности в годовом цикле птиц оказывается невозможным.

Контроль сроков наступления, продолжительности и дальности миграций фотопериодической реакцией внутри фотопериодического интервала создает условия для быстрых адаптивных изменений параметров миграционного состояния. Продолжительность ювенальной миграции контролируется за счет ее конечной фазы посредством регуляции возраста, в котором начинается постювенальная линька. Аналогичный механизм контроля существует и для продолжительности послебрачной миграции за счет времени начала послебрачной замены пера. Обе эти линьки блокируют продолжение миграционной активности, и она прекращается, как правило, на их начальных стадиях.

Наступление миграционного состояния в период послелиночных миграций определяется сроками завершения постювенальной и послебрачной линек, то есть пороговыми значениями их фотопериодических интервалов. Как уже отмечалось выше, его продолжительность у перелетных видов детерминирована врожденной программой, а у кочующих форм эта обязательная фаза миграционной активности может надстраиваться передвижениями, контролируемыми первичными факторами внешней среды. Таким образом, окончание миграцион-

ного поведения у них бывает связано с попаданием в зону с обильными источниками пищи, а их отсутствие стимулирует продолжение миграционного поведения. То есть прекращение или продолжение передвижений контролируется наличием корма уже в зоне потенциально возможной зимовки.

Наконец предбрачная миграционная активность контролируется пороговыми значениями фотопериодических интервалов завершения предбрачной линьки и начала половой активности, наступление которой блокирует миграционное поведение.

Контроль параметров миграционного состояния за счет пороговых значений фотопериодической реакции создает предпосылки для направленных адаптивных преобразований его продолжительности. В связи с этим очень важным свойством должна считаться достаточно большая размытость как пороговых значений фотопериодического интервала в популяции, так, соответственно, и его общей величины.

За счет индивидуальных различий в любой местной группировке птиц существует вариабельность порогов фотопериодического интервала. Эти индивидуальные различия в умеренных и высоких широтах обычно составляют 1-2 часа (рис. 3). В низких широтах, где сезонные изменения светового дня незначительны, пороговые значения менее вариабельны и их индивидуальная изменчивость составляет несколько десятков минут. Например, ювенальные миграции молодых зябликов наблюдаются до нижнего предела фотопериодического интервала с длиной светового дня в 16-15 часов (Носков и др., 1977), более короткий световой день блокирует эти передвижения и стимулирует наступление постювенальной линьки. Значения верхнего порога фотопериодического интервала осенней линьки, определяющие сроки начала следующего сезонного явления – послелинчной миграции, – в популяции более стабильны, так как детерминируют время отлета до наступления ненастной погоды.

Размытость пороговых значений, по-видимому, поддерживается естественным отбором, так как позволяет решать ряд важных проблем, связанных с различиями сроков сезонных явлений при ранней и поздней весне, своевременного прихода в миграционное состояние при разных сроках рождения и размножения, задержками из-за погодных условий на трассах пролета и местах зимовок. При таких ситуациях та или иная группировка особей, различающаяся пороговыми значениями разных характеристик миграционного поведения, получает преимущества или попадает в неблагоприятную ситуацию. Уже готовая система их корректировки позволяет естественному отбору лишь сохранять особей с наиболее соответствующими местным условиям пороговыми

значениями фотопериодической реакции, контролирующей те или иные параметры. В свою очередь, различия во временных характеристиках миграционного поведения нередко служат первым этапом внутривидовой дифференциации и последующего видообразования, так как именно они могут определять основные признаки вида. Так, продолжительность миграционной активности, по-существу, определяет дальность перемещений, а стало быть, и взаимное расположение гнездовой, зимовочной и линочной частей ареала, степень их разобщенности. Сроки прибытия в область гнездования и отлета из нее определяют в основном продолжительность репродуктивного периода, а следовательно число циклов размножения в нем, численность вида и ее динамику. То есть именно за счет механизмов изменчивости временных характеристик миграционного поведения удастся корректировать основные характеристики вида.

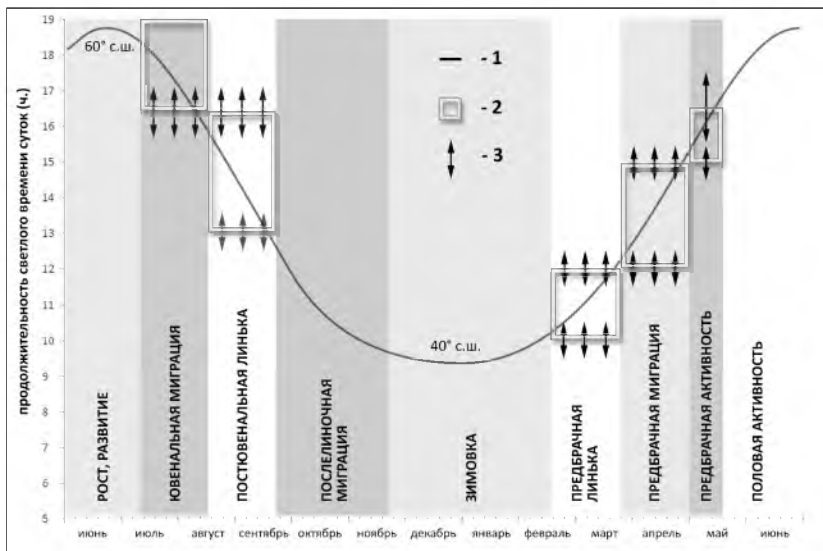


Рис. 3. Схема варьирования пороговых значений фотопериодического интервала.

1 – длина светового дня; 2 – ФП интервал; 3 – пороги ФП интервала

Рассматривая распространение и особенности экологии близкородственных видов, таких, например, как группы видов родов *Motacilla*, *Muscicapa*, *Ficedula*, *Phylloscopus*, *Sylvia*, а также пары *Falco tinnunculus* – *F. naumanni*, *Anthus trivialis* – *A. pratensis*, *Lanius excubitor*

– *L. minor* и многих других, видно, что различия видовых характеристик в значительной мере связаны с параметрами миграционного поведения: дальностью и направленностью миграций, сроками появления в зонах гнездования и зимовок, продолжительностью пребывания в гнездовой части ареала. По-существу, такая же картина наблюдается и на подвидовом уровне, прослеживаясь у представителей одного вида в разных частях ареала. То есть система коррекции сроков и продолжительности миграционного поведения за счет изменения пороговых значений фотопериодического интервала их протекания становится тем механизмом, который обеспечивает быстрые перестройки в годовых циклах на популяционном, подвидовом и видовом уровнях. Этот феномен, по-видимому, может рассматриваться как ведущее направление микроэволюционного процесса в данной группе животных, создающее основу для видообразования.

Авторы выражают признательность всему коллективу сотрудников Ладожской орнитологической станции, Лаборатории экологии и охраны птиц и кафедры зоологии позвоночных Санкт-Петербургского университета, на протяжении 40 лет работавших вместе с авторами над проблемой регуляции годового цикла. Особенно большую помощь в формировании взглядов авторов и сборе материалов оказали А.Р. Гагинская, Н.П. Иовченко, Ю.Г. Бояринова, Г.А. Афанасьева, С.П. Резвый, Е.Н. Смирнов, Ф.С. Столбова, В.М. Музаев, А.И. Кукиш, И.Б. Савинич, В.И. Головань, Е.П. Фертикова.

Литература

- Большаков К.В., Резвый С.П., 1975. Об июльской ночной миграции дроздов в Ленинградской области по данным наблюдений на фоне диска луны // Матер. Всесоюзн. конф. по мигр. птиц, ч.2.- М.- С.101-104.
- Дольник В.Р., 1976. Фотопериодизм у птиц // Фотопериодизм животных и растений.- Л.: Зоол. институт АН СССР.- С.47-81.
- Иовченко Н.П., Носков Г.А., 1983. Весенние миграции чижа в Юго-Восточном Приладожье // Тез. докл. XI Прибалт. орнитол. конф.- Таллинн.- С.100-101.
- Носков Г.А., 1970. Об особенностях миграционного поведения кочующих видов выюровых в зимний период // Матер. VII Прибалт. орнитол. конф., ч.1.- Рига.- С.61-64.
- Носков Г.А., 1975. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*) // Зоол. журн., т.54, вып.3.- С.413 - 424.
- Носков Г.А., 1976. К вопросу об эволюции территориального поведения так называемых «оседлых» видов воробьиных птиц // Биоценотические отношения организмов.- Л.- С.163-176.
- Носков Г.А., 1977. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*). Фотопериодическая регуляция и место в годовом цикле // Зоол. журн., т.56, вып.11. - С.1676-1686.

- Носков Г.А., 1978. Линька обыкновенной чечевицы и ее фотопериодическая регуляция // Экология. № 6.- С.180-191.
- Носков Г.А., Бардин А.В., Резвый С.П., 1975. О терминологии в описании территориального поведения птиц.// Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. - М.- С.59-64.
- Носков Г.А., Гагинская А.Р., 1969. Ювенальная линька и миграции полевого воробья в условиях Ленинградской области // Вопросы экологии и биоценологии. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, вып.9.- С.48-58.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1978. Механизмы фотопериодического контроля линьки у птиц // Вестн. Ленингр. ун-та, сер.3, № 9.- С.12-22.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1986. Фотопериодический контроль сроков начала репродуктивного периода и послебрачной линьки у северной пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus acredula*) // Вестн. Ленингр. ун-та, вып.1.- С.96-98.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1988. О закономерностях изменчивости годового цикла сезонных явлений на пространстве ареала // Место вида среди биологических систем.- Вильнюс.- С.45-70.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1989. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // Доклады АН СССР, т.301, № 2.- С.505-508.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2001. Миграции в годовом цикле птиц // Акт. пробл. изучения и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Мат-лы Международ. конф.- Казань: Матбурат йорты.- С.20.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2005. Формы миграционной активности в годовом цикле птиц // Орнитол. исследования в Приладожье.- СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та.- С.18-60.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2008. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы ее проявления // Зоол. ж., т.87, № 4.- С.446-457.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи совр. биол., т.130, № 4.- С.346-359.
- Носков Г.А., Смирнов Е.Н., 1986. Некоторые особенности фотопериодического контроля и полноты постовенальной линьки обыкновенной чечётки // Акт. пробл. орнитологии.- М.- С.69-75.
- Носков Г.А., Смирнов О.П., 1981. Территориальное поведение и миграции большой синицы *Parus major major* L. // Экология птиц Приладожья.- Л.: Изд-во Ленингр. ун-та.- С.100-130.
- Пааксепу В., 1968., Современное состояние утиных линек на заливе Матсалу // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. мигр. птиц, № 6.- Тарту.- С.99-104.
- Паевский В.А. 1970., Особенности перелетов чижей в Европе // Мат-лы VII Прибалт. орнит. конф., ч.1.- Рига.- С.69-75.
- Рымкевич Т.А. 1976., Формирование юношеского наряда и постовенальная линька овсянки-ремеза (*Emberiza rustica* Pall) в Ленинградской области // Зоол. журн., т. 55, № 11.- С.1695-1703.
- Рымкевич Т.А., 1983. Сравнительная характеристика линьки овсянок (р. *Emberiza*) Ленинградской области // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. мигр. птиц, № 14.- Тарту.- С.85-112.

- Рымкевич Т.А., Правосудова Е.В., 1986. Фотопериодический фактор в регуляции годового цикла сезонных явлений у серой мухоловки и мухоловки-пеструшки // Изучение птиц СССР, их охрана и рац. использование, ч.2.- Л.- С.209-210.
- Рымкевич Т.А., Правосудова Е.В., 1987. Линька в годовом цикле мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики.- Л.- С.95-111. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.163.)
- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А. и др. 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР.- Л.: Изд-во Ленингр. ун-та.- 304 с.
- Berthold P., 1973. Relationships between migratory restlessness and migration distance six *Sylvia* species // *Ibis*, v.115.- P.594-599.
- Berthold P., 1975. Migration. Control and metabolic physiology // *Avian biology*, v.5.- N.-Y.: Academic Press.- P.77-128.
- Berthold P., 1984. Endogenous control of bird migration: a survey of experimental evidence // *Bird study*, № 31.- P.19-27.
- Berthold P., 1993. Bird migration. A general survey.- Oxford: Oxford University Press.- 239 p.
- Berthold P., 1996. Control of bird migration.- L. Chapman and Hall.- P.355.
- Farner D.S., 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds // *Amer. Scientist*, № 52.- P.137-156.
- Gwinner E., 1996. Circadian and circannual programs in avian migration // *J. Exp. Biol.*, v.199.- P.39-48.
- Gwinner E., Helm B., 2003. Circannual and circadian contribution to the timing of avian migration // *Avian navigation* (eds P. Berthold et al).- Berlin: Springer-Verlag.- P.81-95.
- Newton J., 2008. The migration ecology of birds.- L.: Academic Press.- 976 p.
- Rowan W., 1946. Experiments in bird migration // *Trans. Roy. Soc. Can.*, v.40.- P.123-135.
- Wolfson A., 1965. Light and endocrine events in birds: role of the dark period and circadian rhythms in the regulation of the gonadal cycle // *Arch. anat. microscop. exp.*, № 1.- P. 579-600.

Онтогенез акустических сигналов выводковых и птенцовых птиц: эволюционные аспекты

И.Р. Бёме

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
irbeme@mail.ru

Onthogenesis of the acoustic signals in altricial and precocial birds: evaluative aspects. – Beme I.R. – We compared the ontogenesis of vocalization in altricial and precocial birds from different phylogenetic groups. The hypothesis that voice breaking in non-passerines is homological to the stages of song development in passerines was discussed.

Key words: onthogenesis of vocalization, altricial and precocial birds, voice breaking, stages of song development.

Изучение акустической сигнализации птиц – одна из наиболее важных проблем современной биологии. Изучение становления и развития видового репертуара в онтогенезе может стать тем критерием, который поможет заново и по-новому интерпретировать механизмы коммуникации птиц. Однако в литературе развитию акустической коммуникации уделено гораздо меньше внимания, чем дефинитивным акустическим системам.

К матурантным птицам, по определению А.Н. Промптова (1956), относятся все зреловылупляющиеся, выводковые, птицы. К этим птицам принадлежат представители наиболее древних отрядов класса птиц, такие как страусоподобные, гагарообразные, поганкообразные, гусянообразные, куринообразные, журавлеобразные и пр. Однако птицы, имеющие имматуронатный тип развития, могут различаться по своему филогенетическому положению в системе класса. Так, по птенцовому или полуптенцовому типу онтогенеза развиваются представители и таких древних отрядов, как аистообразные и пеликанообразные, и наиболее молодые группы птиц: попугаеобразные и воробьинообразные. Тип онтогенеза акустических сигналов у матурантных и имматуронатных птиц различается по целому ряду характеристик.

Различия в голосе и сигналах птенцов и взрослых птиц сразу бросаются в глаза. Означает ли это, что их системы коммуникации различны? Какие изменения происходят с голосом в процессе развития птенца? До каких пор он остается ювенальным, а когда становится голосом взрослой птицы? Происходят ли эти изменения путем превращения птенцовых сигналов во взрослые, или они связаны с образованием совершенно новых типов звуков? Что такое ломка голоса, как и в какие сроки она происходит? Когда акустические сигналы приобре-

тают индивидуальные и половые различия? Вот те основные вопросы, которые стоят перед исследователями, изучающими онтогенез вокализации птиц.

Онтогенез вокализации выводковых птиц

Для выводковых птиц изучение становления их звукового репертуара должно захватывать не только изучение вокализации птенцов после вылупления, но и включать формирование пренатальной вокализации. Пренатальный период развития звуковой системы птенцов играет большую роль в формировании слухового импринтинга и позволяет понять те процессы, которые поддерживают прочные связи птенцов в выводке между собой и взрослой птицей (матерью).

Развитие акустической сигнализации птиц в эмбриогенезе изучено очень слабо. Основное внимание было уделено «щелкающим» звукам эмбрионов, так как они легче всего регистрируются непосредственно перед вылуплением. В очень немногих, единичных работах делаются попытки рассмотреть коммуникацию насиживающей птицы и эмбриона (Lind, 1961; Gottlieb, 1968; Impekovén, 1971; Hess, 1972).

Как было показано (Impekovén, 1976), утята уже в яйце учатся различать голос матери, а их слуховой анализатор настроен на восприятие доминантной частоты ее сигналов (рис.1). Кроме того, во многих работах, проведенных на гусеобразных и других представителях выводковых птиц (нанду, куриных и др.), была показана важная роль пренатальной вокализации в синхронизации вылупления птенцов. Птенцы выводковых птиц к моменту вылупления из яйца обладают уже полным акустическим птенцовым репертуаром.

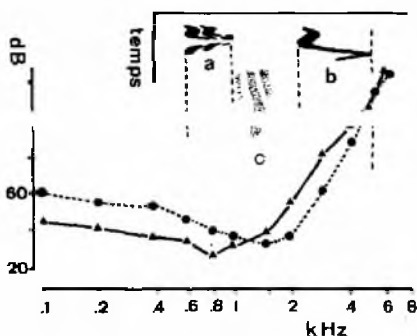


Рис. 1. Слуховая чувствительность цыпленка (треугольник) и утенка (кружок), сравниваемые при прохождении записи кудахтанья курицы (а), писка цыпленка (b) и криканья утки (с) (по: Impekovén, 1971)

Развитие акустической сигнализации в пренатальном онтогенезе опосредованно связано со становлением легочного дыхания. Первые звуковые сигналы эмбрионы издают еще до выхода их в воздушную камеру яйца (Тихонов, 1975, 1977). По времени появления эти позывы соответствуют "спонтанному" дыханию эмбрионов, которое осуществляется за счет воздуха, находящегося в полости амниона. В этот же период формируется связь эмбриона и насиживающей птицы.

Звуковое общение широко используется выводковыми птицами, что имеет как предпосылку опережающее развитие слуховой системы в эмбриогенезе, по сравнению с развитием зрения. Оно обеспечивает максимальную чувствительность перед вылуплением в диапазонах частот, соответствующих основным энергетическим максимумам в звуковых сигналах родителей и собственной вокализации.

Диапазон воспринимаемых частот у птенцов пластинчатоклювых совпадает со спектральными характеристиками видоспецифических сигналов взрослых птиц, эффективных для соответствующих форм поведения, что имеет явное адаптивное значение. А именно, что видоспецифическая звуковая сигнализация между эмбрионами и взрослыми птицами обеспечивает синхронизацию вылупления выводка и поддержание его стабильности в дальнейшем (Тихонов, 1977).

Сроки включения звукоиздающих систем варьируют у представителей различных систематических групп. Первые сигналы эмбрионов следуют одиночными импульсами и разделены длительным временным интервалом (до 30-60 мин.). После прорыва эмбрионом подскорлуповой оболочки и его выхода в воздушную камеру яйца, звуковая активность эмбриона резко увеличивается. Некоторые авторы считают это увеличение активности индикатором перехода на истинно легочное дыхание (Тихонов, 1986). Интенсивность таких сигналов возрастает, но интервалы все равно достигают 20-30 минут. Проклев скорлуповой оболочки сопровождается излучением писков, образующих серии из 2-3 импульсов.

Переход эмбрионов к дыханию атмосферным воздухом сопровождается ритмической организацией излучаемых звуковых сигналов. Определенные их категории имеют функциональное значение в процессе звукового общения эмбриона и насиживающей птицы (сигналы "дискомфорта", "комфорта").

Таким образом, в пренатальном онтогенезе голос птиц развивается от единичных импульсов, не образующих серий, к ритмической последовательности, включающей большое количество структурных элементов. Параллельно в сигналах происходит усложнение и изменение форм частотной модуляции.

В большинстве случаев акустическая сигнализация птенцов выводковых птиц представлена пятью основными категориями сигналов, которые отражают как особенности внутреннего состояния птенца, так и его взаимоотношение с окружающей средой. Это сигналы дискомфорта, комфорта, ориентировочные звуки, сигналы тревоги и конфликтных ситуаций. В первые дни жизни птенцов сохраняются еще и "шелкающие" звуки, характерные для птенца на последних стадиях эмбрионального развития (Тихонов, 1986).

Основные типы позывов у выводковых птиц формируются независимо от условий, в которых развивались птицы. Только становление тревожных сигналов имеет ряд особенностей: здесь чрезвычайно велика роль птиц-родителей. Их поведение и сигнализация обеспечивают адекватное и своевременное формирование этих позывов у птенцов. Таким образом, для пластинчатоклювых очень важно групповое обучение и сигнальная преемственность.

Для развития голоса у уток и гусей были выделены следующие общие закономерности: в первые дни жизни (до 7-8 дней у разных видов) происходит повышение основной частоты акустических сигналов. Затем начинается медленное равномерное падение частоты, которое выходит на плато не позже, чем через 70 дней. Многие исследователи связывают такое изменение частотных характеристик сигналов с увеличением массы тела птенцов, а также с ростом и формированием трахеи и голосовых связок. Однако этот вопрос до конца не ясен, так как птенцы в возрасте 2-3 месяцев иногда могут издавать отдельные ювенальные высокочастотные сигналы (Тихонов, 1979; ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987).

Под ломкой голоса обычно подразумевают переход в онтогенезе от тонального ювенального сигнала к сонорному взрослому. Голос взрослого состоит из наложенных на ювенальный сигнал обертонов, шумовых структур и вибраций. Как показывают исследования на других видах птиц, ломка голоса затрагивает не все типы криков данного индивидуума и не все типы криков у разных полов в одинаковой мере. Изменения структуры отдельных элементов происходят в разное время. В то же время полностью новые сигналы возникают позже. Ломка голоса позволяет постепенно перевести ювенальные части репертуара во взрослый. Этим консервативным способом развития происходит "открытие" новых форм сигналов взрослого репертуара (Бёме, 2009).

Если частотные характеристики сигналов претерпевают в ходе онтогенеза существенные изменения, то временные параметры и их синтаксис остаются более или менее постоянными. Число слогов (элементов) в сигнале в целом не изменяется в процессе онтогенеза. В сиг-

налах трелевой структуры временные и ситуативные характеристики остаются постоянными.

Сигналы, используемые в критических ситуациях (бедствия, тревоги), переносятся без изменений во взрослый репертуар. В отношении развития других сигналов было показано, что развитие сигналов взрослых птиц происходит не только путем потери отдельных птенцовых криков, но и как модификация уже имеющихся сигналов. Кроме того, существуют сигналы, которые возникают в репертуаре уже после окончания раннего онтогенеза птенцов: это "роллен" серых гусей и "плач" белошейкой казарки. Помимо этого, отмечается существование переходных звуков, причем не только между соседними типами сигналов. Была рассчитана частота встречаемости различных переходных типов у птенцов белошейкой казарки: только для двух типов она превышала 20%, в остальных случаях составляла 5-10%. Интересно, что переходные звуки несколько чаще встречались у ослабленных и больных птенцов (ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987).

В данных работах описан также процесс преобразования ювенального голоса во взрослый. У взрослых гусей и казарок звуки содержат большое количество нелинейных феноменов, из-за которых гармоническая структура звука остается замаскированной. Авторы показали, что по мере роста птенцы все чаще используют звуки с нелинейными феноменами; особенно заметно это становится после достижения птенцами 45-50-дневного возраста (ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987).

Для полувыводковых птиц, таких как представители чистиковых птиц, характерен как бы смешанный тип развития. Птенцы кайры после вылупления отвечают на крики родителей, которые они слышали еще в яйце, а птенцы гагарки имеют меньшую способность к распознаванию сигналов и часто ошибаются. Чем обусловлены такие различия у этих систематически близких видов? Кайры образуют плотные колонии на обрывах скал, где имеется дефицит мест для гнездования. Для птенцов этого вида очень важным является способность опознавать своих родителей и отличать их от сотен других особей сразу после вылупления. В отличие от них, гагарки устраивают свои гнезда в небольших нишах или щелях, вылупившиеся птенцы в таких условиях имеют ограниченную возможность встретиться с другими взрослыми птицами, кроме родителей. Таким образом, у них, имеется достаточно времени, чтобы "выучить" голос своих родителей. На этом примере ясно видно действие отбора на два близких вида птиц. В ходе эволюции виды "вырабатывают" или "теряют" те или иные формы поведения в зависимости от экологических условий, в которых шло формирование вида.

Онтогенез вокализации птенцовых птиц

Перейдем теперь к рассмотрению типичных птенцовых, имма-туронатных птиц. В ранних работах формирование вокализации через обучение традиционно рассматривалось как характерная черта видов, относимых к подотряду певчих птиц отряда воробьиных (подотряд Oscines) (Konishi, Nottebohm, 1969). Однако позже было доказано обучение и у представителей подотряда кричащих воробьиных (подотряд Clamatores) (Baptista, 1993; Groothuis, 1993).

Развитие песни у птиц может идти самыми разными путями, и этот процесс отличается большим разнообразием у разных видов (Slater, 1989; Catchpole, Slater, 1995). Например, в подотряде кричащих воробьиных нормальная песня формируется даже при ранней изоляции или оглушении птенцов (Kroodsma, Konishi, 1991). У певчих же птиц птенцы для формирования нормальной видовой песни нуждаются во внешней модели (Catchpool, Slater, 1995). Потребность в звуковой стимуляции – это единственная общая потребность для всех певчих птиц, тогда как конкретные модели обучения меняются у разных видов (Slater, 1983, 1989; Kroodsma, 1988; Marler, 1991). У некоторых видов самцы могут сформировать песню при прослушивании ее магнитофонной записи, другие же виды нуждаются в живом учителе (Catchpool, Slater, 1995). Однако до сих пор не существует единого мнения о закономерностях развития песни в ходе онтогенеза (Бёме, 2006). Г.Н. Симкин (1981) выделяет два основных принципа становления вокального репертуара певчих птиц:

- 1) принцип активации и спонтанного саморазвертывания врожденных элементов песни;
- 2) принцип матричного копирования молодыми птицами особенностей напева старых самцов, иногда с элементами имитации отдельных звуков других видов.

Помимо этого была выявлена возможность "принудительного" экранирования и матричного копирования песни чужого вида (Симкин, 1981).

В процессе формирования песни проходит ряд последовательных стадий. Ланьон (Lanyon, 1960) предложил следующую схему развития песни воробьиных птиц (рис. 2). Первые позывы выпрашивания пищи, а также птенцовое бормотание объединяются в подпесню, которую иногда называют "осенней подпесней" (Nottebohm, 1972), так как этот процесс происходит осенью. Осенняя подпесня в течение нескольких месяцев претерпевает изменения: в нее птица включает отдельные фразы и колена видовой песни, которые молодой самец заимствует у взрослых птиц. Но на этой стадии "репетиционной песни" в ее состав могут входить позывы и песни других видов. Так, у зяблика в

этот период отмечались заимствования от 60 видов, причем часть видов была африканского происхождения (Thorpe, 1958a). И, наконец, процесс формирования песни заканчивается созданием нормальной видовой песни (главных песенных мотивов), из которой исчезают все заимствования и другие добавочные элементы. Этот процесс Ноттебом (Nottebohm, 1972) назвал кристаллизацией песни. Данная схема затем была подтверждена работами других авторов (Nottebohm, 1972; Catchpool, Slater, 1995).

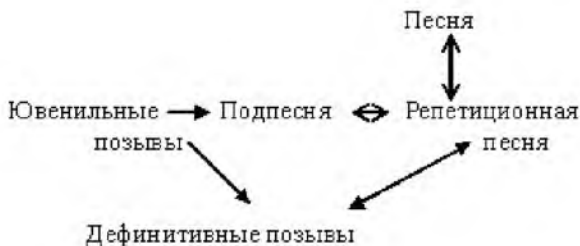


Рис. 2. Схема формирования песни у воробьиных птиц (по: Lanyon, 1960)

У многих видов и групп воробьиных птиц песня в норме формируется в течение определенного периода времени, получившего название "критического" (Poulsen, 1951; Lanyon, 1957; Thorpe, 1958 a, b, c; Marler, Tamura, 1964; Immelman, 1965; Nottebohm, 1969, 1970, 1972; Thomson, Shiovitz, 1974; Kroodsma, 1974, 1977). Длительность критического периода различается у разных видов: у зяблика *Fringilla coelebs* он заканчивается к 14 месяцу жизни (Thorpe, 1969), у зебровой амадины *Taeniopygia guttata* ограничивается возрастом от 35 до 65 дней (Eales, 1985), у болотного крапивника *Cistothorus palustris* этот период длится около трех первых месяцев жизни (Kroodsma, 1974). У некоторых видов способность к обучению сохраняется в течение всей жизни: например, у чижа *Spinus spinus* (Mundiger, 1970), канарейки *Cerinus canaria* (Nottebohm et al., 1986), скворца *Sturnus vulgaris* (Eens et al., 1992). У западного соловья *Luscinia megarhynchos* была обнаружена способность запоминать большее число разнообразных песен, чем спонтанно исполняли изолированные взрослые птицы. Эти песни могли быть воспроизведены лишь в момент взаимодействия с другими особями (Brumm, Hultsch, 2001; Geberzahn et al., 2002).

Песня птиц включает, вероятно, некоторые врожденные, закрепленные генетически элементы, которые передаются птицам вне зависимости от их слухового опыта. Так, песня канарейки богата различными элементами, и эти элементы канарейки способны выучивать в течение всей жизни. Поэтому песня канарейки расценивалась как пол-

ностью формирующаяся в процессе научения. Однако недавние исследования (Kreutzer et al., 1999, Leitner et al., 2002) показали, что в репертуаре домашней канарейки имеются определенные фразы (фразы А), которые имеются и у диких канареек. Эти фразы вызывают у самок позу приглашения к копуляции и чаще встречаются у тех самцов, которые занимают верхние ступени иерархической лестницы. Фраза А, извлеченная из репертуара дикой канарейки, была в той же степени реактогенна для самок домашних канареек, что и фраза собственных самцов. Кроме того было показано, что даже воспитанные в изоляции от самцов самки отдают предпочтения песне, в которой присутствует фраза А (Nagle, Kreutzer, 1997). Все это заставляет предположить, что песня канареек включает некоторые врожденные, закрепленные генетически элементы, которые передаются птицам вне зависимости от их слухового опыта. Это в равной степени относится как к самцам, так и к самкам.

Обучаемость птиц новым фразам и структурам песни может быть типичным примером "принудительной индукции" (Симкин, 1976) и являться следствием обедненности звуковой среды при клеточном содержании птиц. Косвенным доказательством этого может служить тот факт, что молодых самцов канареек для обучения новым строфам песни помещают в изоляцию в темной комнате, а в качестве единственного звукового символа оставляют эталонную песню.

Таким образом, остается справедливой идея о наследственной детерминации песен и позывов. Наследственная основа песни может быть выражена для большого числа видов лишь в отношении общих способностей воспроизведения звуков, общей видовой характеристики песни и темпа исполнения. Но нормальная песня без влияния старых певцов у подавляющего большинства видов сложиться не может. У выкормышей, воспитанных без взрослых птиц своего вида, складывается аберрантное пение, часто отличное от видового.

Из всего изложенного можно сделать следующие выводы. Развитие акустических сигналов у выводковых и птенцовых птиц отличается по целому ряду признаков.

1. У матуронатных птиц первые акустические сигналы формируются на последних стадиях пренатального развития.

2. Для птиц с полуптенцовым типом развития (аистообразные, соколообразные) характерно долгое развитие птенцов до приобретения способности к полету. Акустические сигналы не совпадают у птенцов и у взрослых птиц. При переходе к самостоятельной жизни у птенцов формируется видовой репертуар акустических сигналов. Для аистов характерно наличие голосовых сигналов только в первые 3 недели жизни птенцов, у взрослых птиц присутствуют только механические

сигналы (щелчки клювом)*.

3. У имматуронатных птиц, относящихся к отрядам воробьинообразных и попугаеобразных, выявлена зависимость формирования сигналов от научения, хотя и у них многие позывы генетически фиксированы и могут входить в репертуар без предварительного научения. Для представителей этих групп характерна способность к имитации, не отмеченная у представителей других отрядов, а также формирование локальных диалектов.

4. И у имматуронатных (воробьинообразные), и у матуронатных (журавлеобразные, курообразные и гусеобразные) птиц выявлена "ломка" голоса в ходе онтогенеза акустического репертуара. Однако у матуронатных птиц она касается основных позывов, а у воробьиных – различных стадий формирования песни.

Работа поддержана грантами РФФИ 07-04-00609-а и 11-04-00062-а.

Литература

- Бёме И.Р., 2006. Формирование вокализации воробьинообразных птиц (Passeriformes) в онтогенезе. Современное состояние проблемы // Ж. общ. биологии, т.67, № 4. - С.280-297.
- Бёме И.Р., 2009. Формирование акустического репертуара Гусеобразных *Anseriformes* в онтогенезе // Казарка, т.12 (1). - С.33-46
- Голубева Т.Б., 2006. Сенсорное обеспечение ранней акустической коммуникации выводковых и птенцовых птиц // Орнитол. исследования в Сев. Евразии: Тез. XII Международн. орнитол. конф. Сев. Евразии. - Ставрополь: Изд-во Ставроп. ун-та. - С.144-146.
- Промптов А.Н., 1956. Очерки по проблеме развития биологической адаптации поведения воробьиных птиц. - М.-Л.: Изд-во АН СССР. - 310 с.
- Симкин Г.Н., 1976. Опыт разработки функциональной классификации акустических сигналов у птиц // Групповое поведение животных. - М.: Наука. - С.338-341.
- Симкин Г.Н., 1981. Песня восточного соловья (*Luscinia luscinia*) как акустический маркер групповых и популяционных структур // Орнитология. - М.: Изд-во Моск. ун-та, вып.16. - С.73-83.
- Тихонов А.В., 1975. Звуковая сигнализация у птенцов выводковых птиц // Мат-лы Всесоюз. конф. по миграциям птиц, ч.2. - М. - С.165.
- Тихонов А.В., 1977. Звуковое общение эмбрионов и насиживающей самки у выводковых птиц // Тезисы докл. VII Всесоюз. орнитол. конф., ч.2. - Киев: Наук. думка. - С.210.
- Тихонов А.В., 1986. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц. - М.: Изд-во МГУ. - 240 с.
- Baptista L.F., 1993. El estudio de la variation geografica usando vocalisaciones y las

* У взрослых черных аистов есть очень громкие, звонкие свистовые сигналы (см.: Snow, Perrins, 1998; Казаков и др., 2004; и др.) (Прим. ред.).

- bibliotecas de sonidos de Aves neotropical // Curation, moderne de collections ornitologiques. Washington. - P.1-23.
- Brumm H., Hultsch H., 2001. Pattern amplitude is related pattern imitation during the song development of nightingales // Anim. Behav., v.61. - P.747-754.
- Catchpool C.K., Slater P.J.B., 1995. Birdsong. Biological themes and variation. - Cambrige: Cambr. Univ. Press.- 248 p.
- Eales L.A., 1985. Song learning in zebra finches: same effects of song model availability on what is learn and when // Anim. Behav., v.33.- P.1293-1300.
- Eens M., Pinxten R., Verheyen R.F., 1992. Song learning in captive european starling, *Sturnus vulgaris* // Anim. Behav., v.44. - P.1131-1143.
- Gerbauer A., Kaiser M., 1998. Anmerkungen zur Lautenwicklung und zum Stimmbruch Grauen Kranich (*Grus grus*) // Brandenburgische Umwelt Berichte, v.3. - P.25-33.
- Gottlieb G., 1968. Prenatal behavior of birds // Quart. Rev. Biol., v.43.- P.148-174.
- Gottlieb G., 1985. Development of species identification in ducklings: XI. Embryonic critical period for species-typical perception in the hatling // Anim. Behav., v.33.- P.225-233.
- Gottlieb G., Vandenbergh J.C., 1968. Ontogeny of vocalization in duck and chick embryos // J. Exp. Zool., v.168. - P.307-326.
- Hess E.H., 1972. Imprinting in a natural laboratory // Sci. Amer., 227 (2). -P.24-31.
- Hess E.H., 1972. Imprinting in a natural laboratory // Sci. Amer., 227 (2).- 24-31.
- Impekoven M., 1971.Prenatal experience of parental calls and pecking in the laughing gull (*Larus atricilla*) // Anim. Behav., v.19 (3).- P.475-480.
- Impekoven M., 1973. Response-contingent prenatal experience of maternal calls in the Peking duck (*Anas platyrhynchos*) // Anim. Behav., v.21.- P.164-168.
- Impekoven M., 1976. Prenatal parent-young interactions in birds and their longterm effects // Behaviour, v.46. - P.94-113.
- Hess E.H., 1972. Imprinting in a natural laboratory // Sci. Amer., v.227 (2).- P.24-31.
- Immelman K., 1965. Prägungserscheinungen in der Gesangsentwicklung junger Zebrafinchen // Naturwissenschaften. Bd. 65 (1). - S.169-170.
- Impekoven M., 1971.Prenatal experience of parental calls and pecking in the laughing gull (*Larus atricilla*) // Anim. Behav., v.19 (3).- P.475-480.
- Impekoven M., 1976. Prenatal parent-young interactions in birds and their longterm effects // Behaviour, v.46.- P.94-113.
- Konishi M., 1963. Role of auditory feedback in the vocal behaviour of the domestic fowl // J. Tierpsychol., v.20 (3). - P.349-367.
- Kreutzer M., Beme I., Vallet E., Kiosseva L., 1999. Social stimulation modulates the use of the "A" phrase in male canary songs // Behaviour, v.136.- P.1325-1334.
- Kroodsma D.E., 1974. Song learning, dialects, and dispersal in the Bewick's wren // J. Tierpsychol., v.35 (3). - P.352-380.
- Kroodsma D.E., 1977. A re-evaluation of song development in the song sparrow // Anim. Behav., v.25 (2). - P.330-399.
- Kroodsma D.E., 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds // Acoustic Communication in birds, v.2 (ed. D.E. Kroodsma and E.H. Miller).- N.Y.: Acad. Press.- P.1-23.
- Kroodsma D.E., Konishi M.A., 1991. A suboscine bird develops normal song without auditory feedback // Anim. Behav., v.42.- P.477-487.

- Lanyon W.E., 1957. The comparative biology of the meadow larks, *Sturnella*, in Wisconsin // Publ. Ornithol. Club Nuttall. - P.1-67.
- Lanyon W.E., 1960. The ontogeny of vocalizations in birds // Animal sounds and communication (eds. W.E. Lanyon, W.N. Tavolga). - P.321-347.
- Leitner S., Nicholson J., Leisler B., DeVoogd T. J., Catchpole C.K., 2002. Song and the song control pathway in the brain can develop independently of exposure to song in the sedge warbler // Proc. of the Royal Society of London, Series B, v.269. - P.2519-2524.
- Marler P., 1991. Song-learning behavior: the interface with neuroethology // Trends Neurosci., v.14. - P.415-423.
- Marler P., Tamura M., 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows // Science, v.146 (3650). - P.1483-1486.
- Mundinger P.O., 1970. Vocal imitation and individual recognition of finch calls // Science, v.168 (3930). - P.480-482.
- Nagle L., Kreutzer M., 1997. Song tutoring influences female song preferences in domesticated canaries // Behaviour, v.134. - P.89-104.
- Nottebohm F., 1969. The "critical period" for song learning // Ibis, v.111 (3). - P.386-387.
- Nottebohm F., 1970. Ontogeny of bird song // Science, v.167 (3920). - P.950-956.
- Nottebohm F., 1972. The origin of vocal learning // Amer. Natur. v.106 (947). - P.116-140.
- Nottebohm F., Nottebohm M.S., Crane L., 1986. Developmental and seasonal changes in canary song and relation of changes in the anatomy of song control nuclei // Behav. Neural. Biol., v.46. - P.445-471.
- Poulsen H., 1951. Inheritance and learning in the song of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) // Behaviour, v.3 (3). - P.216-228.
- Slater P.J.B., 1983. Bird song learning: theme and variations // Perspectives in Ornithology (eds. E.H. Brush, G.A. Clark). - N.Y.: Cambr. Univ. Press. - P.475-499.
- Slater P.J.B., 1989. Bird song learning: causes and consequences // Ethol. Ecol. Evol., v.1. - P.19-46.
- ten Thoren A., Bergmann H.-H., 1986. Veränd. Konstanz von Merkmalen in der jugendlichen Stimmentwicklung der Nonnengans (*Branta leucopsis*) // Behaviour, v.100 (1-4). - P.61-91.
- ten Thoren A., Bergmann H.-H., 1987. Die Entwicklung der Lautäußerungen bei der Graugans (*Anser anser*) // J. Orn., v.128. - P.181-207.
- Thorpe W.H., 1958a. The learning of song patterns by birds: with notes on imitation in the subsong of the chaffinch // Ibis, v.100 (3). - P.55-57.
- Thorpe W.H., 1958b. Further studies on the process of song learning in the Chaffinch (*Fringilla coelebs gentleri*) // Nature, v.182 (4635). - P.554-557.
- Thorpe W.H., 1958c. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs* // Ibis, v.100 (4). - P.535-570.
- Thorpe W.H., 1969. The significance of vocal imitation with special reference to birds // Acta Biol. Exp., v.29 (3-4). - P.251-269.
- Wurdinger I., 1970. Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten (*Anser indicus*, *A. caerulescens*, *A. albifrons* und *Branta canadensis*) // J. Tierpsychol., v.27 (3). - P.257-302.

Концентрация протопорфирина в скорлупе и изменчивость окраски яиц у различных ржанкообразных и воробьинообразных

П.Д. Венгеров, С.А. Родионова

Воронежский государственный природный биосферный заповедник
pvengerov@yandex.ru

Protoporphyrin concentration in the eggshell and variability of the egg coloration in various Charadriiformes and Passeriformes. – Vengerov P.D., Rodionova S.A. – With the help of spectrophotometric analysis the concentration of protoporphyrin (micrograms per 1 cm² of shells) has been studied in 31 birds species of Charadriiformes and Passeriformes orders. This pigment has a leading role in the formation of protective coloration of eggs. The mean concentration of protoporphyrin of Limicolae and Laridae is changing from 83,0 (*Charadrius dubius*) to 218,9 (*Vanellus vanellus*) micrograms per 1 cm², of Muscicapidae from 0,44 (*Phoenicurus ochruros*) to 48,1 (*Luscinia luscinia*), of Sylviidae from 27,0 (*Phylloscopus collybita*) to 98,2 (*Acrocephalus arundinaceus*) micrograms per 1cm².

The egg coloration of is influenced not only by the concentration of protoporphyrin but also the nature of its location on the surface and inside the shell. Protoporphyrin concentration depends on the location of nests and their secrecy, the behavior of birds while the protecting their clutches, and the building material used. Quantification of the pigmentation level in eggshell can be promising to study various aspects of ecology and evolution of birds.

Key words: coloration of bird eggs, the concentration of protoporphyrin.

Окраска яиц у птиц часто выполняет покровительственную функцию. Наиболее отчетливо это наблюдается у видов, уступающих открытые гнезда на земле или среди воды. В случае опасности птицы заранее покидают их, полагаясь в защите кладок на незаметность яиц. Вместе с тем существуют и другие способы сохранения кладок: устройство гнезд в норах и дуплах, густых ветвях или траве, затаивание насиживающих самок с покровительственной окраской оперения, активное отражение атак хищников. Наряду с некоторыми иными причинами, в частности, гнездовым паразитизмом, они обуславливают высокое разнообразие окраски яиц у птиц, что дает возможность изучения закономерностей эволюционных изменений окраски под воздействием определенных экологических факторов (Котт, 1950; Kilner, 2006).

Однако такие исследования наталкиваются на значительные трудности методического характера. Несмотря на имеющиеся успешные попытки унификации описаний оологических материалов (Костин, 1977; Мянд, 1988), в отношении окраски яиц среди специалистов

нет единого подхода. Это связано с большой изменчивостью окраски, разным освещением, особенностями индивидуального восприятия человеком. Поэтому неоднократно подчеркивалась необходимость изучения окраски яиц количественными методами (Зубакин, Леонович, 1993; Климов, 1993; Нумеров, 2003), что существенно повышает объективность исследований. Отсюда становится актуальной разработка и апробация точных количественных методов изучения окраски яиц. Помимо структурных характеристик, они предполагают установление состава и концентрации пигментов, формирующих окраску.

Исследование окраски яиц может иметь большое значение в построении систематики воробьинообразных, которая далеко не завершена. В этом отношении имеется удачный опыт выявления филогенетических связей между разными отрядами неворобьиных (Кузякин, 1953). Для воробьинообразных важность использования признаков окраски яиц для выявления и уточнения систематического положения на уровне родов и семейств продемонстрировал В. В. Леонович (1996). При этом данные признаки должны применяться в сочетании с другими характеристиками (морфологическими, экологическими, поведенческими).

Известна взаимосвязь между интенсивностью окраски яиц и физиологическим состоянием самок. На окраску влияют негативные факторы внешней среды, связанные с химическим и радиационным загрязнением (Книстаутас, 1983; Мянд, 1988; Кусенков, 1993; Moreno et al., 2006; Martinez et al., 2007). Поэтому количественная оценка окраски яиц необходима и для мониторинга популяций птиц.

Известно, что окраску скорлупы яйца у птиц формируют в основном два пигмента – биливердин и протопорфирин (Tammes, 1964). Они относятся к широко распространенным циклическим тетрапиррольным природным пигментам. Протопорфирин входит в группу свободных порфиринов, а биливердин является желчным пигментом из группы билинов (Бриттон, 1986). Биливердин обуславливает фоновую окраску скорлупы и имеет голубой, синий и зеленый цвета, а цвет протопорфирина варьирует от желтого и коричневого до красного. Он образует обычно рисунок в виде различных пятен, точек, штрихов и линий, но может участвовать и в создании фоновой окраски (самостоятельно или совместно с биливердином).

Важным является точная количественная оценка уровня пигментации скорлупы яйца. Попытка получить ее уже предпринималась ранее (Титов и др., 1997) и была основана на определении оптической плотности и пропускной способности солянокислых вытяжек пигментов скорлупы при фотоколориметрировании. Однако использованные

показатели давали только относительную количественную оценку пигментации, поэтому данный методический подход нуждается в дальнейшем развитии. Нам удалось установить концентрацию протопорфирина, выраженную в микрограммах на 1 кв. см скорлупы (Родионова, Венгеров, 2010). Именно этот пигмент в наибольшей степени ответственен за покровительственную окраску яиц у птиц. Отметим, что спектрофотометрический анализ широко применяется в химических и биологических исследованиях, и мы лишь приспособили его к решению своих задач.

Рассмотрим межвидовую изменчивость концентрации протопорфирина в пределах некоторых систематических групп птиц с изменчивой окраской яиц и попытаемся найти ей объяснение с эколого-эволюционных позиций.

Характерной особенностью представителей подотрядов куликов и чаек является в той или иной степени открытое гнездование на земле, болотах или среди воды. Поэтому они имеют сложную покровительственную окраску яиц. В семействах ржанковых, бекасовых и чайковых преобладают песочный и зеленый фоновый цвет скорлупы, густой пятнистый или линейно-пятнистый рисунок (Климов, 2003). Однако конкретные места расположения гнезд, их защищенность растительностью, используемый для построек материал, поведение птиц у гнезда у различных видов куликов и чаек широко варьируют. Это создает большие возможности для изучения зависимости окраски яиц от экологических факторов. Нами концентрация протопорфирина установлена у малого зуйка (*Charadrius dubius*), чибиса (*Vanellus vanellus*), бекаса (*Gallinago gallinago*), озерной чайки (*Larus ridibundus*), белокрылой (*Chlidonias leucopterus*) и белошекой крачек (*Ch. hybrida*) (табл. 1).

Таблица 1

Концентрация протопорфирина (микрограмм на 1 кв. см)
в скорлупе яиц у ржанкообразных

Protoporphyrin concentration (micrograms per 1 sq. cm)
in the eggshells of Charadriiformes

Виды птиц	n	min	max	Среднее значение
1. <i>Vanellus vanellus</i>	8	214,4	222,4	218,9 ± 0,9
2. <i>Gallinago gallinago</i>	6	144,1	146,4	144,9 ± 0,4
3. <i>Charadrius dubius</i>	4	81,5	84,4	83,0 ± 0,5
4. <i>Chlidonias leucopterus</i>	9	191,3	195,8	193,1 ± 0,4
5. <i>Chlidonias hybrida</i>	8	110,0	111,1	110,6 ± 0,1
6. <i>Larus ridibundus</i>	8	103,2	106,4	105,7 ± 0,4

Примечание. Здесь и далее: n – число яиц, подвергнутых анализу.

Наибольшие и сходные значения концентрации протопорфирина свойственны чибису и белокрылой крачке. Далее, в порядке уменьшения, следует бекас, потом белошекая крачка и озерная чайка, и наименьшее значение – у малого зуйка. У чибиса, в сравнение с малым зуйком, концентрация протопорфирина оказалась выше в 2,6 раза.

Обнаруженный высокий уровень межвидовой изменчивости можно объяснить рядом экологических и поведенческих особенностей, свойственных разным видам. Как известно, чибис строит совершенно открытые гнезда, всегда на суше (пашня, луг с редкой и низкой травой или озимая пшеница). Выстилка гнезда темная, из сухих стеблей трав, соответствует окраске яиц, которая имеет основной буровато-песочный фон с многочисленными темно-бурыми или черными пятнами. В случае опасности самка заранее покидает гнездо, полагаясь на покровительственную окраску яиц. Отсюда очень высокий уровень концентрации пигмента.

Бекас прячет гнезда в траве, самка насиживает кладку очень плотно, в случае опасности затаивается на гнезде, она незаметна для хищников благодаря покровительственной окраске своего оперения. Роль покровительственной окраски яиц для сохранности кладок заметно уменьшается, соответственно снижается концентрация протопорфирина.

Малый зуек по поведению у гнезда имеет сходство с чибисом. Самка тоже заранее покидает кладку, после чего может имитировать раненую птицу. Однако у этого кулика существенно отличается субстрат, на котором расположено гнездо, и используемый строительный материал. Птицы поселяются на песчаных или галечных берегах, гнездо в виде ямки, строительный материал представлен небольшим количеством камешков или ракушечника. Этот материал, как и окружающий субстрат, имеет разнообразные, преимущественно светлые оттенки. Подобно окрашены и яйца: основной фон песочного или сливочного цвета, пятнистость мелкая и неплотная, поэтому мы наблюдаем существенное уменьшение концентрации пигмента.

Все три исследованных вида чайковых размещают в той или иной степени открытые гнезда среди воды. Белокрылая крачка, имеющая наибольшую концентрацию протопорфирина, чаще строит гнезда на осоковых кочках, сплавинах, растительном мусоре. В выстилке гнезда преобладают отмершие части растений желтовато-бурых оттенков. Окраска яиц соответствует цвету этого субстрата. Фон изменяется от оливково-зеленого до оливково-коричневого, хорошо выражен рисунок из темных пятен. При опасности птицы покидают гнезда, интенсивно окрикивая потенциального хищника. Безопасность яиц во мно-

гом определяется их покровительственной окраской, что и обуславливает высокую концентрацию протопорфирина.

Белошекая крачка строит еще более открытые гнезда, чем предыдущий вид. Они обычно располагаются на плавающей водной растительности. Поведение при опасности такое же, как у белокрылой крачки. Однако концентрация протопорфирина гораздо ниже. Объясняется это используемым материалом для выстилки гнезда. В нем преобладают зеленые части растений, поэтому окраска основного фона светлее (зеленоватая или серо-зеленая), чем у других болотных крачек, пятнистость также менее густая. Названные обстоятельства снижают концентрацию протопорфирина.

Еще немного меньше она у озерной чайки. Данный вид чаще строит гнезда на сплавинах и осоковых кочках. Окраска яиц сильно варьирует, обычно фон буровато- или оливково-зеленоватый, поверхностные пятна бурые, различной густоты. Уменьшение концентрации протопорфирина находит объяснение в относительно более крупных размерах озерной чайки. В случае опасности чайки тоже покидают кладки, но, в отличие от крачек, способны нападать на таких основных пожирателей яиц, как врановые и луни. Кроме того, крупный размер самих яиц не позволяет хищникам схватить яйцо и быстро покинуть колонию, что вполне осуществимо, например, серой вороной при хищничестве на крачках.

Более изменчива окраска яиц у близкородственных видов, сильно различающихся по месту расположения гнезд, например, у дроздов и мухоловок, на что неоднократно обращали внимание различные исследователи. Концентрацию протопорфирина мы определили у 15 видов семейства мухоловковых (табл.2).

По концентрации протопорфирина изученные виды мухоловковых можно условно разделить на пять групп. В первую группу входит всего один вид – горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros*): пигмент практически отсутствует. Вторую группу составляют виды с низкой концентрацией пигмента – обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), мухоловка-белошейка (*F. albicollis*) и обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*); третью – луговой чекан (*Saxicola rubetra*) и зарянка (*Erithacus rubecula*), у которых значения показателя заметно возрастают. Четвертую группу, характеризующуюся величинами концентрации выше средних, образуют варакушка (*Luscinia svecica*), серая мухоловка (*Muscicapa striata*) и пять видов дроздов – певчий дрозд (*Turdus philomelos*), белобровик (*T. iliacus*), рябинник (*T. pilaris*), черный дрозд (*T. merula*) и деряба (*T. viscivorus*), с выраженным преобладанием пиг-

мента у последнего вида. В пятую группу входит только обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*), концентрация протопорфирина у этого вида наиболее высока, с сильным отрывом от других представителей семейства.

Таблица 2

Концентрация протопорфирина (микрограмм на 1 кв. см)
в скорлупе яиц у мухоловковых
Protoporphyrin concentration (micrograms per 1 sq. cm)
in the eggshells of Muscicapidae

Виды птиц	n	min	max	Среднее значение
1. <i>Phoenicurus ochruros</i>	4	0,4	0,5	0,44 ± 0,03
2. <i>Oenanthe oenanthe</i>	4	3,4	5,0	4,2 ± 0,4
3. <i>Ficedula hypoleuca</i>	14	4,1	5,0	4,6 ± 0,1
4. <i>Ficedula albicollis</i>	4	4,5	5,0	4,8 ± 0,1
5. <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	9	4,5	6,9	5,8 ± 0,2
6. <i>Saxicola rubetra</i>	4	9,9	10,8	10,3 ± 0,2
7. <i>Erithacus rubecula</i>	8	15,1	19,0	17,4 ± 0,5
8. <i>Luscinia svecica</i>	9	18,8	23,8	21,5 ± 0,6
9. <i>Turdus philomelos</i>	10	17,5	30,7	23,0 ± 1,2
10. <i>Turdus pilaris</i>	9	24,3	27,9	26,6 ± 0,5
11. <i>Turdus iliacus</i>	8	23,6	31,9	27,6 ± 1,1
12. <i>Muscicapa striata</i>	6	27,3	28,3	27,8 ± 0,2
13. <i>Turdus merula</i>	9	26,5	30,8	29,2 ± 0,5
14. <i>Turdus viscivorus</i>	4	38,4	38,5	38,4 ± 0,03
15. <i>Luscinia luscinia</i>	9	45,7	51,9	48,1 ± 0,7

Остановимся теперь на некоторых особенностях окраски яиц разных видов в выделенных группах. У горихвостки-чернушки яйца, как правило, чисто белые; очень редко встречаются кладки с яйцами, имеющими слабый голубоватый оттенок или красноватые точки (Гладков, 1954). Соответственно концентрация пигмента у данного вида близка к нулю.

Основной фон окраски яиц обыкновенной каменки – бледно-голубой, рисунок отсутствует, лишь редко в отдельных кладках попадают яйца с красноватыми или бурыми крапинками (Рябицев, 2008). Такая окраска обусловлена низким содержанием как биливердина, так и протопорфирина. У мухоловки-пеструшки и белошейки окраска яиц однотонная, светло-голубая, иногда зеленовато-голубая, рисунок всегда отсутствует. У обыкновенной горихвостки рисунок тоже не выражен, хотя концентрация протопорфирина немного увеличивается; ве-

роятно, здесь он находится в диффузном состоянии, перемешиваясь с биливердином.

Яйца лугового чекана характеризуются интенсивным зеленовато-голубым цветом основного фона, на котором встречаются размытые или более менее очерченные ржавчатые пятнышки. Соответственно, у данного вида мы наблюдаем хорошо заметное увеличение концентрации протопорфирина. Зарянка не имеет голубых оттенков в фоновой окраске скорлупы, она у нее светло-розовая или беловато-желтая. Напротив, рисунок из мелких буроватых пятнышек хорошо выражен. Отмеченные особенности окраски в полной мере соответствуют возрастанию концентрации протопорфирина.

У пяти видов дроздов фоновая окраска представлена голубым цветом (певчий дрозд) или зеленовато-голубым (белобровик, рябинник, черный дрозд, деряба). У всех видов всегда четко выражен рисунок, при этом у певчего дрозда он представлен редкими насыщенными черно-бурыми крапинами, а у остальных – густыми рыжеватыми размытыми или очерченными (деряба) пятнами разных оттенков. Наибольшим сходством обладают яйца рябинника, белобровика и черного дроздов, они же весьма сходны по концентрации протопорфирина. Яйца певчего дрозда по окраске резко контрастируют на фоне других дроздов. Их интенсивный голубой цвет связан с относительно высоким содержанием биливердина. Однако концентрация протопорфирина у него лишь немногим меньше, чем у белобровика, черного дрозда и рябинника. Очевидно, этот пигмент у певчего дрозда откладывается не размыто по всей поверхности скорлупы, а концентрированно отдельными пятнами. Фоновая окраска яиц дерябы наиболее бледная, а рисунок, напротив, наиболее густой, пятна крупные, часто группируются у тупого конца яйца. Соответственно у дерябы концентрация протопорфирина наиболее высокая.

Окраска яиц у серой мухоловки сложная. Фон зеленовато-серый или желтовато-зеленоватый, на нем всегда имеется пятнистость ржавчатого или красно-бурого цвета. Размеры, форма и характер размещения пятен на поверхности скорлупы варьируют от кладки к кладке. В целом, окраска яиц серой мухоловки проявляет определенное сходство с окраской яиц некоторых дроздов, что вполне соответствует концентрации протопорфирина.

Варакушка по концентрации обоих пигментов близка к певчему дрозду, но окраска яиц у этих видов сильно различается. Связано это с разным способом размещения протопорфирина на поверхности скорлупы. У варакушки он как бы размывается по всей поверхности яйца, нередко оказывается гуще на его тупом конце.

У обыкновенного соловья яйца имеют только фоновую окраску чисто оливкового или шоколадно-оливкового цвета. Это результат диффузного отложения в значительном количестве обоих пигментов, причем протопорфирина больше откладывается в верхних слоях скорлупы.

Нетрудно заметить, что различия в окраске и концентрации пигментов у данных видов связаны с особенностями расположения гнезд и степенью скрытности кладок от хищников. Гнезда серой мухоловки большей частью открыты, кладки могут быть заметны для хищников, поэтому яйца имеют в общем покровительственную окраску; ее обуславливает протопорфирин. Гнезда мухоловки-пеструшки и белшейки всегда укрыты в дуплах, яйца у них светлые, протопорфирин, вероятно, вторично в основном утерян.

Отсутствие пигментации у горихвостки-чернушки, бледно-голубой цвет яиц у обыкновенной каменки и голубой у обыкновенной горихвостки объясняется гнездованием этих видов в различных укрытиях: нишах, норах, дуплах. Покровительственная окраска яиц для них не имеет существенного значения. Несмотря на высокое разнообразие размещения гнезд зарянки, они у нее всегда скрытые, поэтому рисунок хотя и сохраняется, но концентрация протопорфирина сравнительно невысока.

Открытое гнездование на деревьях и кустарниках всех видов дроздов требует наличия маскирующего рисунка, который хорошо выражен у белобровика, рябинника, черного дрозда и дерябы. У певчего дрозда окраска яиц более яркая, они довольно хорошо заметны на фоне гнездового материала. Вероятно, у этого вида существуют иные механизмы защиты кладки, например, затаивание на гнезде при приближении хищника.

У видов, гнездящихся на земле, окраска яиц оказывается изменчивой. У обыкновенного соловья и, нередко, у варакушки она вполне соответствует окружающему субстрату, ее покровительственная функция сомнений не вызывает. Иная ситуация складывается у лугового чекана. Его зеленовато-голубые яйца кажутся мало подходящими для птицы, гнездящейся на земле. Однако такой цвет может быть вполне криптическим среди зеленой травы (Kilner, 2006).

Рассмотрим межвидовую изменчивость концентрации протопорфирина у славковых на примере представителей четырех родов: пеночка, славка, камышевка и пересмешка. Из рода пеночка исследованы пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*) и пеночка-трещотка (*Ph. sibilatrix*); из рода славка – серая (*Sylvia communis*), черноголовая (*S. atricapilla*), ястребиная (*S. nisoria*), садовая славки (*S. borin*) и славка-завирушка (*S. curruca*); из рода камышевка – дроздовидная

(*Acrocephalus arundinaceus*) и болотная камышевка (*A. palustris*); из рода пересмешка – северная бормотушка (*Hippolais caligata*).

По концентрации протопорфирина исследованные виды славковых распределяются на три неравноценные группы (табл. 3). В первую группу входит только дроздовидная камышевка с наибольшим значением показателя; вторую, промежуточную группу, образуют серая славка, пеночка-трещотка и северная бормотушка; в третью группу с относительно невысокими значениями концентрации пигмента входят все остальные славки, пеночка-теньковка и болотная камышевка.

Таблица 3

Концентрация протопорфирина (микрограмм на 1 кв. см)
в скорлупе яиц у славковых
Protoporphyrin concentration (micrograms per 1 sq. cm)
in the eggshells of Sylviidae

Виды птиц	n	min	max	Среднее значение
1. <i>Phylloscopus collybita</i>	4	26,7	27,6	27,0 ± 0,2
2. <i>Sylvia nisoria</i>	10	27,9	30,5	28,9 ± 0,3
3. <i>Sylvia atricapilla</i>	9	31,1	33,6	31,8 ± 0,3
4. <i>Sylvia curruca</i>	4	30,5	32,9	31,9 ± 0,5
5. <i>Sylvia borin</i>	17	31,3	35,6	32,9 ± 0,3
6. <i>Acrocephalus palustris</i>	4	32,1	33,7	33,0 ± 0,4
7. <i>Hippolais caligata</i>	10	38,2	39,8	39,3 ± 0,2
8. <i>Phylloscopus sibilatrix</i>	8	39,9	42,7	41,3 ± 0,3
9. <i>Sylvia communis</i>	11	42,2	45,5	43,4 ± 0,3
10. <i>Acrocephalus arundinaceus</i>	4	97,3	99,4	98,2 ± 0,5

Яйца дроздовидной камышевки имеют сложную насыщенную окраску: основной фон голубоватый или голубовато-зеленоватый, на нем разбросаны многочисленные, разной величины и формы внутренние и наружные пятна оливкового, серого и темно-бурого цвета. Такая окраска выглядит вполне покровительственной и соответствует сравнительно открытому расположению гнезд и видимости кладок. Следует отметить также, что дроздовидная камышевка населяет пойменные биотопы, являющиеся излюбленными местообитаниями серой вороны и сороки – одних из главных факторов отбора на покровительственную окраску яиц (Леонович, 1996).

Яйца болотной камышевки по окраске очень сходны с предыдущим видом, хотя и немного светлее. Однако они отличаются значительно меньшей концентрацией протопорфирина, что обусловлено сравнительно небольшой густотой пятен на поверхности скорлупы и, главное, меньшей их насыщенностью пигментом. Снижение уровня

пигментации у данного вида вполне объяснимо более скрытным расположением гнезд.

Окраска яиц у пяти исследованных видов славков не всегда четко различима, крайние варианты изменчивости разных видов могут перекрываться. Тем не менее, видовой стереотип окраски выделяется и она в целом имеет покровительственный характер.

У серой славки изменчивость окраски довольно высока. Основной фон может быть бледно-зеленоватым, что указывает на весомое содержание биливердина, бледно-желтоватым или коричневатым. Рисунок обычно густой, хотя изредка встречаются и относительно светлые яйца. Размеры, форма и цвет пятен изменчивы, но чаще встречаются яйца с четко очерченными лилово-серыми и размытыми желтовато-бурыми пятнами. Этот рисунок вполне соответствует относительно высокой концентрации протопорфирина.

Если у типичных яиц серой славки убрать цвет основного фона скорлупы, оставив его сливочно-белым, и уменьшить густоту рисунка, то получим окраску яиц славки-завирушки. Их посветление закономерно сопровождается более низкой концентрацией пигмента.

Однако практически такую же концентрацию протопорфирина имеют яйца черноголовой и садовой славков, но их окраска в целом более темная, чем у славки-завирушки. Очевидно, это связано с большей размытостью пятен по поверхности скорлупы у первых двух видов. Так, у черноголовой славки основной фон грязновато-белый разных оттенков, а рисунок состоит из глубоких сильно размытых пятен, которые могут почти полностью покрывать скорлупу. Помимо них, присутствуют и редкие наружные плотные пятна с довольно очерченными краями. Цвет пятен может быть разным. В Воронежской области наиболее часто встречаются кладки с яйцами желтовато-бурого цвета, редко – красноватого или темно-серого. Примерно такая же изменчивость окраски яиц свойственна и садовой славке, при ее общем сходстве с черноголовой славкой. Отличие по большинству кладок состоит в том, что у садовой славки наружные пятна более крупные и многочисленные, а внутренние – менее размытые.

Яйца у ястребиной славки грязно-белого цвета, нередко с зеленоватым оттенком, они выглядят заметно светлее, чем у черноголовой и садовой славков. Однако по концентрации протопорфирина эти три вида различаются слабо. Причина состоит в неодинаковом размещении пятен в толщине скорлупы. У ястребиной славки рисунок обычно глубокий, неясно проступающий наружу, поэтому яйца кажутся светлее.

Сходство окраски яиц у изученных видов славков обусловлено примерно одинаковой степенью скрытности их кладок в кустарнико-

вой или травянистой растительности. Превышение уровня пигментации у серой славки связано, вероятно, с ее способностью располагать гнезда на земле. Более светлая окраска яиц у славки-завирушки и ястребиной славки, вызванная иным способом размещения протопорфирина, находит объяснение в более скрытном расположении их гнезд, в сравнение с черноголовой и садовой славками. В частности, славка-завирушка и ястребиная славка не строят гнезда открыто на ветвях деревьев.

Цвет основного фона скорлупы яиц у пеночки-трещотки и пеночки-теньковки чисто белый, что свидетельствует о низком содержании биливердина или его отсутствии. Рисунок в виде пятен есть у обоих видов. У пеночки-трещотки внутренние пятна фиолетово-серые, наружные – лиловато-бурые, они густо покрывают поверхность яйца, это согласуется с высокой концентрацией протопорфирина. У пеночки-теньковки внутренние пятна также фиолетово-серые, а наружные красновато-бурые, густота рисунка заметно меньше, так же как и концентрация протопорфирина.

Пеночки по характеру гнездовой постройки принципиально отличаются от большинства других наземногнездящихся воробьиных. Как известно, их гнезда, свитые из сухих стеблей трав, имеют форму шалашика с боковым входом, поэтому кладки сверху не видны. Это обстоятельство, вероятно, снизило интенсивность отбора на покровительственную окраску и у многих пеночек яйца лишены пигментов. Так, из 12 видов пеночек, гнездящихся в Северной Евразии, у шести видов окраска яиц чисто белая, а у остальных на белом фоне имеются темные пятна различной густоты (Птушенко, 1954). Степень редукции пигментации яиц у разных видов пеночек неодинакова, что, вероятно, обусловлено их конкретными экологическими особенностями и давлением хищников.

У северной бормотушки основной фон скорлупы яиц светло-розовый или фиолетово-розовый, имеются внутренние размытые розоватые пятна и наружные четко очерченные пятна темно-красного цвета. Следовательно, и основной фон, и рисунок у данного вида формируется протопорфирином, поэтому окраска яиц покровительственная, что соответствует наземному расположению гнезд. Концентрация протопорфирина достаточно высока, немногим ниже, чем у серой славки.

Таким образом, количественная оценка уровня пигментации скорлупы яиц позволяет объективно изучать межвидовую изменчивость их окраски в различных систематических и экологических группах птиц. Концентрация протопорфирина у различных видов изменяется в связи со способом гнездования и скрытностью кладок,

поведением птиц у гнезда, используемым строительным материалом и окружающим субстратом.

Яйца со сходной окраской у разных видов могут существенно отличаться по концентрации протопорфирина, и напротив, при сходной концентрации пигмента окраска может быть различной. Это связано с характером размещения протопорфирана по поверхности и в толще скорлупы, а также с содержанием биливердина. Протопорфирин может присутствовать в скорлупе у видов с голубой окраской яиц, хотя визуально он на них и не заметен.

Литература

- Бритгин Г., 1986. Биохимия природных пигментов. - М.: Мир. - 422 с.
- Гладков Н.А., 1954. Семейство дроздовые // Птицы Советского Союза, т.6 /Под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова.- М.: Сов. наука.- С.405-621.
- Зубакин В.А., Леонович В. В., 1993. О некоторых закономерностях окраски яиц чайковых птиц // Совр. пробл. оологии: Мат-лы I Международ. совещ. - Липецк. - С.58-62.
- Климов С.М., 1993. Методические подходы к оценке окраски птичьего яйца // Соврем. пробл. оологии: Мат-лы I Международ. совещ. - Липецк.- С.66-70.
- Климов С.М., 2003. Эколого-эволюционные аспекты изменчивости ооморфологических показателей птиц. - Липецк: Липецкий гос. пед. ун-т. - 208 с.
- Книстаутас А.Ю., 1983. Гнездование большой синицы в условиях загрязненной воздушной среды // Бюлл. МОИП. Отд. биол., т.88, вып.2. - С.17-21.
- Костин Ю.В., 1977. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. - Вильнюс: Моклас. - С.14-22.
- Котт Х., 1950. Приспособительная окраска животных. - М.: Иностран. литература. - 544 с.
- Кузякин А.П., 1954. Учет оологических признаков и особенностей гнездования в классификации птиц // Бюлл. МОИП. Отд. биол., т.59, вып.6. - С.27-35.
- Кусенков А.Н., 1993. Ооморфология и радиоактивное загрязнение окружающей среды // Совр. пробл. оологии: Мат-лы I Международ. совещ. - Липецк. - С.84-85.
- Леонович В.В., 1996. Оологические признаки и филогенетика птиц // Успехи современной биологии, т.116, вып.5. - С.552-563.
- Мянд Р., 1988. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. - Таллин: Валгус. - 193 с.
- Нумеров А.Д., 2003. К вопросу описания окраски птичьих яиц и оценки приспособительного значения // Акт. пробл. оологии: Мат-лы III Международ. конф. стран СНГ. - Липецк. - С.151-153.
- Птушенко Е.С., 1954. Семейство славковые. // Птицы Советского Союза, т.6 /Под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. - М.: Советская наука. - С.146-330.
- Родионова С.А., Венгеров П.Д., 2010. Количественная оценка пигментации

- скорлупы яиц у птиц: определение концентрации протопорфирина // Науч. ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия Естеств. науки, № 3 (74), вып. 10. - С.56-60.
- Рябицев В.К., 2008. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. 3-е изд., испр. и доп. - Екатеринбург: Урал. ун-т. - 634 с.
- Титов С.В., Муравьев И.В., Логунова И.Ю., 1997. К вопросу изучения пигментации скорлупы яиц птиц // Зоол. журн., т.76, вып.10. - С.1185-1192.
- Kilner R.M., 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds // Biol. Rev., v.81. - P.383-406.
- Martinez-de la P.J., Merino S., Moreno J., Tomas G., Morales J., Lobato E., Garcia-Fraile S., Martinez J., 2007. Are eggshell spottiness and colour indicators of health and condition in blue tits *Cyanistes caeruleus*? // J. Avian Biol., v.38. - P.377-384.
- Moreno J., Lobato E., Morales J., Merino S., Tomas G., Martinez-de la P. J., Sanz J. J., Mateo R., Soler J. J., 2006. Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird // Behav. Ecol., v.17. - P.651-655.
- Tammes P.M.L., 1964. Bird's egg shells, colour prints of nature // Ardea, v.52. - P.99-110.

Синантропизация птиц как популяционное явление: классификации, индекс синантропизации и критерии его оценки

А.А. Резанов, А.Г. Резанов

Московский городской педагогический университет,

Институт естественных наук

RezanovAG@mail.ru; RezanovAG@ins.mgpu.ru

Synanthropization of birds as population phenomena: classifications, index of synanthropization and criteria of its assessment. – **Rezanov A.A., Rezanov A.G.** – Synanthropization of birds is described as population phenomenon. We developed and motivated some criteria of bird synanthropization and proposed A version of geographical classification of synanthropic birds from pancontinental to region-local. The index of synanthropization (I_s) based on bird anthro-po-tolerance, their nesting, trophical and habitat preferences was elaborated.

Key words: synanthropization of birds, criteria of synanthropization, geographical classification of synanthropic birds, anthro-po-tolerance, index of synanthropization.

Города и явление «расщепления» популяций у птиц

Связь птиц с человеком установилась на самых ранних этапах развития человеческого общества (Гладков, 1958; Константинов, 1995; Рахилин, 1996). Синантропизация рассматривается как явление и процесс приспособления животных к существованию в соседстве с человеком в условиях преобразованной им окружающей среды. Особый интерес представляют города, где степень подобных преобразований является достаточно высокой. Поселения городского типа с численностью жителей в 20-25 тыс. человек появились, как минимум, в III-I тысячелетиях до н.э. В древних городах начался процесс урбанизации популяций птиц. В частности, вороны (*Corvus cornix*) в городах Средиземноморья жили уже в 4 в. до н.э. (Аристотель, 1995).

Синантропизация, как правило, ведёт к «расщеплению» видовых популяций на «дикие» и «синантропные, или городские», что хорошо известно для целого ряда видов птиц: *Columba livia*, *Apus apus*, *Hirundo rustica*, *Delichon urbica*, *Turdus merula*, *Motacilla alba* и мн. др. Так, урбанизация чёрного дрозда (*Turdus merula*) в Европе началась в середине 19 века (Брем, 1866). Со временем здесь сложились своеобразные «городские» популяции этого вида, отличающиеся от «диких» («лесных») популяций определёнными поведенческими и экологическими характеристиками.

По нашим наблюдениям, в городах юга России (Нальчик, Кисловодск, Анапа и др.) и Западной Европы (города Польши, Венгрии, Австрии, Словакии, Чехии) чёрные дрозды отличаются от «лесных», прежде всего, такими поведенческими особенностями, как реакция на присутствие (приближение) человека. «Городские» дрозды демонстрируют высокий уровень антропоустойчивости, выражающейся в резком снижении «дистанции испугивания», в то время как дрозды «диких» популяций довольно пугливы. Так, в Словакии (хр. Втачник, август 1996 г.) «лесные» дрозды, державшиеся в ежевичнике по краю горной дороги, при подходе человека заблаговременно слетали на 15–30 м вниз по склону и замолкали. Такая реакция в целом характерна для «лесных» популяций чёрного дрозда.

Городская ласточка (*Delichon urbica*) в Европе представлена, в основном, «городскими» популяциями (это даже нашло своё отражение в латинском названии вида), а в Центральной Азии – «горными». Синантропные популяции в этом регионе возникли недавно. Например, в Алма-Ате (Южный Казахстан) ласточки появились в городе только в 1960-е годы вместе со строительством многоэтажных зданий (Бородихин, 1968).

Трудно найти полностью синантропные виды птиц, у которых не существовало бы «диких» популяций. Они есть и у сизого голубя (*Columba livia*), и у домового воробья (*Passer domesticus*), и у серой вороны (*Corvus cornix*). Пожалуй, единственным исключением является индийская ворона (*C. splendens*), у которой не известно «диких» популяций (Nyari et al., 2006), и, возможно, кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*).

Более полувека назад была выдвинута гипотеза о существовании двух генетически обособленных «городских» и «лесных» популяций черного стрижа (*Apus apus*) (Мальчевский, Пукинский, 1983). У палеарктических стрижей (*Apus* spp.) можно выделить 3 типа экологических популяций: 1) скальный (исходный) тип – гнездятся в скальных нишах; 2) лесной тип – гнездятся в дуплах деревьев; 3) городской тип – гнездятся в постройках человека, обычно в каменных (Резанов, Резанов, 2010а).

Для лесной зоны Европы характерны «городские» и «лесные» группировки стрижей, а для Средней Азии – «городские» и «скальные». Иногда птицы из одной колонии «параллельно» гнездятся под крышами зданий, в скворечниках и в дупла. Гнездование в дуплах признаётся вынужденным: либо в результате высокой численности птиц, либо из-за разрушения каменных построек, что указывает на

экологическую пластичность, а не на наличие особых популяций (Мальчевский, Пукинский, 1983). Но в Забайкалье чёрный стриж (*A. a. pekinensis*) гнездится только в дуплах деревьев (Егоров и др., 2005). В 1974 г. в Плесецком р-не Архангельской области у озера в редкостойном осиннике существовала небольшая колония стрижей, гнездящаяся в дуплах большого пёстрого дятла (*Dendrocopus major*), а в 4 км от этого места находится пос. Липаково, в котором, несмотря на наличие нескольких двухэтажных зданий и достаточно высоких (5-6 м) одноэтажных домов, стрижи не гнездились (набл. Резанова А.Г.). В принципе, для расположения гнезда стрижа достаточно высоты 3 м над землёй (Птушенко, Иноземцев, 1968). В 2004 г. в Ново-Иерусалимском монастыре (Московская обл., Истринский р-н) стрижи гнездились не только под куполами собора, но и под крышей низкого (5 м) административного здания (наши данные).

Стрижи могут расселяться по неблагоприятным ландшафтам, когда там появляются подходящие для гнездования здания. Так, на Апшеронском полуострове (Азербайджан) стрижи появились только в 1960-е годы (Мекленбурцев, 1990).

Малый стриж (*A. affinis*) (англ. House Swift – домовый стриж) в Юго-Восточной Азии регулярно гнездится в зданиях. По-видимому, птицы из «скальных» популяций способны переходить к гнездованию на каменных зданиях, воспринимая их как скальный ландшафт. Так, в Шри-Ланке на горе Сигирия стрижи гнездятся в нишах скальной стены (Резанов, Резанов, 2006а). Но интересно, что в Средней Азии (на удалении от Индийского центра синантропизации) малый стриж гнездится только в скалах (Захидов, Мекленбурцев, 1969; Мекленбурцев, 1990), т.е. не имеет синантропных популяций.

Такой распространённый вид как галка (*Corvus monedula*) в естественных условиях гнездится в нишах скал, в дуплах деревьев, а в селитебном ландшафте – в нишах построек и сооружений человека. Обычны факты «параллельного» существования различных гнездовых группировок, использующих как дупла, так и постройки человека (Гаврин, 1974; Марголин, Баранов, 2002; Резанов, Резанов, 2006б). На Украине, после восстановления в 1952-1953 гг. разрушенных во время войны зданий, галки, гнездившиеся в руинах, исчезли, хотя вокруг было много дуплистых деревьев. В.Н. Блинов (1998) предположил наличие у галок различных группировок (микروпопуляций), различающихся по месту расположения гнёзд. А вот у индийской вороны (*Corvus splendens*), по данным A. Nyari et al. (2006), не известно популяций, существующих независимо от человека.

Устойчивое внедрение животных в антропогенные экосистемы по масштабам соответствует микроэволюционным процессам (Гладков, 1958; Graczyk, 1982; Обухова, 1988; Шилов, 1998). Популяции различных видов птиц, проникая в антропогенный ландшафт, вырабатывали, на базе природного эколого-поведенческого стереотипа, комплекс приспособлений (адаптаций) к успешному существованию в новой для них окружающей среде и таким образом приобретали те или иные черты синантропности. Это, прежде всего, выражалось в переходе к гнездованию на постройках и сооружениях человека (Сергеев, 1936; Рябов, 1949; Резанов, Резанов, 2006в и др.), в использовании в пищу кормов антропогенного происхождения, в использовании антропогенных инноваций кормового поведения и пр. На определённом уровне расхождения такие популяционные группировки стали отличаться от природных целым рядом черт поведения и экология, т.е. в пределах вида сформировались так называемые «городские» популяции.

Понятие города и городских птиц

Понятия «города» и, соответственно, «городских» птиц настолько размыты, что рассматриваемые термины, если чётко не обозначить их границы, становятся практически нерабочими. В рамках этой проблемы возникает вопрос, каких птиц следует считать птицами города (населенного пункта)? По классификации С. Дончева и П. Янкова (1989) крайними синурбанистами являются виды, основная часть популяции которых размножается в городе. Неудобство предложенной классификации заключается в том, что выделенные категории различаются между собой только на количественном уровне. Более того, в границах города (в природных фрагментах) нередко гнездятся виды, которых даже условно нельзя принять за городских. Например, для Москвы это речной сверчок (*Locustella fluviatilis*), пеночки (*Phylloscopus spp.*), северная бормотушка (*Hippolais caligata*), зелёная пересмешка (*H. icterina*), камышевки (*Acrocephalus spp.*), камышовая овсянка (*Emberiza schoeniclus*) и мн. др. Н.Е. McClure (1989) предлагает считать городскими таких птиц, у которых 1/3 и более популяции обитает в городах и пригородах. Но по каким критериям в таком случае мы будем отличать пригородные местообитания от тех же сельских или естественных (точнее, с признаками естественных) ландшафтов?

Орнитологическое понятие населенного пункта, особенно если речь идет о большом городе, следует ограничить, поскольку, в противном случае, в списке птиц такого населенного пункта окажется большинство видов, встречающихся в данной природной зоне. Это естест-

венно, поскольку в мегаполисах есть пространства, занятые ландшафтами, внешне приближенными к природным и оказавшимися в границах города по мере роста последнего. С этой точки зрения, понятие населенного пункта лучше ограничивать не его административными рубежами, а границами экологическими. В рамках экологических границ под населенным пунктом целесообразно понимать лишь селитебные и индустриальные ландшафты.

Если учитывать всех птиц, зарегистрированных в административных рамках города, то такой список по своей полноте будет опять же приближаться к списку птиц области – в основном, за счет пролета и случайных остановок мигрантов. По-видимому, истинными городскими птицами следует считать виды, связанные с селитебно-индустриальным и рудеральным ландшафтом населенного пункта прочными пространственно-временными связями: 1) в гнездовой период (выбор зданий и сооружений для гнездования); 2) во время зимовки (подогреваемые воды); 3) по трофическому каналу (использование кормов антропогенного происхождения, особенно зимой; использование измененной среды для разыскивания и добывания корма). Птицы, гнездящиеся в городе только в «природных» местообитаниях на естественных субстратах и в принципе не нуждающиеся в кормах антропогенного происхождения (например, *Regulus regulus*, *Phylloscopus* spp., *Acrocephalus* spp., *Locustella* spp., *Hippolais* spp. и мн. др.), не могут быть признаны синантропами даже в малой степени.

Исследователи рассматривают городскую среду, как совокупность определенных биотопов, дифференцируя селитебный ландшафт либо по принципу сомкнутости застройки (Riabinin, 1988), либо по степени застроенности территории (Musłow, 1976), либо по типу (сельский, городской) застройки (Миловидов, Шевырнов, 1977), либо основываясь на возрасте жилых кварталов (Вахрушев, Швецов, 1978; Luniak, Głażewska, 1987; Ковшарь, 1988; Luniak, 1994; все перечисленные источники цит. по: Резанов, Резанов, 2005а). По-видимому, в "орнитологических" классификациях городской среды следует учитывать и другие факторы, такие как постоянные запасы пищи (с учётом подкормки), обилие мест и возможностей для отдыха, сна и устройства гнезд.

Традиционное разделение селитебного ландшафта на старые и новые кварталы не отвечает на главный вопрос – насколько рассматриваемые местообитания пригодны для: 1) размещения гнёзд (на крышах, в различных нишах, на карнизах, под сводами арок, под балконами и пр.); 2) получения пищевых отходов; 3) получения необходимых убежищ для днёвки, ночёвки.

Городские кварталы сходного возраста могут быть достаточно разнородными по типу зданий; нередко фешенебельные новые постройки имитируют архитектурный облик старых районов. Следовательно, дифференциация кварталов по возрасту строений не совсем эффективна. Так, для гнездования чаек (*Larus* spp.) в приморских городах необходимы плоские крыши вне зависимости от возраста зданий (Резанов, 1997; Резанов, Резанов, 20056). Для гнездования стрижей (*Apus* spp.) также важен не столько возраст строения, сколько наличие в нём пригодных для гнездования ниш. Для гнездования воронка (*Delichon urbica*) необходимо наличие навесов и сводов, обеспечивающих возможность прикрепления гнезд к нескольким плоскостям одновременно, а также мест с наличием необходимого гнездового материала. На архитектурный облик кварталов отпечаток накладывает географическое положение региона, его экономика, культура, религия (особенности культовых построек).

Критерии синантропизации птиц и классификации

Рассматривая явление синантропизации птиц, необходимо чётко представлять, на основе каких критериев оно выделяется. Становится очевидным, что классифицировать птиц-синантропов на «видовой» основе не корректно, поскольку в пределах одного и того же так называемого синантропного вида встречаются как синантропные, так и естественные популяции.

В большинстве работ явление синантропизации (и урбанизации, как частного случая) у животных оценивается на уровне «да – нет» или «больше – меньше». В частности, классификация синантропности по Б. Росицкому и И. Кратохвилу (1953; цит. по: Мешкова, Федорович, 1996) рассматривает 3 категории животных: экзоантропные виды – не могут жить в населённых пунктах (НП); гемисинантропные виды – редко встречаются в НП; эвсинантропные виды (*постоянные синантропы*) – НП являются для них главной и постоянной средой.

В.В. Кучерук (1965; цит. по: Мешкова, Федорович, 1996) выделял следующие категории синантропии: 1. *Абсолютная*, или *облигатная* синантропия – симбионты человека. Птицы в эту категорию не входят; 2. *Преимущественная*, или *настоящая синантропия* – обитатели НП, расселившиеся по антропогенному ландшафту на большей части планеты. Представлены «городскими» популяциями; 3. *Географически ограниченная синантропия* – виды, обитающие в НП и постройках человека в пределах оптимума своего ареала; обычно не выдерживают конкуренции с настоящими синантропами; 4. *Экологически*

ограниченная синантропия - виды, не способные к длительному обитанию в районах многоэтажных домов; предпочитают деревянные, глинобитные или невысокие каменные строения. Примеры: *Corvus monedula*, *Hirundo rustica*, *Passer montanus*.

Ю.А. Исаков (1969; цит. по: Мешкова, Федорович, 1996) и К.Н. Благосклонов (1981) выделяли всего по 2 категории птиц: частичные и полные синантропы, и урбофобы и урбофилы, соответственно. Т. Сандакова и Ц.З. Доржиев (2006) выделили 4 большие категории: 1) асинантропов; 2) псевдосинантропов – соответствует урбофобам; 3) полусинантропов; 4) настоящих синантропов – соответствует урбофилам. В зависимости от доли участия (склонности к синантропизации) популяций птиц в этих категориях, каждая из категорий поделена на более мелкие подразделения.

Мы считаем, что основными критериями синантропизации птиц являются следующие: 1) гнездование на/в постройках и сооружениях человека или использование их в качестве отдыха, убежищ и т.п.; 2) использование в пищу кормов антропогенного происхождения, фактора подкормки и т.п.; 3) использование (особенно в зимнее время) окружающей среды, изменённой человеком; например, зимовка на подогретых водах. В значительной степени для всего этого необходима определённая степень антропоотолерантности, которая играет ключевую и в какой-то степени базовую роль в процессе синантропизации (Резанов, 2005, 2006, 2010). Выделены следующие категории синантропов (Резанов, Резанов, 2009б):

1) *Гнездовые синантропы* – гнездятся на/в постройках человека. Например, *Apus* spp., *Delichon urbica*, *Hirundo rustica*, *Tyto alba* и др. Популяции этих видов используют в пищу только корма естественного происхождения.

2) *Трофические синантропы* – зависят от кормов антропогенного происхождения. Например, *Corvus cornix*. В умеренной климатической зоне трофическая синантропность обычно носит сезонный (зимний) характер: *Anas platyrhynchos*, *Parus major*, *Corvus* spp., *Pica pica*, *Larus* spp. и др. Для таких трофических синантропов как серая ворона, сорока, сизая, серебристая и некоторые другие виды чашек, известно также гнездование на постройках и сооружениях человека. Здесь наблюдается переход в категорию *полных синантропов*.

3) *Полные синантропы* – гнездовые и трофические одновременно. Прежде всего, это *Columba livia f. domestica*. в какой-то степени – *Passer domesticus*, *Parus major*, *Larus* spp. (в некоторых районах; гнездование на постройках человека отмечается только для ряда локаль-

ных группировок). Но только сизый голубь в урболандшафте круглый год использует в пищу корма антропогенного происхождения и гнездится только в строениях человека. Домовый воробей, чайки, большая синица кормятся пищевыми отбросами в основном в холодное время года.

Отмеченные категории могут иметь чётко выраженную географическую специфику. Например, европейская городская ласточка является практически облигатным гнездовым синантропом, а центральноазиатская стала гнездиться на постройках человека лишь в отдельных районах.

Для трофических синантропов важно наличие постоянно функционирующих антропогенных источников кормов:

- 1) места подкормки (как постоянные, так и случайные);
- 2) полоса под окнами домов, куда постоянно выбрасываются пищевые отбросы;
- 3) дворовые помойки;
- 4) точки общественного питания и пр.

В приморских городах заметную часть городских гнездовых и трофических синантропов составляют чайки (*Larus* spp.). Например, многие французские города, расположенные на морском побережье, в течение ряда последних лет заселила серебристая чайка (*L. argentatus argentatus*). В Гавре чайки кормятся не только из мусорных баков, но и разрывают пластиковые мешки в поисках съедобных отбросов. Местные жители подкармливают чаек даже на окнах квартир (Vincent, 1988). В Стамбуле (Турция) по берегам Мраморного моря и Босфора чайки-хохотуны (*L. cachinnans*; в статье этот вид рассмотрен как *L. a. cachinnans*), практически целиком оккупировали экологическую нишу ворон (Резанов, 1997). Предполагается (Shochat, 2004), что комбинация высокой предсказуемости пищевых ресурсов и низкого риска хищничества в больших городах изменяет кормовое поведение птиц (речь идёт об изменениях в суточной кормовой активности) и влияет на популяционную динамику.

Основываясь на данных о широте ареалов (включая расширенные ареалы в результате интродукций), мы также выделяем «географические» категории синантропов (Резанов, Резанов, 2009а; Резанов, Резанов, 2010а):

- 1) *Панконтинентальные (космополитические)* – встречаются на всех континентах (кроме Антарктиды);
- 2) *Интерконтинентальные* – встречаются на нескольких (3-4) континентах;

3) *Суперконтинентальные* – встречаются в пределах одного суперконтинента (Евразия) или двух континентов;

4) *Субконтинентальные (полирегиональные)* – встречаются в пределах части континента;

5) *Регионально-локальные* – встречаются в пределах незначительной части континента, на острове. Например: *Nestor notabilis*, *Garulus glandarius* (*G. g. glandarius*, *G. g. glaszneri*, *G. glandarius krynicki*). Кеа, по-видимому, только недавно стали синантропами: «нахальные» ("cheeky") птицы обследуют оставленные без присмотра вещи, автомобили, кормятся пищевыми отбросами, роются в помойках и пр. (Gajdon et al., 2006). Это уникальный пример формирования современного «миниатюрного» Новозеландского центра синантропизации вида.

Аллохтонные синантропы, особенно пан- и интерконтинентальные (*P. domesticus*, *C. livia*, *S. vulgaris*, *A. tristis*, *T. merula*), стали доминировать в городах и населённых пунктах «чуждых» для них континентов (в частности, Австралии) и островов (в частности, Новой Зеландии) (Mason, 1985; Walters, 1985; Guest, Guest, 1987; Williamson, De-Graaf, 1981; Williams, Fleischer, 1989). Таким образом, урбанизация ландшафта ведёт к росту доли синантропов-космополитов, но географические регионы сохраняют специфику синантропного «ядра» (Резанов, Резанов, 2006в).

Количественная оценка явления синантропизации у популяций птиц – индекс синантропизации

Наряду с качественными оценками синантропизации птиц, есть немногочисленные разработки, позволяющие оценивать это явление, а точнее степень синантропизации популяций птиц количественно. В частности, Е.Л. Лыков (2007) на примере птиц города Калининграда разработал и апробировал количественную оценку степени синантропизации (S), основанную на соотношении числа гнездящихся пар в квадратах с соответствующей степенью урбанизации территории. Неудобство предложенного индекса синантропизации заключается в том, что он может быть больше 1. Кроме того, число гнездящихся в квадратах пар может определяться не только их склонностью к синантропизации, но также и общей численностью местной популяции.

Мы считаем не совсем приемлемым рассматривать в качестве традиционного критерия синантропизации нахождение определённых популяций птиц в пределах антропогенного, в том числе урбанизированного ландшафта, поскольку сам по себе факт нахождения птицы в селитебном ландшафте никак не свидетельствует об её синантропно-

сти. Здесь более важно знание характера использования птицами рассматриваемого местообитания. Для адекватной оценки явления синантропизации у популяций птиц необходимо выделить качественные критерии и только в их формате использовать балльный подход по принципу «больше – меньше».

В данной работе мы предлагаем более дифференцированный метод оценки индекса синантропизации (Резанов, Резанов, 2010б), учитывающий показатели толерантности птиц к антропогенному фактору. Выделенные критерии синантропизации (гнездовой, трофический и топический) были взяты за основу и ранжированы на условные категории по порядковым номерам (от 1 до 6) с учётом возрастания степени антропо толерантности. Каждая категория тоже учитывается в баллах в зависимости от степени выраженности явления (0 – не выражено; 1 – наблюдается эпизодически; 2 – выражено (обычно)). Показатели наибольших по порядковому номеру категорий поглощают показатели предыдущих (с меньшим номером) категорий соответствующего критерия. Суммарный балл категории складывается из её порядкового номера и балла её выраженности. Например, категория 6 гнездового критерия с баллом выраженности 2 рассчитывается так: $6 + 2 = 8$. В итоге, максимальный балл по каждому критерию = 8. В целом, по сумме всех 3-х критериев максимальный балл = 24.

На основе общепринятых оценок предложено рассматривать в качестве основных следующие критерии:

**1. Гнездовой критерий (гнездовая антропо толерантность)
(0-8 баллов)**

- 1) использование при строительстве гнёзд материалов антропогенного происхождения (0-2);
- 2) гнездование на нежилых постройках, сооружениях и иных объектах антропогенного происхождения вне зоны жилых построек (0-2);
- 3) гнездование на естественном субстрате в непосредственной близости от жилых построек человека (0-2); под жилыми постройками условно понимаются не только дома (здания), где проживают люди в период гнездования птицы, но и административные и другие постройки, в которых также находятся люди;
- 4) гнездование на нежилых постройках, сооружениях и иных объектах антропогенного происхождения в непосредственной близости от жилых построек человека (0-2);
- 5) гнездование на жилых постройках (0-2);
- 6) гнездование в жилых постройках (0-2).

2. Трофический критерий (трофическая антропоотолерантность) (0-8 баллов)

- 1) кормёжка на антропогенных и антропогенно изменённых субстратах вне зоны жилых построек (свалки, с.-х. угодья, места сброса тёплых вод зимой и т.п.) (0-2);
- 2) кормёжка на естественных субстратах в непосредственной близости от построек человека (0-2);
- 3) кормёжка на антропогенных и антропогенно изменённых субстратах в непосредственной близости от построек человека (0-2);
- 4) кормёжка в местах постоянной подкормки в непосредственной близости от построек человека, но без контакта с человеком (кормушки и т.п.) (0-2);
- 5) кормёжка в условиях ассоциации с работающей техникой и иными объектами антропогенного происхождения (0-2);
- 6) кормёжка в непосредственной близости от человека или при прямом контакте с ним (0-2).

3. Топический критерий (топическая антропоотолерантность) (0-8 баллов)

- 1) использование для отдыха нежилых построек человека, сооружений и иных объектов антропогенного происхождения, в том числе антропогенно изменённых, вне зоны жилых построек (0-2 балла);
- 2) использование для отдыха деревьев в непосредственной близости от построек человека (0-2 балла);
- 3) использование для отдыха нежилых построек и сооружений человека в непосредственной близости от жилых построек (0-2 балла);
- 4) использование для отдыха жилых построек (0-2);
- 5) отдых на естественных субстратах наземного (газон и т.п.) и околоземного (кусты и т.п.) уровня в непосредственной близости от людей (0-2);
- 6) отдых на искусственных субстратах наземного (асфальт и т.п.) и околоземного (заборы, машины и т.п.) уровня в непосредственной близости от людей (0-2);

На основе рассмотренных критериев, поддающихся реальной количественной оценке, предлагается использовать простейший **индекс синантропизации** (I_s), при помощи которого может быть определена степень синантропности той или иной популяции вида:

$$I_s = \sum r / \sum_{\max} \leq 1,$$

где $\sum r$ – общая сумма полученных баллов по критериям; $\sum_{\max}$ – сумма максимально возможных (потенциальных) баллов (Резанов, Резанов, 2010б). Примеры расчётов максимально возможных индексов синантропизации для популяций различных видов птиц приведены в таблице 1.

Таблица 1

Индексы синантропизации (I_s) у различных популяций птиц

Популяции птиц	Критерии (1-3), баллы			Сумма баллов	I_s
	1	2	3		
<i>Columba livia f. domestica</i>	8	8	8	24	1.00
<i>Columba livia</i> («скальная популяция»)	0	1	0	1	0.04
<i>Delichon urbica</i> («скальная популяция»)	0	0	0	0	0.00
<i>Delichon urbica</i> («скальная популяция» вблизи с.-х. угодий)	0	6	0	6	0.25
<i>Delichon urbica</i> («городская популяция»)	8	6	4	18	0.75
<i>Motacilla alba</i> («городская популяция»)	8	8	8	24	1.00
<i>Corvus monedula</i> («скальная популяция»)	0	1	0	1	0.04
<i>Corvus monedula</i> («городская популяция», гнездящаяся в дуплах)	5	8	8	21	0.87
<i>Corvus monedula</i> («городская популяция», гнездящаяся в постройках человека)	8	8	8	24	1.00
<i>Hippolais icterina</i>	0	0	0	0	0.00
<i>Passer domesticus</i>	8	8	8	24	1.00
<i>Passer montanus</i> (гнездящиеся в дуплах)	0	8	8	16	0.66
<i>Passer montanus</i> (гнездящиеся в постройках)	8	8	8	24	1.00

I_s рассчитывается для конкретных популяций, а не для вида в целом, поскольку популяции, составляющие так называемые «синантропные» виды, отличаются различной степенью склонности к синантропизации или даже совсем не склонны к ней.

На наш взгляд, I_s целесообразно рассчитывать не только в целом (как для полных синантропов типа сизого голубя), но и по сезонам: гнездовой, миграция, зимовка. Однако мы не выделяли зимовки в качестве отдельного критерия в силу того, что многие её параметры являются «сквозными», т.е. проявляются в трофическом и топическом критериях. Сам факт зимовки без установления трофических и топических связей с городской средой имеет существенно меньшее значение, чем факт гнездования, который уже сам по себе является показателем определённой связи птиц со средой. Не исключено, что в пределах

синантропных популяциях птиц степень синантропизации у разных особей различна, хотя и не может быть оценена при достаточно «грубых» расчётах. Предложенный нами метод расчёта индекса синантропизации позволяет осуществить комплексный подход к оценке гнездовых, трофических и топических связей синантропных популяций птиц в условиях антропогенного и, в частности, урбанизированного ландшафта.

Литература

- Аристотель, 1996. История животных. - М.: РГГУ. - 528 с.
- Благосклонов К.Н., 1980. Авифауна большого города и возможности ее преобразования // Экология, география и охрана птиц. - Л. - С.144-155.
- Блинов В.Н., 1998. Врановые Западно-Сибирской равнины. - М.: КМК. - 283 с.
- Бородихин И. Ф., 1968. Птицы Алма-Аты. - Алма-Ата: Наука. - 121 с.
- Брем А.Э. 1866. Жизнь птиц. - С.-Петербург. - 695 с.
- Гаврин В.Ф., 1974. Сем. Corvidae // Птицы Казахстана, т.5.- Алма-Ата: Наука. - С.41-120.
- Гладков Н.А., 1958. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц) // Уч. зап. Моск. ун-та, № 97, Орнитология. - М.: Изд-во МГУ. - С.17-34.
- Дончев С.И., Янков П.Н., 1989. Состояние и тенденции синантропизации и синурбанизации птиц в Болгарии // Экология, т.22.- С.35-42.
- Егоров В.Г., Васильченко А.А., Скрябин Н.Г., Подковыров В.А., Пыжьянов С.В., 2005. Птицы Байкала.- Кемерово: Кузбассвуиздат. - 200 с.
- Захидов Т.З., Мекленбурцев Р.Н., 1969. Природа и животный мир Средней Азии. Позвоночные животные, т.1. - Ташкент: Укитувчи.- 427 с.
- Константинов В.М., 1995. Взаимоотношения человека с птицами как отражение социоестественной истории // Лик сфинкса - М. - С.146-154.
- Лыков Е.Л., 2006. Оценка степени синантропизации птиц, гнездящихся в городе: методология и первые результаты (на примере Калининграда) // Орнитология, вып.33. - С.208-212.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий, т.1.- Л.: ЛГУ. - 480 с.
- Марголин В.А., Баранов Л.С., 2002. Птицы Калужской области. Воробьинообразные. - Калуга. - 639 с.
- Мекленбурцев Р.Н., 1990. Отряд Стрижеобразные Apodiformes // Птицы Узбекистана, т.2. - Ташкент. - С.253-260.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю., 1996. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде.- М.: Аргус.- 226 с.
- Обухова Н.Ю., 1988. Основное направление и механизмы микроэволюционных сдвигов в синантропных комплексах птиц // Проблемы макроэволюции. - М.: Наука. - С.121-122.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А., 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. - М.: МГУ.- 461 с.

- Рахилин В.К., 1996. Животные в жизни людей (история изучения, использования и охраны животного мира). - М. - 264 с.
- Резанов А.А., 2005. Оценка антропоотолерантности птиц в условиях селитебного ландшафта // Естественнонаучное образование: методология, теория и методика. - СПб.- С.166-170.
- Резанов А.А., 2006. Антропоотолерантность как один из критериев синантропизации птиц // Орнитологические исследования в Сев. Евразии. - Ставрополь: СГУ. - С.431-433.
- Резанов А.А., 2010. К вопросу о классификации антропоотолерантности птиц // Наука и образование XXI века.- Рязань. - С.34-36.
- Резанов А.А., Резанов А.Г., 2009б. О критериях синантропизации птиц // Совр. пробл. эволюционной биол., т.1- Брянск. - С.214-220.
- Резанов А.Г., 1997. Гнездование серебристой чайки *Larus argentatus* на крыше здания в Стамбуле // Рус. орнитол. журн., 6 (18). - С.18-19.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2005а. Методы оценки городской среды как местобитания птиц // Естественнонаучное образование, вып.4, ч.2. - СПб. - С.170-174.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2005б. Гнездование сизой чайки *Larus canus* на крышах жилых зданий на южном берегу Кольского полуострова // Рус. орнитол. журн.,14(291). - С.558-560.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006а. Орнитологические наблюдения на о. Шри-Ланка в августе 2005 года // Рус. орнитол. журн., 5(329). - С.811-824.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006б. Историко-географический анализ явления синантропизации у птиц // Совр. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии, ч.2.- Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та.- С.165-172.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006в. Гнездование врановых птиц (Corvidae) на зданиях и на сооружениях человека: экологический и историко-географический анализ // Экология врановых птиц в условиях естеств. и антропогенных ланд. России. - Казань: Нов. знание. - С.94-111.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2009а. Синантропизация птиц: географическая классификация, центры происхождения и расселение синантропных популяций // Современные проблемы эволюционной биологии, т.1. - Брянск. - С.207-213.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2010а. Географическая классификация и центры происхождения синантропных популяций у птиц // Вестник МГПУ, № 1(5). Сер. «Естеств. науки».- М.- С.39-53.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2010б. Оценка явления синантропизации у птиц // Актуальные проблемы биоэкологии. - М. - С.123-126.
- Рябов В.Ф., 1949. Распределение птиц и сооружения человека в степи // Тр. Наурзумского гос. зап-ка, вып.2.- М.: - С.233-249.
- Сандакова С.Л., Доржиев Ц.З., 2006. Об экологической классификации птиц населённых пунктов по степени синантропности // Орнитол. исследования в Сев. Евразии. - Ставрополь: СГУ. - С.468-470.
- Сергеев А.М., 1936. Роль сооружений человека в распространении птиц в степи // ДАН СССР, т.2(11), № 4(90). - С.4-8.

- Шилов И.А., 1998. Экология. - М.: Высшая школа.- 510 с.
- Gajdon G.K., Fijn N., Huber L., 2006. Limited spread of innovation in a wild parrot, the kea (*Nestor notabilis*) // *Animal Cognition*, v.9.- P.173-181.
- Graczyk R., 1982. Ecological and ethological aspects of synantropization of birds // *Mem. zool.*, v.37. - P.79-91.
- Guest R., Guest G., 1987. Birds from a Te Kuiti garden // *Notornis*, v.34. - P.59-64.
- Mason P., 1985. The impact of urban development on bird communities of three Victorian towns // *Corella*, v.9. - P.14-21
- McClure H.E., 1989. What characterizes an urban bird? // *J. Yamashina. inst. Ornithol.*, v.29. - P.178-192.
- Muslow R. 1976. Die Avizönose der Gartenstadtzone // *Vogelwelt*, v.97 - P.55-68.
- Nyari A., Ryall C., Peterson A.T., 2006. Global invasive potential of the house crow *Corvus splendens* based on ecological niche modeling // *J. Avian Biol.*, v.37. - P.306-311.
- Riabinin S., 1988. Lublin, jako zespół środowisk życiowych ptaków // *Biul. LTN Biol.*, v.28. - P.55-64.
- Shochat E., 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds // *Oikos*, v.106. - P.622-626.
- Vincent T., 1988. Exploitation des ressources alimentaires urbaines par les goelands argentés (*Larus a. argentatus*) // *Alauda*, v.56. - P.35-40.
- Walters I.N., 1985. Birds of a railway yard at Corinda, Queensland // *Austral. Bird-watcher*, v.11. - P.17-27.
- Williamson R.D., De-Graaf R.M., 1981. Habitat associations of ten bird species in Washington, DC // *Urban Ecol.*, v.5. - P.125-136.
- Williams R.N., Fleischer R.C., 1989. Distributions and habitat associations of birds in Waikiki, Hawaii // *Pacif. Sci.*, v.43. - P.152-160.

Использование длительной звукозаписи со встроенного в гнездо микрофона в качестве регистратора активности птиц

С.А. Симонов, М.В. Матанцева

Институт биологии Карельского Научного центра РАН
ssaves@gmail.com

Using of long-time sound recording by a microphone built into a nest in the study of bird behaviour. – Simonov S.A., Matantseva M.V. – The original method of hidden observation of bird behavior near the nest is presented. We discuss results of analyses of more than 600 hours audio stream, recorded near the Warblers' nests with different strategies of habitat selection and nests constructing. Optimal schemes of equipment selection according to the surrounding are described.

Key words: Warblers, sound-recording, behaviour, hidden observation.

Поведение птиц в репродуктивный период является, несомненно, одним из важных факторов, определяющих успешность гнездования, и, следовательно, состояние популяции в целом. Но при изучении взаимоотношений брачных партнеров перед исследователями встают определенные трудности. Во-первых, птицы многих видов скрытны или проявляют активное беспокойство при приближении наблюдателя к гнезду. Во-вторых, даже у толерантных к наблюдателю особей исключить возможность влияния исследователя на естественное поведение практически невозможно. И, наконец, процесс изучения околוגнездового поведения требует значительных затрат времени наблюдателя, что при относительно непродолжительном гнездовом периоде может сказаться на количестве найденных гнезд и качестве отдельных наблюдений.

Решение перечисленных проблем возможно при применении автоматической аппаратуры, устанавливаемой у гнезда с целью фиксации определенных событий. Долгое время единственными возможными устройствами автоматического наблюдения являлись актографы (Болотников, Калинин, 1977; Борисов, 1986). При удачном выборе датчиков такие устройства довольно удобны. Однако спектр получаемых данных ограничен возможностями датчика – регистрация посещений гнезда, температуры кладки, влажности в различных комбинациях.

Практически одновременно с актографами начали активно использовать автоматическую фотоаппаратуру, позволявшую получить данные по некоторым поведенческим актам. При этом возможности исследователя были ограничены носителем информации – фотографической пленкой.

С появлением доступных устройств на основе приборов с зарядовой связью (лежащих в основе большинства цифровых фото- и ви-

деокамер), появились возможности скрытого фото- и видеонаблюдения поведения птиц у гнезда. Изначально возможности цифровых устройств тоже оставались ограниченными объемом памяти, однако в настоящее время памяти устройств достаточно для того, чтобы запечатлеть видеоряд всего цикла гнездования.

Скрытое видеонаблюдение сейчас является оптимальным инструментом изучения околонегнздового поведения птиц. Однако и этот метод имеет определенный недостаток – исследователь вынужден просматривать практически весь видеоряд для перевода данных в числовые. К тому же стоимость комплекта аппаратуры препятствует широкому внедрению этого метода в практику.

В нашей работе мы опробовали все вышеприведенные методы. Как правило, каждый метод имеет комплекс преимуществ и недостатков. В конце концов, мы задались вопросом, насколько возможно функциональное сочетание преимуществ вышеприведенных методов в одном устройстве. Ответ на этот вопрос был найден при использовании еще одного доступного и достаточно надежного средства долговременной фиксации событий – mp3-диктофона.

Портативная mp3-техника в последние годы все прочнее входит в наш быт. Вместе с тем, стоимость такого оборудования постоянно снижается, расширяя возможности применения устройств. Эти обстоятельства натолкнули нас на мысль использовать звукозаписывающие устройства в полевых орнитологических исследованиях (Симонов, 2008). Мы использовали mp3-плееры, отвечающие требованиям, представленным в таблице 1.

Таблица 1

Характеристики устройств долговременной звукозаписи

Характеристика устройства	Оптимальные параметры
Объем памяти	500 Мб и больше
Тип памяти	Флеш
Качество записи на встроенный диктофон	32 – 64 кб/сек и выше; WAV или Mp3
Частотный диапазон записи	20 – 8000 Гц (и выше)
Встроенный микрофон (при доработке удаляется)	Электретный конденсаторный (2-х контактный)
Элементы питания (при доработке удаляются)	Элемент типа ААА (оптимально), либо литий-ионный аккумулятор емкостью не менее 0,5 А
Дисплей	Жидко-кристаллический черно-белый, минимального размера
Управление	Аппаратная возможность быстрого запуска диктофона

После несложной модификации mp3-плееры были опробованы нами в качестве регистраторов активности в гнездах некоторых представителей славковых птиц (славок (*Sylvia*) – черноголовой (*S. atricapilla*), садовой (*S. borin*), серой (*S. communis*) и славки-завирушки (*S. curruca*), а также пеночек (*Phylloscopus*) – веснички (*Ph. trochilus*) и теньковки (*Ph. collybita*). Работу проводили в 2007 – 2009 гг. на стационаре «Маячино» ИБ КарНЦ РАН в юго-восточном Приладжье.

В качестве основного элемента системы использовали компактные mp3-плееры с флеш-памятью объемом 500 Мб – 2 Гб. Предварительно плееры были разобраны и подверглись перепайке некоторых элементов (рис.1).



Рис. 1. Примеры модифицированных звукозаписывающих устройств

Во-первых, из всех устройств (рис.2А) были изъяты элементы питания; во-вторых, удалены штатные встроенные микрофоны. Контакты этих элементов были выведены за пределы корпуса (микрофон выведен специальным экранированным микрофонным кабелем длиной 2 м, рис.2В). В качестве источника питания были выбраны емкие щелочные аккумуляторы, используемые в портативной технике работников железной дороги (рис.2Б). В качестве микрофонов были выбраны недорогие электретные капсулы приемлемых габаритов (5 мм в диаметре, 3 мм длиной). Все перечисленные элементы соединялись с плеером разъемами, расположенными на шнурах. Блок регистратора защищали от воздействия воды и размещали в 2-3 м от гнезда. Капсулю микрофона встраивали в стенку гнезда так, чтобы диаграмма направленности охватывала все окологнездовое окружение, а лоток служил дополнительным резонатором.

Важно отметить, что для установки и запуска системы, при автономной регистрации событий более двух суток, достаточно всего нескольких минут. Таким образом, значительно снижается беспокойство птицы наблюдателем. В целом, система достаточно проста в использовании и не требует значительных финансовых затрат. При этом полученные данные представляют собой не только совокупность хронологических событий, но и ценный биоакустический материал.



Рис. 2. Общая схема конструктивных изменений устройства звукозаписи.

А – цифровой диктофон; Б – усиленный источник питания;
В – выносной микрофон

Для облегчения процедуры анализа, на начальных этапах скрытая звукозапись проводилась одновременно с визуальными наблюдениями из укрытия а также дистанционным наблюдением со скрытой малогабаритной камеры реального времени.

Обработку аудиопотоков проводили в программе Adobe Audition™ посредством визуализации сигнала, где оси абсцисс соответствовало время, а оси ординат мощность сигнала. Звуковой поток пролистывали в поисках пика. В случае обнаружения пика звуковой активности включали спектральную визуализацию сигнала, где оси ординат соответствовала частота сигнала, а фронтально направленная третья ось степенью насыщенности цвета показывала мощность звука (рис.3). Посредством увеличения фрагмента производили подсчет отдельных звуковых элементов. Нераспознаваемые по спектрограмме сигналы уточняли при прослушивании проблемного фрагмента.

Получено и обработано более 600 часов звукозаписи. С высокой степенью достоверности удалось определить спектр сигналов, издаваемых самками во время насиживания. В частности, установлено, что вокализация самок пеночки-веснички во время насиживания кладок чрезвычайно разнообразна, и в это время они могут производить сигналы, близкие к сигналам беспокойства славков (рис.4). Кроме того,

анализ спектрограммы позволяет зафиксировать прилет и отлет особи из гнезда, перекалывание яиц, совместные действия партнеров вблизи гнезда, определить частоту кормления и т.д. Технически все перечисленные акты поведения можно идентифицировать автоматически, разработав соответствующее программное обеспечение, поскольку большинство сигналов имеют характерный рисунок частотного спектра.



Рис. 3. Пример отображения спектрограммы звукового ряда в программе Adobe Audition™

В качестве иллюстрации результатов применения метода можно привести данные по посещению гнезда самкой пеночки-веснички в начале этапа прерывистого насиживания кладки (табл.2).

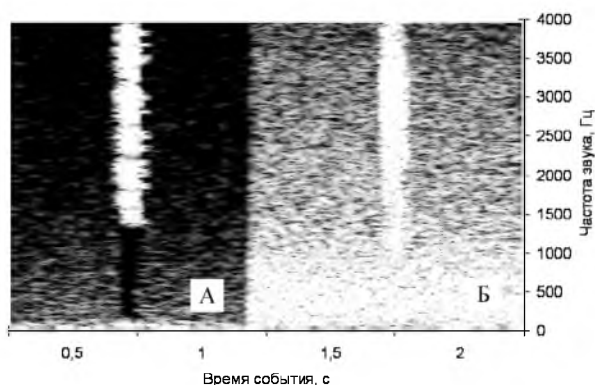


Рис. 4. Нетипичный сигнал самки пеночки-веснички в гнезде (Б), аналогичный сигналу беспокойства славков (А – одиночный сигнал беспокойства самки славки-завирушки)

Анализ звукозаписи показал точное время прилета и отлета самки из гнезда и позволил определить продолжительность ее нахождения внутри гнезда. Во время некоторых посещений гнезда самка совершала активные действия с гнездовым субстратом.

Таблица 2

Посещение гнезда самкой пеночки-веснички
на этапе прерывистого насиживания кладки

Дата	Число яиц	Время суток	Продолжительность пребывания в гнезде, мин
06.06.2008	0	19:02'19"	<i>Начало записи</i>
07.06.2008	1	3:40'00"	47,27
07.06.2008		8:35'32"	14,93
07.06.2008		14:54'53"	11,03
07.06.2008		20:10'15"	12,23
08.06.2008	2	4:56'01"	10,35
08.06.2008		5:06'22"	27,67
08.06.2008		11:20'54"	00,38
08.06.2008		19:36'11"	<i>Окончание записи</i>

Аппаратура использовалась, как уже было отмечено, в течение всего периода размножения и развития птенцов в гнезде. Для иллюстрации возможностей метода при его использовании в период насиживания яиц можно привести результаты анализа звукозаписи событий, происходивших в первую неделю насиживания кладки одного из контрольных гнезд пеночки-веснички (рис.5).

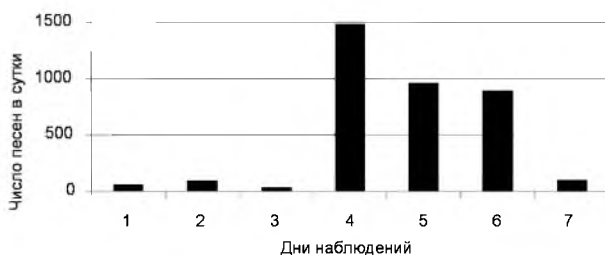


Рис. 5. Активность пения самца веснички
в первую неделю насиживания кладки самкой

Благодаря использованию плеера с возможностями кодирования сигнала в WAV-файл, удалось произвести абсолютный учет песенной активности самца (на спектрограмме несжатого WAV-файла визуально

прослеживаются песни самца, поющего на удалении от гнезда. В рассматриваемом примере опытным путем установлено, что в данном случае песни самцов-соседей не фиксировались аппаратурой). Для проведения более точного абсолютного учета песенной активности самца на территории необходимо размещать 3 системы аудиозаписи, и результаты обрабатывать синхронными потоками. В таком случае можно определять приблизительное положение поющей птицы в пространстве относительно координат записывающей аппаратуры.

Помимо звуковой активности самца, можно привести пример динамики звуковой активности самки в первую неделю насиживания кладки (рис.6).

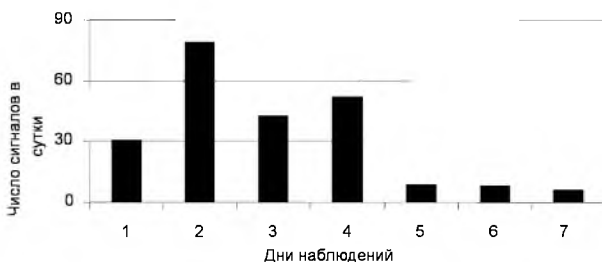


Рис. 6. Звуковая активность самки веснички у гнезда в первую неделю насиживания

Динамика насиживания кладки (рис.7) по результатам звукозаписи определяется достаточно просто, поскольку звук, производимый самкой при приближении к гнезду и удалении от него, специфичен.

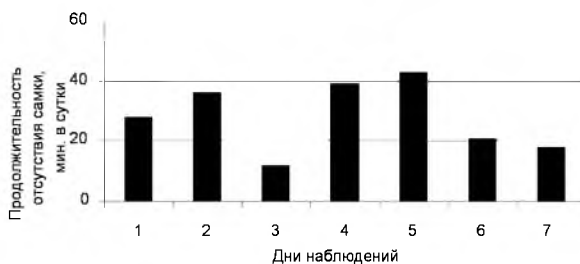


Рис. 7. Продолжительность отсутствия самки веснички в гнезде в первую неделю насиживания

Самка пеночки-веснички, как показал анализ данных звукозаписи, подает характерную позывку после серии песен самца. Вероятно, эта позывка адресована самцу. При этом число сигналов самки увели-

чивается при продолжительном отсутствии самца (коэффициент корреляции 0,76, $p=0,0015$, ANOVA).

Сигналы самок довольно типичны, однако в некоторых случаях они издают странные нетипичные звуки. И если некоторые сигналы при анализе спектрограммы близки по динамике к типичным, другие сигналы практически ничего общего с ними не имеют. Вероятно, причины появления нетипичных сигналов удастся выявить при проведении синхронной долговременной скрытой видеозаписи.

Помимо сигналов взрослых особей у гнезда, аппаратура фиксирует события, происходящие в самом гнезде. Так, после вылупления птенцов отмечаются их движения в гнезде и, конечно, вокализация. Анализ звукооряда этого периода показывает изменение типов активности птенцов с возрастом (рис.8).

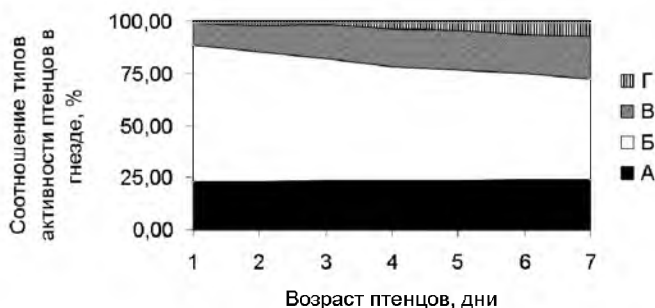


Рис. 8. Соотношение периодов покоя и активности в гнезде черноголовой славки в первую неделю выкармливания ($n = 4$ гнезда).

А – темное время суток (сон); Б – отсутствие активности в светлое время суток; В – принятие пищи (и дефекация); Г – движения птенцов в гнезде

Таким образом, результаты применения метода долговременной звукозаписи для регистрации событий в окружении гнезда показывают, что этот комплекс аппаратуры можно рекомендовать к применению в полевых исследованиях гнездового цикла птиц.

В заключение можно подчеркнуть основные достоинства метода:

1. Относительно невысокая стоимость комплекта аппаратуры;
2. Простота применения в полевых условиях;
3. Информативность;
4. Экономия времени при анализе данных;
5. Возможность автоматизации процесса анализа данных.

В число недостатков входит необходимость в начале использования аппаратуры проводить синхронные визуальные наблюдения или скрытую видеорегистрацию для облегчения последующей расшифровки звукозаписи. При этом достоинства метода, на наш взгляд, сполна компенсируют этот недостаток.

Литература

- Болотников А.М., Калинин С.С., 1977. Методика изучения насиживания и инкубации // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов, ч.1. - Вильнюс: Мокелас. - С.23-36.
- Борисов В.В., 1986. Новые приборы для исследования гнездовой жизни птиц // Изучение птиц СССР, их охрана и рац. использование: Тез. докл. I-го съезда Всесоюз. орнитол. об-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. ч.1. - Л. - С.92-93.
- Симонов С. А., 2008. Использование метода долговременной цифровой звукозаписи со встроенного в гнездо микрофона в изучении биологии птиц // Молодежь и наука на Севере: Мат-лы докладов I Всеросс. молод. науч. конф., т.3. - С.267-268.

Этапы развития отечественной палеоорнитологии

Е.Н. Курочкин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
enkur@paleo.ru

Stages of paleornithology development in our country. – Kurochkin Evgeny N. – The landmarks and names of the researchers of fossil birds in the territory of the Russian Empire, the Soviet Union and Russia, since the middle of XIX century till the present time are listed.

Key words: Paleornithology in Russia, Paleornithology in the USSR.

Истоки

Начало познания ископаемых птиц России связано с именами А. Нордманна, Э. Эйхвальда, А. Брандта, А.С. Роговича и Й. Видхальма, сообщивших первые сведения о находках остатков птиц в ее пределах (1847, 1850, 1862, 1875, 1886).

Самое первое упоминание об ископаемых птицах России мы находим у А. Нордманна – датчанина, занимавшегося изучением современной фауны юга России, в его статье 1847 г. об ископаемых находках на юге России, в которой сообщается о птицах из третичных отложений окрестностей Одессы (Nordmann, 1847).

В 1850 г. Эдуард Иванович Эйхвальд (1795-1876) в томе "Палеонтология России" (1850) написал о трех субфоссильных костях птиц из двух пещер Алтая, которые он отнес к ворону. Позже анализ этих остатков по рисункам Эйхвальда показал, что они принадлежат галке и тетереву (Аверьянов, Потапова, Несов, 1990).

В 1873 г. А. Брандт (Brandt, 1873) описал из окрестностей села Малиновка Херсонской губернии Новороссии целое ископаемое яйцо страуса, которое он назвал *Struthiolithus chersonensis*. Полностью сохранившееся яйцо имело размеры 18×15 см и объем более 2 литров, т.е. было гораздо крупнее яиц современного африканского страуса, самые крупные из которых достигают объема около 1,5 литров. Находка вызвала большой ажиотаж у научной общественности того времени, и позже сообщения о ней были опубликованы в британском журнале "Ibis" (Brandt, 1874) и в немецком "Zoologischer Anzeiger" (Brandt, 1885).

Брандтовское яйцо было найдено местным жителем, а возраст и точное местонахождение находки так и остались неизвестными. В разных публикациях его геологический возраст датируют от позднего миоцена до раннего плейстоцена, отложения которых широко распро-

странены на юге Украины. Надо заметить, что А. Брандт дал этому яйцу очень правильное название – Струтиолитус, в отличие от многих позднейших авторов, относивших это яйцо и последующие находки скорлупы яиц страусов к роду *Struthio*. Яйца и их скорлупа представляют следы жизнедеятельности животных, так же как и отпечатки их следов, и не могут обозначаться в соответствии с правилами зоологической номенклатуры, т.е. им не могут присваиваться родовые названия животных.

Везде в русскоязычных публикациях авторство по этому яйцу приписывается Федору Федоровичу Брандту, директору Зоологического музея в Санкт-Петербурге. Но, как нам удалось выяснить, яйцо описал Александр Федорович Брандт (1844-19??), его сын, работавший в Харьковском университете и занимавшийся преимущественно беспозвоночными (рис.1).

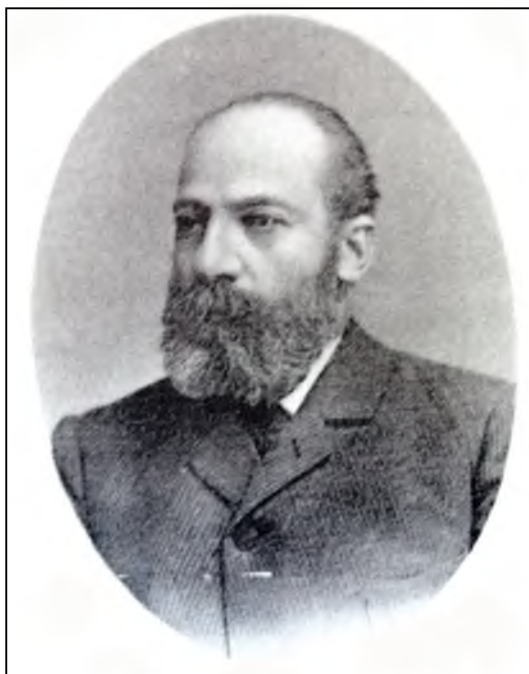


Рис. 1. Александр Федорович Брандт.
Из книги "Харьковский университет...1908".

Alexander Fedorovich Brandt. From the book "Kharkov University...1908"

Афанасий Семенович Рогович (1812-1878), ботаник и палеонтолог Киевского университета, в 1875 г. опубликовал статью в Материалах 4-го съезда русских естествоиспытателей, где сообщалось о находке в голубых эоценовых глинах Киева четырех костей "небольшой болотной птицы", отнесенной им к *Scolopax* (Рогович, 1875). Они считались утерянными, но в 1989 г. А.О. Аверьянов в хранилище Зоологического института АН СССР, обнаружил коробку с этими костями. Две из них оказались не птичьими, а две другие – плечевая и локтевая кости – были описаны как новый род и вид – *Kievornis rogovitshi* в составе семейства Graculavidae (Аверьянов, Потапова, Несов, 1990). Но скорее всего, *Kievornis* относится к пресбиорнитидам (Presbyornithidae), семейству отряда гусеобразных, широко распространенному с позднего мела до эоцена в обеих Америках, в Европе и в Азии.

Й. Видхальм, один из малороссийских немцев, и, похоже, не московский Фишер фон Вальдхайм, как обычно считается, в 1886 г. в Записках Новороссийского общества естествоиспытателей опубликовал описание костей пеликана и баклана из известняков деревни Новая Слободка в окрестностях Одессы (Widhalm, 1886). До сих пор неясно – плиоценовые ли это известняки Одесских катакомб, или какое-то другое местонахождение?

В начале XX века В.Д. Ласкарев (1912) и К. Пржемыский (1912, 1914) публикуют статьи о находках в меотических слоях на берегу Куяльницкого лимана в окрестностях Одессы и в Колкотовой балке в окрестностях Тирасполя отдельных костей эскулаповой курицы (*Gallus aesculapi*), которую теперь рассматривают в роде *Pavo*, какого-то орла (*Aquila* sp.), скорлупы яиц страуса и костей урмиорниса (*Urmiornis* sp.), прежде известного только из Ирана.

Наконец, А.К. Алексеев (1915) в монографии по богатой фауне позвоночных из меотиса окрестностей дер. Ново-Елизаветовки под Одессой по 2 костям описывает новый вид очень крупного страуса *Struthio novorossicus* Alekseev, 1915.

Таковы были истоки палеорнитологических исследований в России. Считалось, что большинство материалов этих исследований утеряно или место их хранения неизвестно, но как удалось выяснить, часть их, в том числе яйцо *Struthiolithus chersonensis*, хранятся в коллекции Палеонтологического музея Одесского национального университета.

Надо заметить, что в Европе палеорнитология в те времена находилась на гораздо более высоком уровне. В середине XIX века в Англии ископаемых птиц описывал Ричард Оуэн, во Франции работал такой гигант, как Альфонс Мильн-Эдвардс, а старт этим работам дал еще в начале XIX века Жорж Кювье. В Германии изучением третич-

ных птиц занимался Генрих фон Мейер (тот самый, который дал археоптериксу первое название по перу). В наше российское оправдание можно заметить, что здесь действовали не столько факторы уровня науки и персонификации, сколько отсутствие в России таких богатых местонахождений с птицами, как гипсы Монмартра и фосфориты Керси во Франции или меловые местонахождения Канзаса и Небраски в США, известные еще с XVIII и XIX веков.

Советский период

В Советском Союзе исследование ископаемых птиц началось с 1930-х годов. В 1930-е – 1940-е годы ископаемыми птицами в Зоологическом институте АН СССР занялись известные орнитологи Аркадий Яковлевич Тугаринов (1880-1948) и Павел Владимирович Серебровский (1888-1942). Предполагаю, что они начали такие работы не без влияния П.П. Сушкина (Рис. 2). А.Я. Тугаринов описал 4 новых рода и 7 новых видов птиц из олигоцена Казахстана, плиоцена Западной Сибири и из плиоцена одесских известняков (Тугаринов, 1935; 1940а, б, в). Также он занимался четвертичными птицами Сибири и Крыма (Тугаринов, 1930, 1932, 1937).

Здесь необходимо подчеркнуть, что изучать ископаемых птиц без сравнительной остеологической коллекции невозможно, потому что разнообразие строения многочисленных костей их посткраниального скелета очень велико, так же как и разнообразие самих птиц, ведь они являются самым многочисленным классом наземных позвоночных, в современной фауне их насчитывается около 10 тысяч видов. Известны попытки создания остеологических атласов, но в большинстве случаев они позволяют определять ископаемые остатки птиц только до уровня семейства и иногда рода, а тонкие структурные отличия на костях птиц можно выявлять только при непосредственном сравнении костей. А.Я. Тугаринов сразу осознал эту задачу и заложил основу сравнительной остеологической коллекции птиц в Зоологическом институте. Сейчас эта коллекция постепенно растет стараниями Андрея Валентиновича Пантелеева.

П.В. Серебровский обработал часть сборов по птицам из одесских катакомб (Серебровский, 1941б), описав 1 род и 3 вида новых неогеновых птиц, но главный его вклад в палеонтологию связан с изучением большой коллекции бинагадинских плейстоценовых птиц из Естественноисторического музея Азербайджанского филиала АН СССР (музея им. Г. Зардаби) (Серебровский, 1940а, б; 1941а), исследование которой завершилось большой сводкой (1948), опубликованной уже после смерти автора. Из Бинагадов он описал 3 новых вида и 4 подвида плейстоценовых птиц, а всего установил там 62 формы птиц.

Как А.Я. Тугаринов, так и П.В. Серебровский использовали данные по ископаемым птицам в обобщающих публикациях по истории фауны, орнитогеографии, миграциям и эволюции птиц. С сожалением необходимо отметить, что в их палеонтологических публикациях подчас бывает трудно разобраться в существе изложенного, так как объективные диагнозы, как правило, отсутствуют, в содержании описаний в основном приводятся общие особенности строения костей, не являющиеся диагностичными, голотипы не всегда выделены, для описанных экземпляров не всегда указаны коллекции и места хранения. В ряде ситуаций приходится сомневаться в валидности описанных форм. Так, новые виды турухтана, гуся и белого журавля П.В. Серебровского, соседствуют в материалах из Бинагадов с современным видом турухтана, современным серым гусем и современным сибирским белым журавлем – стерхом. Всё это тем более прискорбно, поскольку многие из описанных материалов утеряны.



Рис. 2. Орнитологи Зоологического музея АН СССР в 1926 г.

Слева – направо, сидят: П.В. Серебровский, П.П. Сушкин, А.Я. Тугаринов, Н.Н. Сушкина, Е.В. Козлова; стоят: Л.М. Шульпин, Л.А. Портенко, Б.К. Штегман, А.И. Иванов.

Фото с сайта Зоологического института РАН.

Ornithologists of the Zoological museum of the USSR Academy of Sciences in

1926. From left to right, sitting: P.V. Serebrovsky, P.P. Sushkin,

A.Y. Tugarinov, N.N. Sushkina, E.V. Kozlova; standing: L.M. Shul'pin,

L.A. Portenko, B.C. Shtegmann, A.I. Ivanov.

Foto from the website of the Zoological Institute of RAS

В начале 1930-х годов две статьи по ископаемым птицам из сармата Азербайджана и Грузии опубликовал ленинградский палеонтолог Анатолий Николаевич Рябинин (1874-1942) (Рябинин, 1931, 1934). В одной описан новый вид крачки, в другой – неопределенная воробьиная птица.

Выдающийся ЗИНовский териолог и палеонтолог Алексей Александрович Гуреев также оставил свой след в палеоорнитологии, описав по сборам ПИНовской экспедиции Р.Ф. Геккера из эоцена Ферганы примитивного журавля *Eobalearica* (Гуреев, 1949). Елизавета Владимировна Козлова (1892-1975) описала двупалых бегающих птиц эргильорнитид (*Ergilornithidae*) из сборов Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1940-х годов (Козлова, 1960).

Но все вышеперечисленные исследования, так или иначе, в основном были единичными и случайными. Систематическое изучение ископаемых птиц в нашей стране началось только с приходом в науку Николая Иосифовича Бурчака-Абрамовича (1900-1997). С этим именем вообще связана целая эпоха в отечественной палеонтологии (Рис. 3). В 1941 г. он вместе с А.К. Рождественским участвовал в экспедиции Палеонтологического института на олигоценовые местонахождения в Центральный Казахстан, а в 1943-1946 гг. Н.И. был ПИНовским докторантом. С 1945 по 1961 гг. Н.И. работал в Баку в Естественнo-историческом музее им. Г. Зардаби, где занялся детальным изучением бинагадинских птиц. Всего по ним он опубликовал более 20 статей, расширивших список птиц Бинагадов до 108 видов (у Серебровского было 62 вида), в том числе описал новый вид филина (Бурчак-Абрамович, 1965; Burčak-Abramovič, 1975).

В 1951 г. в Тбилиси Н.И. одновременно защитил кандидатскую диссертацию по ископаемым быкам и докторскую по ископаемым страусам, вскоре опубликованную (Бурчак-Абрамович, 1953). В 1961 г. Бурчак переехал в Тбилиси, где в Институте палеобиологии АН Грузии проработал до конца своих дней. Там, не оставляя тематику по бинагадинским птицам, Н.И. в основном занимался четвертичными птицами из пещер и стоянок Кавказа, по которым опубликовал plentifulную серию работ, в том числе монографию по голоценовым млекопитающим и птицам пещеры Сагварджиле, и описал новый вид крупной хищной птицы – осетинского бородача – *Gypaetus osseticus* (Бурчак-Абрамович, 1971). Отдельными статьями им были обработаны сборы разных исследователей по четвертичным птицам из Армении, Северного Кавказа, Краснодарского края.

Обобщение всех материалов по позднечетвертичным птицам Кавказа, юга Украины и Молдавии составило список из 120 видов

птиц, большинство которых установлено Бурчаком-Абрамовичем (Бурчак-Абрамович, Бурчак, 1982). Кроме того, Н.И. обрабатывал отдельные позднечетвертичные сборы из пещер и стоянок Приморья, Камчатки, Алтая, Узбекистана, а также занимался отдельными палеогеновыми и неогеновыми орнитологическими находками, в основном с Кавказа, но также и из Болгарии, описав 11 новых таксонов птиц родового и видового рангов (Асланова, Бурчак-Абрамович, 1982; Бурчак-Абрамович, 1957, 1958, 1966, 1977; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1981; Бурчак-Абрамович, Лакербай, 1974; Бурчак-Абрамович, Лобков, Пономаренко, 1987; Бурчак-Абрамович, Цалкин, 1985; Бурчак-Абрамович, Шушпанов, Давид, 1996; Aslanova, Burchak-Abramovich, 1968).



Рис. 3. Н.И. Бурчак-Абрамович в 1968 г. в экспедиции ПИН АН СССР на олигоценые местонахождения в Центральный Казахстан, северный борт Челкар-Нуры (к северу от соленого оз. Челкар-Тенгиз), на овраге Кур-Сай. Слева – направо: Е.М. Пантюхин (водитель), Н.И. Бурчак-Абрамович, Н.С. Шевырева, В.М. Чхиквадзе, Е.Н. Курочкин.

Фото Е.Н. Курочкина.

N.I. Burchak-Abramovich in 1968, in the expedition of the Paleontological Institute to the Oligocene localities in Central Kazakhstan, northern edge of Tchelkar-Nura, at the ravine Kur-Sai. From left to right: E.M. Pantukhin (driver), N.I. Burchak-Abramovich, N.S. Shevyreva, V.M. Chkhikvadze, E.N. Kurochkin. Photo by E.N. Kurochkin

Николай Иосифович собрал огромную коллекцию скелетов современных птиц, а также другие коллекции по современным и ископаемым позвоночным и богатый гербарий. К сожалению, вероятно, все

коллекции, которые находились в его тбилисской квартире, пропали после кончины Николая Иосифовича.

В Тбилиси ископаемыми птицами эпизодически занимается Олег Григорьевич Бендукидзе. У него есть несколько публикаций по палеогеновым и плейстоценовым птицам, в том числе монография 1979 г. по голоценовым млекопитающим и птицам Грузии, содержащая материалы из 9 пещер, где установлено около 30 видов современных птиц (Бендукидзе, 1971, 1972а, б, 1979).

В Киеве начало изучению ископаемых птиц заложила В.И. Зубарева, описав из плиоценовых известняков катакомб Одессы загадочную птицу с поперечно уплощенной цевкой, названную грицайей (*Gryzaja odessana*) (Зубарева, 1939), а в 1948 г. – плиоценового марабу (*Leptoptilos pliocenicus*) (Зубарева, 1948). В начале 1950-х годов Зубарева опубликовала также пару статей по позднеплейстоценовым археологическим птицам Украины. С конца 1950-х годов на Украине ископаемыми птицами заинтересовался М.А. Воинственский (1916–1996) (Рис. 4).



Рис. 4. Михаил Анатольевич Воинственский (1916–1996).
Фото из архива Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины
Mikhail Anatolievich Voinstvensky (1916–1996). Photo from the archives
of the Shmalghausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine

М.А. Воинственский установил, в частности, что грицайя относится к дрофиным. Новых форм Михаил Анатольевич не описывал, но на основе данных по ископаемым птицам восстановил историю формирования фауны степной полосы Европейской части СССР (Воинственский, 1960) и свел все известные тогда материалы по ископаемым птицам Украины в двух монографиях (Воинственский, 1960, 1967).

Помощником Михаила Анатольевича в палеорнитологических делах была Алла Семеновна Уманская (1937-1985), занимавшаяся в основном птицами из археологических памятников (Рис. 5). Позднее она описала 6 новых видов птиц из неогена Украины (Уманская, 1972, 1973, 1978, 1979а, б; 1981). В Институте зоологии Украины Воинственский и Уманская заложили основу сравнительной коллекции скелетов птиц, которой там продолжают пользоваться и по сей день.



Рис. 5. Алла Семеновна Уманская (1937-1985).

Фото из архива Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

Alla Semenovna Umanskaya (1937-1985). Photo from the archives of the Shmalghausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine

В середине 1960-х годов позднплейстоценовыми птицами Западной Украины, в основном из пещер Прикарпатья, занимались И.В. Марисова (1962, 1963 и др.; Марисова, Татаринов, 1962) с К.А. Тата-

риновым (1921-2003). Татаринов обобщил все эти данные в монографии (Татаринов, 2000). Какое-то время в Киеве работал по ископаемым птицам Д.В. Соболев; он описал четырех миоценовых птиц (Соболев, 2003б; Курочкин, Соболев, 2004; Соболев, Марисова, 2011) и опубликовал несколько обзорных статей (Соболев, 2003а; Соболев, Марисова, 2006, и др.).

В Молдавии по птицам, в основном из неолитических стоянок, публиковался Иван Михайлович Ганя (1926-1996) (Ганя, 1965а, б, 1969а, б, 1972; Ганя, Кетрару, 1965; и др.). Совместно с ним мы работали и опубликовали большие сборы по миоценовым птицам Молдавии (Курочкин, Ганя, 1972).

Интерес к палеорнитологии на Украине и в Молдавии в значительной степени стимулировал Георгий Петрович Дементьев (1898-1969) (Рис. 6), настойчиво рекомендуя М.А. Воинственскому и И.М. Гане обратить внимание на ископаемых птиц. Перу Г.П. принадлежит несколько обзоров по ископаемым птицам СССР (Дементьев, 1958а, б; Dementiev, 1955, 1960) и глава по ископаемым птицам в "Основах палеонтологии" (1964).



Рис. 6. Георгий Петрович Дементьев, 1962 г. Фото В.Д. Ильичева.
Georgiy Petrovich Dementiev, 1962. Photo by V.D. Ilchev

Новое время

Лев Александрович Несов (1947-1995) из Ленинградского (ныне Санкт-Петербургского) университета – выдающийся палеонтолог, занимавшийся почти всем спектром ископаемых животных: от вендских мягкотелых до млекопитающих (Рис. 7). С начала 1980-х годов он описал сам и с соавторами 16 родов и 23 вида птиц, в основном из верхнего мела и палеогена Узбекистана, большинство которых он сам же собрал в поле (Несов, 1984, 1986, 1988, 1990, 1992б, 1997; Несов, Боркин, 1983; Nesson, 1992). Выдающимся открытием Несова стали нелетающие гесперорнисы из верхнемеловых отложений Старого Света, а именно с территории Швеции, из Северного Казахстана и Поволжья в России, до этого считавшиеся эндемиками Северной Америки (Несов, 1992а; Несов, Приземлин, 1991; Несов, Ярков, 1989, 1993).



Рис. 7. Лев Александрович Несов (1947-1995).
Фото из архива Зоологического института РАН.

Lev Aleksandrovich Nesson (1947-1995).
Photo from the archives of the Zoological Institute of RAS

С конца 1980-х годов в Зоологическом институте АН СССР занялась четвертичными птицами О.Р. Потапова, опубликовавшая (в том числе с соавторами) ряд больших статей по птицам из пещер Крыма, Урала и Кавказа (Потапова, 1986, 1990, 1992, 1993; Потапова, Барышников, 1993; Пантелеев, Потапова, 2000; Potapova, 2001; Potapova, Panteleyev, 1999; и др.). Позже в изучение ископаемых птиц в ЗИНе включился А.В. Пантелеев, работающий преимущественно по археологическим материалам из Сибири и Дальнего Востока (Пантелеев, 1997, 1999, 2002; Пантелеев, Алексеева, 1993; Пантелеев, Бурчак-Абрамович, 2000а, б; и др.), но занимающийся также палеогеновыми и меловыми птицами (Пантелеев, 1998, 2001, 2002, 2008; Пантелеев, Невсов, 1993; Пантелеев, Саблин, Забелин, 2006; Panteleyev, Popov, Averianov, 2004; и др.). С этого же времени в Красноярске в Краевом краеведческом музее позднечетвертичными птицами, главным образом Южной Сибири, занимается Н.В. Мартынович (1990, 1998, 2003, 2004, 2009; Martynovich, 2002; и др.), защитивший по ним кандидатскую диссертацию в 2004 г. Необходимо отметить еще серию публикаций по птицам из археологических сборов в центре Европейской России и в Арктике, подготовленную В.Н. Калякиным (1990, 2001, 2002; Алексеева, Калякин, Кренке, 1996; Кузнецова и др., 2004; Глазунова и др., 2009; и др.).

В Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН палеоорнитологические исследования начал в середине 1960-х годов Е.Н. Курочкин, описавший много новых птиц из неогена, палеогена и мела прежнего СССР, Монголии и Кубы (Курочкин, 1968, 1971, 1976, 1981, 1982, 1985, 1988, 1999, 2001, 2004а, б; Курочкин, Богданович, 2006; Курочкин, Ганя, 1972; Курочкин, Дайк, 2011; Курочкин, Лунгу, 1970; Курочкин, Михайлов, 1988; Курочкин и др., 2006; Курочкин, Соболев, 2004; Курочкин, Хозацкий, 1972; Kurochkin, Dyke, 2010; Kurochkin, Bogdanovich, 2010; Kurochkin, Mayo, 1973; Kurochkin et al., 2011; Olson, Kurochkin, 1987; и др.). С начала 1980-х до конца 1990-х годов в ПИНе успешно занимались ископаемыми птицами А.А. Карху, работавший в основном по палеогеновым стрижеобразным (Карху, 1988, 1997, 2001; Karhu, 1992, 1999), и К.Е. Михайлов. К.Е. Михайлов провел широкие пионерские исследования строения скорлупы яиц рептилий и птиц (Михайлов, 1988, 1994, 1996а, б; Курочкин, Михайлов, 1988), которые завершились двумя монографиями, опубликованными в Англии (Mikhailov, 1997а, б). В последнее время здесь продуктивно трудится Н.В. Зеленков, занимающийся птицами кайнозоя (Зеленков, 2007, 2009, 2011; Зеленков, Курочкин, 2005, 2009а, б, 2010;

Zelenkov et al., 2008; Zelenkov, Dyke, 2008; Mayr, Zelenkov, 2009; Waterhouse et. al., 2008).

Надо заметить, что когда К.К. Флеров в 1962 году познакомил автора этих строк со всем имевшимся в ПИНе палеоорнитологическим богатством, оно включало несколько оригиналов А.Я. Тугаринова и Е.В. Козловой, несколько неописанных фрагментов олигоценовых птиц из Казахстана и Монголии, скелеты вымерших в историческое время птиц из коллекции Дрезденского музея (позднее возвращенные в ГДР), известный скелет моа и копия скелета диатримы, которые и сейчас выставлены в нашем Музее. Вот и всё. Сейчас же в ПИНе накоплены такие коллекции ископаемых птиц, что мы можем 10-15 лет не выезжать в поле, а только обрабатывать эти сборы. Сравнительная же коллекция скелетов современных птиц, без которой, напомним, невозможны палеоорнитологические исследования, создававшаяся в Палеонтологическом институте, начиная с 1962 г., стала самой крупной в СНГ и в Восточной Европе, и одной из самых крупных в мире.

Заключение

Таковы основные вехи изучения ископаемых птиц и имена их исследователей в СССР, России, Украине, Грузии, Азербайджане, Молдавии. Выполненный обзор конечно неполон. Не упомянуты отдельные публикации П.А. Аубекеровой, В.С. Бажанова, Н.К. Верещагина, Л.Н. Иваньева, А.Е. Некрасова, А.Б. Савинецкого, Р.М. Сатаева, Н.И. Шарлеманя, возможно, что-то вообще упущено. Но, тем не менее, приведенный библиографический список довольно обширен и, пожалуй, можно считать, что он представляет основную ценность данной публикации.

Если оценивать общие результаты изучения ископаемых птиц обозначенной территории, надо признать, что они довольно скромны. Однако сравнительно полно на сегодняшний день известна четвертичная авифауна Сибири и Кавказа. Возможно расширение данных по четвертичным птицам с европейской территории России. Заслуживают дальнейшего изучения ископаемые птицы неогена Украины и Молдавии и палеогена Казахстана, по которым могут быть проведены новые сборы и имеются неописанные материалы.

В противоположность российской территории, ископаемая авифауна Монголии известна теперь довольно полно, причем – для протяжения всего палеогена и неогена. Ключевое значение для понимания ранней эволюции птиц имеют уже описанные птицы из мезозоя Монголии и России, по которым можно ожидать новых данных.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность Т.А. Атемасовой (Харьковский национальный университет) за помощь в выяснении личности А. Брандта, Директору Палеонтологического музея Одесского национального университета Н.Г. Подоплеловой за выяснение судьбы палеонтологических коллекций XIX века, И.А. Богдановичу за фотографии М.А. Воинственского и А.С. Уманской, Н.В. Зеленкову за полезные замечания по рукописи. Статья выполнена при поддержке гранта РФФИ № 10-04-00575.

Литература

- Аверьянов А.О., Потапова О.Р., Несов Л.А., 1990. О первых отечественных находках костей древних птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 210. - С.3-9.
- Алексеев А., 1915. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. - Одесса: Типография "Техник". - 450 с.
- Алексеева Л.И., Калякин В.Н., Кренке Н.А., 1996. Археозоологическая коллекция из раскопок Дьякова городища в Москве // Тр. Музея Москвы и Подмосковья.- Москва.- С.24-44.
- Асланова С.М., Бурчак-Абрамович Н.И., 1982. Олигоценовая зубастая птица из с. Перекишколь (Апшеронский полуостров) – первая и единственная находка в СССР и на всем Азиатском континенте // Изв. АН Груз. ССР. Сер. биол., т.8, № 6. - С.406-412.
- Бендукидзе О.Г., 1971. Новый представитель семейства Geranoididae (Aves, Gruiformes) из эоценовых отложений Зайсана // Сообщ. АН ГССР, т. 63, №3. - С.749-751.
- Бендукидзе О.Г., 1972а. Некоторые черты истории третичных журавлеобразных подотряда Grues в Азии // Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения акад. А.А. Борисяка.- М.: Наука. - С.8-11.
- Бендукидзе О.Г., 1972б. О находке *Urmioris maraghanus* Mesq. на Северном Кавказе // Сообщ. АН Груз. ССР, т. 66, № 3. - С.741-743.
- Бендукидзе О.Г., 1979. Голоценовая фауна позвоночных Грузии.- Тбилиси: Мецниереба. - 105 с.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1953. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины // Тр. Естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби, вып.7.- Баку: Изд-во АН Азерб. ССР. - 204 с.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1957. Ископаемый гусь в гиппарионовой фауне Удабно // Докл. АН Азерб. ССР, т. 13, № 6. - С.655-659.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1958. Третичные птицы СССР // Уч. зап. Азерб. гос. ун-та. Сер. биол., № 1. - С.81-88.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1965. Новый вид ископаемого филина из Бинагадов // Орнитология, вып.7. - С.452-454.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1966. Птицы верхнепалеолитической стоянки Гварджилас-Клде в Имеретии // Пещеры Грузии. Спелеологический сборник, № 4. - Тбилиси: Мецниереба. - С.93-110.

- Бурчак-Абрамович Н.И., 1971. Материалы к изучению плейстоценовых птиц Грузии (пещера Цона) // Палеонтол. сборник, № 7, вып. 2. - С.45-51.
- Бурчак-Абрамович Н.И., 1977. К изучению ископаемых птиц карстовых пещер южной части СССР (Кавказ, Крым, Южная и Западная Украина, Молдавия, Средняя Азия) // Proc. 6th Internat. Congr. Speleology.- Olomouc – ČSSR. - Praha: Academia. - P.275-279.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Бурчак Д.Н., 1982. Плейстоценовые и раннеголоценовые позвоночные карстовых пещер Кавказа // Четвертичные системы Грузии. - Тбилиси: Мецниереба. - С.150-167.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К., 1981. Ископаемая дрофа-бегунья в акчагыле восточной Грузии // Изв. АН Груз. ССР. Сер. биол., т.7, №7. - С.53-60.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Лакербай Л.Б., 1974. Ископаемые птицы Абхазии и смежных местностей Черноморского побережья // Тр. Абхазского гос. музея, вып.IV. - С.136-147.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Лобков Е.Г., Пономаренко А.К., 1987. К изучению исторического прошлого авифауны Камчатки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол., т.92, вып.3. - С.42-53.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Цалкин В.И., 1985. К истории орнитофауны Приморского края (по костным материалам из археологических раскопок) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол., т.90, вып.1. - С.10-16.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Шуппанов К.И., Давид А.И., 1996. Новый вид утки рода *Anas* позднего плиоцена Молдовы // Buletinul Academiei de Ştiinţe a Republicii Moldova. Ştiinţe biologice şi chimice, № 1. - С.38-42.
- Воинственский М.А., 1960. Птицы степной полосы Европейской части СССР. - Киев: Изд. АН УССР. - 291 с.
- Воинственский М.А., 1967. Ископаемая орнитофауна Украины // Сб.: Природная обстановка и фауны прошлого, вып.3. - Киев: Наук. думка. - С.3-76.
- Ганя И.М., 1965а. Материалы по изучению плейстоценовых птиц Молдавии // Сб.: "Новости орнитологии". - Алма-Ата: Наука АН КазССР. - С.88-90.
- Ганя И.М., 1965б. Современные данные об ископаемой орнитофауне Молдавии // Материалы зоол. совещания по проблеме "Биол. основы реконструкции, рац. использования и охраны фауны Южной зоны Европ. части СССР". - Кишинев. - С.26-34.
- Ганя И.М., 1969а. Ископаемые куриные птицы Молдавии // Охрана природы Молдавии. - Кишинев. - С.125-135.
- Ганя И.М., 1969б. Ископаемые хищные птицы Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук, № 1. - С.24-28.
- Ганя И.М., 1972. Ископаемые орнитофауны Молдавии с позднего миоцена до наших дней // Фауна наземных позвоночных Молдавии и проблемы ее реконструкции. - Кишинев: Штиинца. - С.20-43.
- Ганя И.М., Кетрару Н.А., 1965. Ископаемые орнитофауны из раскопок палеолитической стоянки Брынзеи // Изв. АН МолдССР, № 5.- С.98-105.
- Глазунова А.Н., Калякин В.Н., Кренке Н.А., Ланцева М.Е., Цепкин Е.А., 2009. Археозоологическая коллекция из раскопок на Романовом дворе // Археология Романова двора. Предыстория и история центра Москвы. Мате-

- риалы охранных археологических исследований, т.12. Москва: Ин-т археологии РАН. - С.161-175.
- Гуреев А.А., 1949. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР // Доклады АН СССР, т.64, № 2. - С.249-251.
- Дементьев Г.П., 1958а. Ископаемая авифауна СССР и ее палеобиогеографическое значение // Проблемы зоогеографии суши. - Львов: Изд-во Львовского ун-та. - С.76-84.
- Дементьев Г.П., 1958б. К вопросу об истории фауны птиц Советского Союза // Уч. записки Моск. гос. ун-та, вып.197. - С.5-16.
- Дементьев Г.П., 1964. Класс Aves. Птицы // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов. - М.: Наука. - С.660-699.
- Зеленков Н.В., 2007. Строение и возможный путь эволюционного формирования лапы дятлообразных (Aves: Piciformes) // Палеонтол. журн., № 3. - С.56-63.
- Зеленков Н.В., 2009. Филогенетический анализ некоторых неогеновых родов фазановых птиц (Aves: Phasianidae) // Палеонтол. журн., № 4. - С. 77-82.
- Зеленков Н.В., 2011. Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн., № 2. - С.70-77.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н., 2005. Птицы палеолитической стоянки Дюктайская пещера, Восточная Сибирь // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. - Москва: ПИН РАН. - С.125-132.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н., 2009а. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 1. Род *Tologuica* gen. nov. // Палеонтол. журн., № 2. - С.86-92.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н., 2009б. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamyx* // Палеонтол. журн., № 3. - С.79-86.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н., 2010. Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 3. Роды *Lophogallus* gen. nov. и *Syrmaticus* // Палеонтол. журн., № 3. - С.79-87.
- Зубарева В.И., 1939. Новая форма птицы из плиоцена г. Одессы // Доклады АН СССР, т.23, № 6. - С.606-607.
- Зубарева В.И., 1948. Пліоценові марабу і грицайя // Тр. ін-ту зоології АН Укр. РСР, т.1. - С.114-137.
- Калякин В.Н., 1990. Изменения фауны и распространения птиц в юго-западной части о. Западный Шпицберген по данным археологии // Очерки истории освоения Шпицбергена. - Москва. - С.42-74.
- Калякин В.Н., 2001. Палеоэкологическая интерпретация находок птиц позднепалеолитической стоянки Авдеево (Курская область) // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. Биол., т.106, вып.2. - С.22-30.
- Калякин В.Н., 2002. Фауна и природная обстановка поселения // Исторические памятники Второй Камчатской экспедиции.- Москва: Научный мир. - С.184-193.
- Карху А.А., 1988. Новое семейство стрижеобразных из палеогена Европы // Палеонтол. журн., № 3. - С.78-88.

- Карху А.А., 1997. Новый вид урмиорниса (Gruiformes: Ergilornithidae: *Urmior-nis*) из раннего миоцена Западного Казахстана // Палеонтол. журн., № 1. - С.104-110.
- Карху А.А., 2001. Конвергенция в строении плечевого сустава колибри, куро-образных и тинаму // Достижения и проблемы орнитологии Сев. Евразии на рубеже веков. Ред. Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов. - Казань: Изд-во Магариф. - С.118-132.
- Козлова Е.В., 1960. Новые ископаемые птицы из Юго-Восточной Гоби // Тр. проблемных и тематических совещаний ЗИН, вып.9. - Ленинград - Москва: Изд. АН СССР. - С.323-329.
- Кузнецова Т.В., Носкова Н.Г., Калякин В.Н., Есин Д.Н., 2004. Результаты исследований остеологического материала из раскопок городища Ростиславль (1998-2001 годы) // Археология Подмосквья. - Москва. - С.34-41.
- Курочкин Е.Н., 1968. Новые олигоценые птицы Казахстана // Палеонтол. журн., № 1. - С.92-101.
- Курочкин Е.Н., 1971. К авифауне плиоцена Монголии // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. Ред. Б.А. Трофимов. (Тр. Совм. Сов.-Монг. научно-исслед. геол. экспедиц., вып.3). - М.: Наука. - С.58-67.
- Курочкин Е.Н., 1976. Новые данные о птицах плиоцена Западной Монголии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. Ред. Н.Н. Крамаренко. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., вып.3). - М.: Наука. - С.51-67.
- Курочкин Е.Н., 1981. Новые представители и эволюция двух семейств архаичных журавлеобразных в Евразии // Ископаемые позвоночные Монголии. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., вып.15). - С.59-85.
- Курочкин Е.Н., 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Доклады АН СССР, т.262, № 2. - С.452-455.
- Курочкин Е.Н., 1985. Птицы Центральной Азии в плиоцене. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., вып.26). - М.: Наука. - 119 с.
- Курочкин Е.Н., 1988. Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. Ред. Е.Н. Курочкин. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., вып.34). - М.: Наука. - С.33-42.
- Курочкин Е.Н., 1999. Новый крупный энантиорнитид из верхнего мела Монголии (Aves, Enantiornithes) // Тр. Зоол. ин-та РАН, т.277. - С.130-141.
- Курочкин Е.Н., 2001. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы орнитологии Сев. Евразии на рубеже веков: Тр. Международной конф. "Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии". Ред. Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов. - Казань: МАГАРИФ. - С. 68-96.
- Курочкин Е.Н., 2004а. Правда о гиблитериксах // Международная конференция "Проблемы палеонтологии Центральной Азии". - М.: Палеонтологический институт РАН. - С.37-38.
- Курочкин Е.Н., 2004б. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // Природа, № 5. С.3-12.
- Курочкин Е.Н., 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн., т.85, № 3. - С.283-297.

- Курочкин Е.Н., Богданович И.А., 2008. К проблеме происхождения полета птиц: компромиссный и системный подходы // Известия РАН. Сер. биол., № 1. - С.5-17.
- Курочкин Е.Н., Ганя И.М., 1972. Птицы среднего сармата Молдавии // Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии. Ред. А.И. Давид. - Кишинев: Изд-во Штиинца. - С.45-70.
- Курочкин Е.Н., Дайк Г.Дж., 2011. Первые ископаемые совы (Aves: Strigiformes) из палеогена Азии с обзором палеонтологической летописи отряда совообразных // Палеонтол. журн., № 4. - С.85-97.
- Курочкин Е.Н., Лунгу А.Н., 1970. Новый страус из среднего сармата Молдавии // Палеонтол. журн., № 1. - С.118-126.
- Курочкин Е.Н., Михайлов К.Е., 1988. Скорлупа яиц ископаемых Struthioniformes из Палеарктики и ее место в системе представлений об эволюции Ratitae // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. Ред. Е.Н. Курочкин. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., вып.34). - М.: Наука. - С.43-64.
- Курочкин Е.Н., Савельев С.В., Постнов А.А., Первушов Е.М., Попов Е.В., 2006. Головной мозг примитивной птицы из верхнего мела Европейской части России // Палеонтол. журн., № 6. - С.69-80.
- Курочкин Е.Н., Соболев Д.В., 2004. *Miopica paradoxa* gen. et sp. n. – новые род и вид миоценовых сорок // Vestnik zoologii, v.38, No.6. - Р.87-90.
- Курочкин Е.Н., Хозацкий Л.И., 1972. Грицайя из руссильонской фауны Молдавии и Украины // Орнитология, вып.10. - С.347-349.
- Ласкарев В.Д., 1912. Заметки о новых местонахождениях ископаемых млекопитающих в третичных отложениях южной России // Зап. Новороссийского общ. естествоиспыт., т.38. - С.36-57.
- Марисова И.В., 1962. Антропогеновые птицы Подолии // Материалы конференции. Третья Всесоюз. орнитол. конф., кн.П. - Львов: Изд. Львовск. ун-та. - С.85-87.
- Марисова И.В., 1963. Голоценові птахи Середнього Придністров'я // Тез. допов. звітно-наук. конф. кафедр Кременецьк. пед. інст. за 1962 р. - Кременец. - С.45-49.
- Марисова И.В., 1968. Плейстоценовая орнитофауна Подолии // Орнитология, вып.9. - С.316-322.
- Марисова И.В., Татаринков К.А., 1962. Плейстоценові птахи Кривчанської печери // Наук. зап. Кременецького пед. інст., т.8. Сер. природн. наук. - С.63-76.
- Мартьянович Н.В., 1990. Птицы позднего плейстоцена из пещеры им. Окладникова как объект для палеоландшафтных реконструкций // Компл. исслед. палеолитических объектов бассейна р. Ануй. - Новосибирск: Ин-т истории, филологии и философии СО РАН. - С.66-81.
- Мартьянович Н.В., 1998. Голоценовые птицы Денисовой пещеры // Палеоэкология плейстоцена и культуры каменного века Сев. Азии и сопредельных территорий. Ред. А.П. Деревянко. - Новосибирск: Ин-т археол. и этнографии СО РАН. - С.231-242.

- Мартынович Н.В., 2003. Остатки промысловых птиц в позднечетвертичных местонахождениях. Подходы к анализу тафономии // Мат-лы 2 Межд. конф. «Экология древних и современных сообществ» - Тюмень. - С.71-73.
- Мартынович Н.В., 2004. Позднечетвертичные птицы из пещерных местонахождений Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна) // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М.: ПИН РАН. - 29 с.
- Мартынович Н.В., 2009. Новый подвид ископаемой сороки *Pica pica tugarinovi* ssp. nov. из позднего плейстоцена на Среднем Енисее // Енисейская провинция. Альманах, вып.4. - Красноярск. - С.119-126.
- Михайлов К.Е., 1988. Сопоставление восточноевропейской и азиатской скорлупы яиц неогеновых страусов // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. Ред. Е.Н. Курочкин. - М.: Наука (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиц., вып.34).- С.65-72.
- Михайлов К.Е. 1994. Яйца тероподовых и протоцератопсовых динозавров из меловых отложений Монголии и Казахстана // Палеонтол. журн., № 2. - С.81-96.
- Михайлов К.Е. 1996а. Яйца птиц из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн., № 1. - С.119-121.
- Михайлов К.Е. 1996б. Новые рода ископаемых яиц из верхнего мела Монголии // Палеонтол. журн., № 2. - С.122-124.
- Несов Л.А., 1984. Птерозавры и птицы позднего мела Средней Азии // Палеонт. журн., № 1. С. 47-57.
- Несов Л.А., 1986. Первая находка позднемеловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.147. - С.31-38.
- Несов Л.А., 1988. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.182. - С.116-123.
- Несов Л.А., 1990. Мелкий ихтиорнис и другие находки костей птиц в биссектинской свите (верхний мел) Центральных Кызылкумов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.210. - С.59-62.
- Несов Л.А., 1992а. Нелетающие птицы меридиональных морских проливов позднего мела Северной Америки, Скандинавии, России и Казахстана, как показатели особенностей океанической циркуляции // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т.67, вып.5.- С.78- 83.
- Несов Л.А. 1992б. Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описание новых находок // Русский орнитол. журн., т.1, вып.1. - С.7-50.
- Несов Л.А., 1997. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии.- СПб.: БИН РАН. - 218 с.
- Несов Л.А., Боркин Л.Я., 1983. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.116. - С. 108-110.
- Несов Л.А., Приземлин Б.В., 1991. Крупные эволюционно продвинутые нелетающие морские птицы отряда гесперорнисообразных позднего сенона Тургайского пролива: первые находки группы в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.239. - С. 85-107.

- Несов Л.А., Ярков А.А., 1989. Новые птицы мела-палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.197. - С.78-97.
- Несов Л.А., Ярков А.А., 1993. Гесперорнисы в России // Русск. орнитол. журн., т. 2, № 1. - С.37-54.
- Пантелеев А.В., 1997. Остатки птиц из археологического памятника Ивановка (Сахалин) // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 9. - С.8-10.
- Пантелеев А.В., 1998. Новые виды энантиорнисов (Aves: Enantiornithes) из верхнего мела Центральных Кызылкумов // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 35. - С.3-15.
- Пантелеев А.В., 1999. История изучения четвертичных птиц азиатской части России и Монголии // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 72. - С.3-17.
- Пантелеев А.В., 2001. Новый вид паступковых (Aves: Gruiformes: Rallidae) из палеогена Таджикистана // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 135. - С.199-201.
- Пантелеев А.В., 2002а. Находки палеогеновых позвоночных на Мангышлаке // Проблемы геологии Европейской России. - Саратов. - С.54-55.
- Пантелеев А.В., 2002б. Особенности распространения некоторых видов птиц в Северной, Центральной и Восточной Азии в четвертичном периоде // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 186. - С.471-484.
- Пантелеев А.В., 2008. Разнообразие ложнозубых птиц (Pelecaniformes: Pelagornithidae) в палеогене Каспийско-Аральского региона // Русск. орнитол. журн., т.17, экспресс-вып. 447. - С.1591-1593.
- Пантелеев А.В., Алексеева Е.В., 1993. Ископаемые птицы из пещеры Близнач (Южный Сихотэ-Алинь) и ландшафтно-климатические условия их обитания // Русск. орнитол. журн., т.2, вып.2. - С.133-148.
- Пантелеев А.В., Бурчак-Абрамович Н.И., 2000а. Воробьиные птицы из бинагадинских плейстоценовых асфальтов. I. Вводная часть // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 112. - С.3-17.
- Пантелеев А.В., Бурчак-Абрамович Н.И., 2000б. Воробьиные птицы из бинагадинских плейстоценовых асфальтов. II. Мелкие врановые // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 115. - С.3-17.
- Пантелеев А.В., Несов Л.А. 1993. Мелкий представитель трубконосых (Aves: Procellariiformes) эоцена Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.252. - С.95-103.
- Пантелеев А.В., Потапова О.Р., 2000. Позднеголоценовые птицы из археологической стоянки окрестностей г. Салехарда (север Западной Сибири) // Русск. орнитол. журн., экспресс-вып. 106. - С.3-31.
- Пантелеев А.В., Саблин М.В., Забелин В.И., 2006. Находка остатков птицы и млекопитающих в неогене Тувы / Мат-лы Междунар. симпозиума Позднекайнозойская история севера аридной зоны (Ростов-на-Дону, 26-29 сентября 2006 г.). Отв. ред. Г.Г. Матишов. - Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. - С.246-247.
- Потапова О.Р., 1986. Белые куропатки (род *Lagopus*) в плейстоцене Северного Урала // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.147. - С.46-58.

- Потапова О.Р., 1990. Остатки птиц из плейстоценовых отложений Медвежьей пещеры на Северном Урале // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.212. - С.135-152.
- Потапова О.Р., 1992. Птицы мустьерской пещерной стоянки Матузко на северо-западном Кавказе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.246. - С.141-159.
- Потапова О.Р., Барышников Г.Ф., 1993. Птицы из апфельской стоянки в пещере Трутольной на Северном Кавказе // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т.249. - С.48-65.
- Пржемыский К., 1912. Заметка о новом местонахождении пикермийской фауны в меотических слоях долины Б. Куяльника в окрестностях Одессы // Зап. Новорос. общ. естествоиспыт. и любит. естествознания, т.38. - С.25-38.
- Пржемыский К., 1914. Фауна позвоночных меотических слоев из окрестностей Одессы // Зап. Новорос. общ-ва естествоисп., т.39. - С.401-468.
- Рогович А.С., 1875. О первобытном местонахождении янтаря около Киева // Тр. IV съезда русск. естествоиспытателей (Казань). Отд. хим., минерал., геол. и палеонтол., вып.4. - С.81-86.
- Рябинин А., 1931. XVIII. Заметки об ископаемых птицах из верхнетретичных отложений Закавказья. 1. *Sterna Milne-Edwardsii* из диатомита Кисатиби, близ Ахалцыха, в Грузии // Записки Рос. минералог. общ., ч. LX, № 2. - С.273-279.
- Рябинин А.Н., 1934. XI. Заметки об ископаемых птицах из верхнетретичных отложений Закавказья. 2. Остатки Passeriformes (?) из среднего сармата (верхнего миоцена) окрестностей Баку // Записки Всерос. минералог. общ., ч. LXIII, №1. - С.174-178.
- Серебровский П.В., 1940а. Новые виды птиц из бинагадинских отложений // Докл. АН СССР. Новая серия., т.27, № 7. - С.766-768.
- Серебровский П.В., 1940б. О птицах бинагадинских кировых пластов // Изв. Азерб. филиала АН СССР, № 3. - С.71-75.
- Серебровский П.В., 1941а. Остатки плейстоценовых птиц из бинагадинских отложений // Докл. АН СССР, т.33, № 7. - С.473-475.
- Серебровский П.В., 1941б. Птицы из плиоценовых отложений Одессы // Докл. АН СССР, т.33, № 7-8. - С.476-479.
- Серебровский П.В., 1948. Птицы бинагадинских кировых отложений // Тр. Естеств.-истор. музея АН АзССР, т.1-2. - С.21-68.
- Соболев Д.В., 2003а. Миоценовые птицы западного Причерноморья Украины // Ученые зап. Таврического нац. ун-та им. В.И. Вернадского. Сер. биол., т.16 (55), № 2. - С.179-183.
- Соболев Д.В., 2003б. Новый вид плиоценового сокола (Falconiformes, Falconidae) // Vestnik zoologii, т.37, № 6. - С.85-87.
- Соболев Д.В., Марисова И.В., 2006. Хищные и водоплавающие птицы Украины в позднем миоцене – плиоцене // Збірник наукових праць видкладачів природничо-географічного факультету. - Ніжин. - С.101-105.
- Соболев Д.В., Марисова И.В., 2011. Новые виды миоценовых канюков // Сучасні екологічні проблеми Українського Полісся і суміжних територій: Збірник наукових праць. Ред. Г.Г. Сенченко, І.В. Смаля. - Ніжин: ПП Лисенко М.М. - С.158-163.

- Татаринов К.А., 2000. Позднекайнозойские позвоночные запада Украины (местонахождения, систематика, палеоэкология). - Луцк: Надтир'я. - 251 с.
- Тугаринов А.Я., 1930. Находка яиц ископаемого страуса в Забайкалье // Природа, № 7-8. - С.97-799.
- Тугаринов А.Я., 1932. К характеристике четвертичной орнитофауны Сибири // Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода, вып.1. - С.115-130.
- Тугаринов А.Я., 1935. Некоторые данные для плиоценовой орнитофауны Сибири // Тр. палеозоол. ин-та, т.IV. - С.79-89.
- Тугаринов А.Я., 1937. Птицы Крыма времени вюрмского оледенения // Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четвертич. периода, вып.1. - С.97-114.
- Тугаринов А.И., 1940а. Новые данные для третичной орнитофауны СССР // Докл. АН СССР, т.26, № 2. - С.205-208.
- Тугаринов А.И., 1940б. Новые данные для третичной орнитофауны СССР // Докл. АН СССР, т.26, № 3. - С.314-316.
- Тугаринов А.И., 1940в. Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы // Докл. АН СССР, т.26, № 3. - С.311-313.
- Уманская А.С., 1972. Домашние птицы из археологических памятников Украины // Сб. "Природная обстановка и фауны прошлого", вып.6. - Киев. - С.71-95.
- Уманская А.С., 1973. Новая находка остатков урмиорниса из неогеновых отложений Украины // Вестн. зоол., № 4. - С.30-33.
- Уманская А.С., 1978. Птицы позднего палеолита Украины // Докл. АН УССР. Сер. Б, № 7. - С.59-62.
- Уманская А.С., 1979а. Миоценовые птицы западного Причерноморья УССР. Сообщение I // Вестн. зоол., вып.4. - С.17-21.
- Уманская А.С., 1979б. Новый вид филина (*Bubo longaevus*) из поздненеогеновых отложений северного Причерноморья УССР // Докл. АН УССР. Сер. Б, № 9. - С.779-782.
- Уманская А.С., 1981. Миоценовые птицы западного Причерноморья УССР. Сообщение II // Вестн. зоол., вып.3. - С.17-21.
- Харьковский университет. Материалы по истории физико-математического факультета за первые сто лет, 1908. - Харьков. - IV + 357 с.
- Эйхвальд Э., 1850. Палеонтология России. Новый период. - СПб. - 284 с.
- Aslanova S.M., Burchak-Abramovich N.I., 1968. A fossil swan from the Maykopian series of Azerbaydzhan // Acta zool. cracoviensia, v.13, №14. - P.325-338.
- Brandt A., 1872. Über ein grosses Vogelei aus der Umgegend von Cherson // Bull. Acad. Imp. sci. St. Pétersbourg, (3), t. XVIII. - S.158-161.
- Brandt A., 1874. On a large fossil egg from the neighbourhood of Cherson // Ibis, v.16, № 1. -P.4-7.
- Brandt A., 1885. Über das Schicksal der Eier von Struthiolithus chersonensis // Zoologischer Anzeiger, Bd.7, № 191. - S.191-192.
- Burčák-Abramovič N.I., 1975. Die pleistozäne Vogelfauna der UdSSR // Quartärpaläontologie? v.1. - S.87-105.
- Dementiev G., 1955. Nouvelles données de paléornithologie de l'URSS // Acta XI Intern. Congr. Ornithol. Basel, 1954. - Basel. - P.264-267.

- Dementiev G., 1960. Espèces avieunes récentes trouvées à l'état fossile au Post-Tertiaire dans l'URSS // XII Intern. Ornithol. Congr., Helsinki, 1958. V. 1. - Helsinki. - P.162-166.
- Karhu A., 1992., Morphological divergence within the order Apodiformes as revealed by the structure of the humerus // Natural Hist. Mus. Los Angeles Co., Science Ser., no. 36. - P.379-384.
- Karhu A.A., 1999. A New Genus and Species of the family Jungornithidae (Apodiformes) from the Late Eocene of the Northern Caucasus, with Comments of the Ancestry of Hummingbirds // Smithsonian Contributions to Paleobiology, no 89. - P.207-216.
- Kurochkin E.N., Dyke G.J., 2010. A large collection of *Presbyornis* (Aves, Anseriformes, Presbyornithidae) from the late Paleocene and early Eocene of Mongolia // Geological Journ., v.45, № 4. - P.375-387.
- Kurochkin E.N., Bogdanovich I.A., 2010. Origin of feathered flight // Paleontol. Journ. Supplement. T.44, №12. - P.1570-1588.
- Kurochkin T.N., Mayo N., 1973. Las Lechuzas Gigantes del Pleistoceno Superior de Cuba. Actas, Resumenes // Comunicaciones y Notas del V Consejo Científico del Instituto de Geología y Paleontología, 1. - La Habana: Acad. Ciencias de Cuba. - P.56-60.
- Kurochkin E.N., Zelenkov N.V., Averianov A.O., Leshchinskiy S.V., 2011. A new taxon of birds (Aves) from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia // Journ. Systematic Palaeontol., v.9, issue 1. - P.109-117.
- Martynovich N., 2002. Pleistocene birds from Tsagan-Agui Cave (Gobian Altai) // In: Proceedings of the Meeting of the ICAZ Bird Working Group Krakow, Poland, 11-15 September, 2001 // Acta zoologica cracoviensis, v. 45 (special issue). - P.283-292.
- Mayr G., Zelenkov N., 2009. New specimens of zygodactylid birds from the middle Eocene of Messel, with description of a new species of *Primozygodactylus* // Acta Palaeontol. Polonica, v.54, no. 1. - P.15-20.
- Mikhailov K.E., 1997a. Avian Eggshells: an Atlas of Scanning Electron Micrographs // British Ornithologists' Club. Occasional Publications, no. 3. - 88 p.
- Mikhailov K.E., 1997b. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification // Special Papers in Palaeontology, no. 56. London: Palaeontological Association. - 80 p.
- Nessov L.A., 1992. Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments // Natural Hist. Mus. Los Angeles Co., Science Ser., № 36. - P.465-478.
- Nordmann A., 1847. Über die Entdeckung reichhaltiger lagerstätten von fossilen Knochen in Sud-Russland // Jubil. semisaeculare doctor. med. et phil. G. Fisher de Waldheim. - Moscou. - 11 S.
- Olson S.L., Kurochkin E.N., 1987. Fossil evidence of a tapaculo in the Quaternary of Cuba (Aves: Passeriformes: Scytalopodidae) // Proceeds. Biol. Soc. Washington, v.100, no.2. - P.353-357.
- Panteleyev A.V., Popov E.V., Averianov A.O., 2004. New record of *Hesperornis rossicus* (Aves, Hesperornithiformes) in the Campanian of Saratov province, Russia // Paleontol. Research, v.8, no. 2. - P.115-122.

- Potapova O., 2001. Snowy owl *Nyctea scandiaca* (Aves: Strigiformes) in the Pleistocene of the Ural Mountains with notes on its ecology and distribution in the Northern Palearctic // *Denisea*, № 8. P.-103-126.
- Potapova O., Panteleyev A.V., 1999. Birds in the Economy and Culture of Early Iron Age Inhabitants of Ust' Poluiisk, Lower Ob' river, Northwestern Siberea // *Smiths. Contrib. Paleobiol.*, v.89. - P.129-137.
- Zelenkov N.V., Kurochkin E.N., Karhu A.A., Ballmann P., 2008. Birds of the Late Pleistocene and Holocene from the Palaeolithic Djuktai Cave site of Yakutia, Eastern Siberia // *Oryctos*, v.7. – P.213-222.
- Zelenkov N.V., Dyke G.J., 2008. The fossil record and evolution of mousebirds (Aves: Coliiformes) // *Palaeontology*, v.51, part 6. - P.1403-1418.
- Waterhouse D.M., Lindow B.E.K., Zelenkov N.V., Dyke G.J., 2008. Two new parrots (Psittaciformes) from the lower Eocene Fur Formation of Denmark // *Palaeontology*, v.51, part 3. – P.575-582.
- Widhalm J., 1886. Die fossilen Vögel-knochen der Odessaer Steppen-Kalk-Steinbrüche an der Neuen Slobodka bei Odessa // *Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт.*, т.X, вып.II. Приложение. - S.1-9.

Иностранные книги с включением работ орнитологов Северной Евразии

Е.Э. Шергалин

International Wildlife Consultants Ltd,

P.O. Box 19, Carmarthen, SA33 5YL, Wales, UK

Jevgeni@falcons.co.uk; zoolit@hotmail.com; zoolit@mail.ru

The foreign books with contribution of ornithologists of the Northern Eurasia. – Shergalin J.E. – The main publishers and programs of translations of the Russian ornithological literature into foreign languages (mainly English and German) are listed for the last half of the 20th century, the reasons of weak information exchange are analysed. Problems and consequences of this situation are discussed. About 30 books on the birds, published mainly in West Europe and North America, with inclusion of works of the ornithologists of the Northern Eurasia translated by Author into English during 1989-2009 are mentioned. The situation should be improved urgently for the widest information exchange by means of opportunities of the modern computer technologies and the Internet.

Key words: ornithology, literature, translations, Russian, English.

К огромному сожалению, подавляющее большинство орнитологической литературы, изданной на территории СССР, до сих пор недоступно иностранным коллегам. В конце 1960-х годов программой научно-технических переводов в Израиле, в Иерусалиме был осуществлен перевод на английский язык 6-томника «Птицы Советского Союза». До настоящего времени этот перевод является основным источником литературы о птицах стран Северной Евразии, несмотря на то, что информация в нем устарела на полвека. Перевод на немецкий язык серии «Птицы СССР», начатой к XVIII Международному орнитологическому конгрессу в Москве в 1982 году, не имел продолжения в выпуске аналогичных томов на английском языке.

В начале 2000-х годов автор искал средства на подобный проект в США, но ответы из нескольких мест поступили неутешительные. В 1970-е около десятка книг было переведено совместным американо-индийским издательством «AmerInd», но оно просуществовало недолго, и все его программы были прекращены. Тогда же были переведены также некоторые книги по птицам морских экосистем и прикладным аспектам орнитологии, где фундаментальная наука переплеталась с решением продовольственной программы в области морских биоресурсов или с вопросами здравоохранения.

К XVIII орнитологическому конгрессу был подготовлен специальный сборник работ советских орнитологов на английском языке;

работы советских орнитологов были широко и хорошо представлены также и в трудах конгресса, сравнительно оперативно изданных двумя томами. В Советское время некоторых коллег из Западной Европы при составлении общеевропейских сводок не раз выручали специалисты Восточной Европы из таких, например, стран, как Польша и ГДР, орнитологи которых владели русским языком, имели упрощенный доступ к советской орнитологической литературе и были более выездными, чем их коллеги из СССР. По этой же причине неоценимую услугу орнитологии Палеарктики оказала серия «Новая библиотека Брема / Die Neue Brehm-Bücherei», в течение нескольких десятилетий, до 1989 г., выходившая в ГДР и включавшая либо книги советских авторов, либо значительные материалы из их публикаций на русском языке, разумеется в переводе на немецкий язык.

С начала 1990-х годов совместное Болгаро-Российское издательство «PenSoft» выпустило несколько книг орнитологов Северной Евразии по птицам на английском языке («Птицы Азербайджана» М.В. Патрикеева (2004); «Каменки» Е.Н. Панова (2005); «Демография певчих птиц» В.А. Паевского (2009); «Сорокопуты мира» Е.Н. Панова (2011). Эти книги хорошего качества, но цена их весьма высока (в пределах 70 евро).

В конце 1990-х годов ботаник из Шотландии Доктор Джеффри Харпер (Dr. Geoffrey Harper) организовал небольшое частное издательство «The Russian Nature Press» с целью закрыть существовавшее и зияющее белое пятно. Оно выпустило несколько хороших переводных книг на английском языке, но возраст одинокого издателя-энтузиаста и сложности с современными компьютерными технологиями в области маркетинга и продаж привели к тому, что крайне ценное начинание, к огромному сожалению, не получило должной огласки и широкой поддержки на Западе.

Сложность включения в иностранные обзоры любой информации, опубликованной на русском языке, была вызвана тем обстоятельством, что поначалу авторы надеялись всеми средствами обойтись без каких-либо переводов в силу дороговизны интеллектуального труда в индустриально развитых странах. И только в последний момент, когда они, наконец, объявляли о поиске материалов через сеть Интернет по каким-то редким или эндемичным для СНГ видам для своей монографии, то почти всегда о таких планах сотрудничества становилось известно очень поздно, уже на завершающих стадиях подготовки рукописи к печати.

Сроки представления переводов порой измерялись считанными днями. Планы работы над рукописями часто не разглашались прежде-

временно также и в силу конкуренции в условиях рыночной экономики. Поскольку заявки на грант первоначально не включали отдельных расходов на переводы, то за них авторам приходилось платить из своего кармана, а зоологи во всем мире печально знамениты уровнем своих доходов, и в этой связи сотрудничество больше напоминало благотворительность, чем выгодный бизнес.

Общее представление на Западе о том, что на Востоке все дешево, также затрудняло сотрудничество, так как западным коллегам было трудно (а порой и невозможно) объяснить, что если общий уровень жизни на Востоке ниже, то почему цена за ксерокопию одного листа на Востоке будет такая же, как на Западе, или даже выше, хотя именно так и обстояло дело. Многие западные коллеги посетили страны СНГ в самое неподходящее для туристов время, а именно сразу после открытия границ, в период острейшего кризиса, и застали период пустых прилавков и полного обнищания населения, что стойко запечатлелось в их памяти. Тяжелая картина не вызывала желания приехать вновь, а последующий многократный рост цен и зарплат явно не соответствовал укоренившимся воспоминаниям. Такие моменты и недомолвки порождали атмосферу недоверия и всяческих сомнений в надежности и платежеспособности партнера. Немало кривотолков и нежелания сотрудничать было порождено сложностью и дороговизной перевода денег за выполненную работу и излишней бюрократией во вновь образованных странах Северной Евразии.

Начиная с 1970-х и, особенно, с 1980-х годов все большее число стран стало публиковать свои национальные орнитологические журналы также и на английском языке. Это привело к тому, что перед американскими и британскими орнитологами встали проблемы чисто физического охвата всего объема накопленной литературы даже на родном английском языке, не говоря уже о переводах иностранных работ. По некоторым направлениям орнитологии (особенно охотничье-промысловым и редким, исчезающим видам птиц) объем собранной во всем мире информации к началу 1990-х годов стал превышать средний период работоспособности в жизни одного человека, необходимый для ознакомления с существующей литературой. Указанные причины и живучие, порой совершенно ложные стереотипы, оставшиеся со времен холодной войны, приводили к невозможности или нежеланию включать информацию из других стран, переведенную с других языков. Приятным исключением из этого правила были работы финских коллег, которые одинаково часто цитировали работы орнитологов из всех окружающих стран, невзирая на режимы, эмоции и языки.

Немаловажным моментом являлось и то, что за последние 20 лет, в переходный период от плановой к открытой рыночной экономике, многие серьезные программы из-за отсутствия средств были прекращены, и общий уровень науки серьезно упал по большинству направлений, что неоднократно отмечалось на многих конференциях.

Огромным препятствием стало на Западе пренебрежение к старым публикациям и безудержная погоня в цитировании первоисточников не старше 2-3 лет. Исходя из этой предпосылки, необходимость в переводе всего того, что было создано за 74 года Советской власти, вообще исчезла из повестки дня, что очень жаль, так как в тот период ученые СССР не были стеснены грантами и, имея бюджетное финансирование, очень часто думали больше о деле, чем о том, как своевременно и красиво отчитаться перед грантодателями. Отсутствие методов математической статистики при обработке результатов во многих работах коллег Северной Евразии резко контрастировало с повальным в западных странах увлечением моделированием на отдаленное будущее, что было выражением другой прямо противоположной крайности – от излишней заземленности к излишней теоретичности, не имеющей отношения к реалиям настоящего времени.

Совершенно недопустимым является продолжение выпуска научных публикаций без аннотаций и резюме на английском языке. К сожалению, такие случаи в орнитологии Северной Евразии далеко не единичны. Но даже если резюме и существует, то грусть вызывает отсутствие подписей на английском языке под таблицами, графиками и иллюстрациями, что значительно снижает цитирование работы, порой весьма ценной в мировом масштабе.

К сожалению, упорное продолжение публикаций в странах СНГ на местных языках без каких-либо английских аннотаций, резюме и подписей под таблицами и рисунками приводит к тому, что страны СНГ начинают восприниматься иностранными коллегами как страны третьего мира, не заслуживающие равнопартнерского отношения, что еще больше усугубляет ситуацию. Коллеги из таких стран, как Турция, Иран, Индия, Пакистан и особенно Китай уверенно уходят вперед. Взаимные обиды первых контактов сразу после падения «железного занавеса», языковые проблемы, дороговизна статей из новых современных журналов, сложности с доступом в сеть Интернет, использование устаревшего программного обеспечения, постоянная смена адресов электронной почты, устаревшая информация на веб-сайтах или даже полное их отсутствие еще больше мешает нормальному обмену информацией. Как результат, – налицо почти полное отсутствие орни-

тологов из стран СНГ в редколлегиях ведущих орнитологических журналов мира. О чем это говорит?

Но даже за последние тяжелые 20 лет переходного периода орнитологи Северной Евразии смогли выжить и опубликовать несколько ценных и интересных монографий и сборников статей. Появились новые орнитологические журналы. К огромному сожалению, их небольшие тиражи (порой около 100 экз.) и дороговизна международной почтовой рассылки заметно сузили читательскую аудиторию. К счастью, современные возможности сети Интернет поистине безграничны. Теперь, выкладывая в Интернете сборники статей и монографии в формате «pdf» или «djvu», можно легко и просто увеличить читательскую аудиторию на несколько порядков. С сожалением приходится констатировать, что крайне низко число персональных сайтов у орнитологов Северной Евразии.

Пытаясь хоть в малой степени заполнить существовавший пробел, автор в 1989-2009 гг. составлял библиографии, обзоры и переводы для международных и национальных природоохранных организаций и частных лиц, очень часто соавторов книг, издаваемых в Северной Америке и Западной Европе. Ниже дан список книг, в который вошли переводы работ, выполненные автором. Список этот далеко не исчерпывающий, так как над другими книгами трудились многие коллеги из бывшего СССР, но знание этих изданий помогает лучше понять, какие белые пятна и по каким группам уже частично прикрыты.

На английском языке (большинство в серии Poyser, A & C Black print, London, UK): Ferguson-Lees, James & David Christie. 2006. Raptors of the World. A Field Guide. 320 pp.; Naoroji Rishad. 2005. Birds of Prey of the Indian Subcontinent. 704 pp.; Alstrom, P. Krister Mild and Bill Zetterstrom. 2003. Pipits and Wagtails of Europe, Asia and North America. 496 pp.; Olsen Klaus Malling. 2004. Gulls of Europe, Asia and North America. 608 pp.; Madge Steve, & Phil McGowan. 2002. Pheasants, Partridges & Grouse. 488 pp.; Urquhart Ewan & Adam Bowley. 2002. Stonechats. A Guide to the Genus *Saxicola*. 320 pp.; Turner Angela. 2006. The Barn Swallow. 304 pp.; Rees Eileen. 2006. Bewick's Swan. 296 pp.; Brazil Mark. 2004. The Whooper Swan. 512 pp.; Kenward Robert. 2006. The Goshawk. 320 pp.; Potapov Eugene & Richard Sale. 2005. The Gyrfalcon. 340 pp.; Milne Paul. 2006. World Cities. The Essential Guide to Finding Birds in the Major Cities of the World. 480 pp.; Johnson Alan & Frank Cezilli. 2007. The Greater Flamingo. 328 pp.; Donald Paul. 2004. The Skylark. 264 pp.; Brazil Mark. 2008. Birds of East Asia. 528 pp.

Kirwan Guy, Kerem Boyla, Peter Castell, Barbaros Demirci, Metehan Ozen, Hilary Welch and Tim Marlow. 2008. The Birds of Turkey. 512

p. Allsop Jake & Paul Mason. 2009. The Golden Oriole. 328 pp.; Dries Van Nieuwenhuysse, Jean-Claude Génot, David H. Johnson. 2008. The Little Owl. Conservation, Ecology and Behavior of *Athene noctua*. Cambridge University Press. 574 pp.; Gensbol, B. 2008. Collins Birds of Prey. Harper Collins Publishers. Translation into English. 414 pp.; Rasmussen Pamela C. & John C. Amberton. 2005. Birds of South Asia: The Ripley Guide. Volumes 1 & 2 (Hardcover). Lynx Edicions. 1072 pp.; Zwarts Leo., Bijlsma Rob, van der Kamp Jan, Wymenga Eddy. 2009. Living on the Edge: Wetlands and Birds in a Changing Sahel. KNNV Publ., 564 pp.

На немецком языке: Mebs Theodor & Daniel Schmidt. 2006. Greifvögel Europas, Nordafrikas und Vorderasiens: Biologie. Bestandsverhältnisse. Bestandsgefährdung (Gebundene Ausgabe) Kosmos Verlag. 495 Seiten. Эта книга переведена также на голландский язык. Janssen Gerd & Martin Hormann, Carsten Rohde. 2004. Der Schwarzstorch: *Ciconia nigra* (Gebundene Ausgabe). Westarp Wissenschaften; Auflage: 1. A. 414 Seiten. На китайском языке: Ming Ma. 2004. Ground Jays. С резюме на английском.

Хорошо видно, что большинство переводов, выполненных автором, были сделаны по группе хищных и водоплавающих птиц. Они почти не покрывали страны Прибалтики, поскольку орнитологи этих республик всегда сопровождали свои публикации резюме на иностранных языках и в первую очередь именно благодаря этому обстоятельству западные коллеги были всегда хорошо осведомлены о новостях в мире птиц из этого региона.

Реакция подавляющего большинства авторов этих книг была, как правило, одна и та же. Почти все искренне признавались, что знали о наличии в странах СНГ опубликованных данных по интересующим их темам, но не могли себе представить, что их столь много. Например, известный британский орнитолог, живущий и работающий в Японии, профессор биоразнообразия Университет Ракуно на Хоккайдо Доктор Марк Брейзил (Dr. Mark Brazil) сначала заказал небольшой объем переводов по кликуну. Когда же он увидел, что сведения весьма богаты и разнообразны, то предложил продлить сотрудничество, а спустя год – продолжить его снова.

Автор также перевел на английский язык оглавления сборников материалов всех 11 Всесоюзных и 12 Прибалтийских орнитологических конференций и сделал их доступными для коллег всего мира на специальном сайте «Птицы Восточной Европы и Северной Азии», просуществовавшем 10 лет с 1995 по 2004 год до очередной смены интернет-провайдера. С этой же целью в декабре 2003 года был создан лист рассылки «Птицы России и сопредельных стран» на англий-

ском языке (на нем в настоящее время более 400 подписчиков из многих стран мира). Это пока единственный источник информации, наряду с обзором новой литературы в журнале «Ibis», любезно составляемом Майком Вильсоном (Mike Wilson) из Оксфордского университета по новым орнитологическим публикациям, выходящим на территории СНГ.

Избитые фразы, такие как «птицы не признают границ» и «любая наука по самой своей природе интернациональна», а также современная легкость и дешевизна обмена информацией настойчиво вызывают к широкому обмену результатами в области изучения птиц нашей планеты. И орнитологам СНГ не следовало бы упускать свой судьбоносный шанс на этом пути.

ФАУНА И СИСТЕМАТИКА ПТИЦ

Птицы Тянь-Шаня

(в пределах западной, среднеазиатской половины)

А.Ф. Ковшарь

Институт зоологии МОН РК, Казахстан

ibisbilkovshar@mail.ru

Birds of Tien Shan (within the limits of Western, Middle Asian half). – Kovshar A.F. – The article is based on the results of many years (1959-2005) of author's own research and literature analysis; a brief characteristic of birds' fauna of Western, or Middle Asian, half of Tien Shan (Western from Khan-Tengri massif, or longitude 80° east) is given. According to avifauna list, compiled by the author, 410 bird species are recorded in the given region (taking into consideration 33 subspecies – 443 forms). 266 species (65%) are nesting, and out of 144 migrants 66 species are also registered in winter; total of 172 bird species (42%) is recorded in winter including resident species. Besides traditional division into 4 parts (Northern, Central, Western and Inner) it is proposed to mark out Issyk-Kul depression, characterized by the abundance of waterbirds, as well as the presence of desert ornithocomplex elements along the Southern coast. The biggest differences in fauna are observed between Northern and Western Tien Shan. Specific examples are given to show lack of knowledge of avifauna distribution inside the region, poor knowledge of biology and especially of migration and winter life of birds. Recommendations on the main directions of further ornithological research are given.

Key words: avifauna, Tien Shan, distribution of birds, geographical demarcation, poor knowledge of bird's biology.

Обширная горная система Тянь-Шаня (в переводе с китайского – «Небесные горы») протянулась в субширотном направлении по Средней и Центральной Азии на 2450 км – от 67° до 95° в.д. и между 40° и 45° с.ш. (рис. 1). Центральный, самый высокий массив с вершинами пик Победы (7439 м) и Хан-Тенгри (6995 м) находится на границе Китая, Казахстана, Кыргызстана (80° в.д.) и делит всю горную систему на две почти равные (по 1200 км) части – Восточный (китайский) Тянь-Шань и Западный (среднеазиатский) Тянь-Шань.

Наше сообщение посвящено птицам среднеазиатской половины Тянь-Шаня, к западу от меридиана 80° в.д.¹ Эта обширная горная тер-

¹ Название «среднеазиатская» для западной половины Тянь-Шаня, на наш взгляд, предпочтительнее, поскольку термином «Западный Тянь-Шань» уже многие десятилетия называют крайнюю западную часть этой территории (см. ниже).

ритория занимает почти весь Кыргызстан и значительные участки гор на юге и юго-востоке Казахстана и на севере Узбекистана.

Физико-географические регионы имеют, как правило, более устойчивые границы, чем административные, хотя у разных авторов могут быть свои взгляды на объем того или иного региона. Так, некоторые исследователи включают в Тянь-Шань также хребт Джунгарский Алатау. Мы придерживаемся классического определения термина «Тянь-Шань», данного Н.А. Гвоздецким почти полвека назад: «Северной и южной границами западной половины Тянь-Шаня большинство географов считает Илийскую и Ферганскую долины. Восточный (китайский) Тянь-Шань на севере ограничен Джунгарской и на юге – Таримской котловинами». И далее: «На севере Тянь-Шань хребтом Борохоро (в Западном Китае) соединяется с горной системой *Джунгарского Алатау* (некоторые географы относят его к Тянь-Шаню), а на юге связан с Алайским хребтом системы *Памиро-Алая*, северную часть которой также иногда включают в состав Тянь-Шаня» (Гвоздецкий, 1964, с.175).

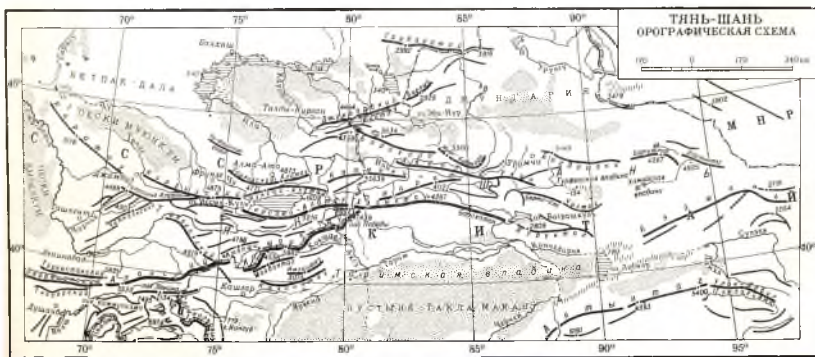


Рис. 1. Орографическая схема Тянь-Шаня (Гвоздецкий, 1964)

Для более четкой географической ориентировки приведем еще одну цитату из того же источника: «Китайская половина горной системы называется **Восточным Тянь-Шанем**. Он состоит из двух групп параллельных хребтов широтного, субширотного простирания – северной и южной. В северную входят хребты Борохоро, Ирен-Хабырга (до 5500 м), Санджи-Музтау; в южную – Халыктау (до 6811 м в верховье р. Музарт), Коктекетау, Борохотан. В районе Турфанской впадины и далее на восток высоко подняты лишь хребты северной полосы – Богдошань с г. Богдо-Ола (5445 м), Баркультаг, Мэчин-Ула, Карлыктаг

(до 4925 м), южная же полоса выражена невысокими хребтами Куруктаг и Кызылтаг, переходящими на востоке в широкое и пологое вздутие, идущее к югу от Турфанской и Хамийской впадины на соединение с Бэйшанем и не относящееся уже к системе Тянь-Шаня» (Гвоздецкий, 1964, С.175).

Особые трудности возникают при определении **внешней** границы обширной горной территории (рис. 2), поскольку в разных ее участках соседние ландшафты (в нашем случае – степные, пустынные и полупустынные) проникают в горы на разную высоту. В данной работе внешняя граница Тянь-Шаня проведена по горизонтали 1000 м над уровнем моря, поскольку при этом, как нам кажется, достаточно полно в состав горной страны включается полоса предгорий, но исключаются участки пустыни и полупустыни, примыкающие с севера и запада. Вне Тянь-Шаня остается и большая часть антропогенно преобразованного ландшафта – так называемого «культурного пояса» с его полями, огородами, селами и другими населенными пунктами, в том числе Алматы (600-900 м н.у.м.) и Бишкек (600-800 м). Южная граница Тянь-Шаня условно проходит по северной окраине Ферганской долины и по р. Карадарья.

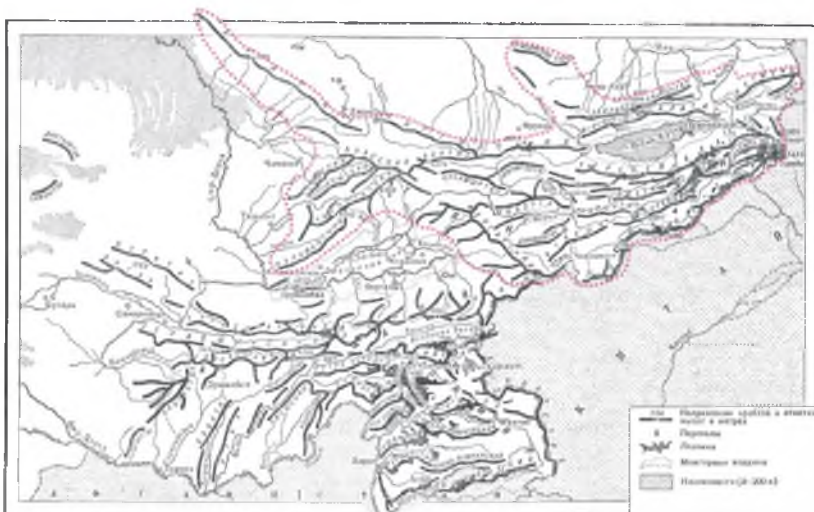


Рис. 2. Орографическая схема хребтов Памиро-Алая и Тянь-Шаня (границы Тянь-Шаня обозначены пунктиром)

Краткая история вопроса

Исследования птиц западной половины Тянь-Шаня насчитывают почти 150 лет. Начало им положил в 60-х гг. XIX ст. крупнейший российский зоолог Н.А. Северцов, капитальные труды которого «Путешествие по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шаня» (1873) и «Вертикальное и горизонтальные распространение туркестанских животных» (1873) на многие десятилетия стали настольными пособиями для всех, интересующихся птицами региона. После Н.А. Северцова наибольший вклад в изучение птиц западной половины Тянь-Шаня внесли Н.А. Зарудный (Западный Тянь-Шань) и В.Н. Шнитников (Северный Тянь-Шань), собравшие огромные материалы по птицам региона и оставившие десятки ценнейших публикаций, включая капитальную монографию «Птицы Семиречья» (Шнитников, 1949).

Большие орнитологические сборы сделал также великий путешественник Н.М. Пржевальский и его последователи М.В. Певцов, В.И. Роборовский, П.К. Козлов; ботаники А.П. Федченко, В.В. Сапожников; коллекционеры Г. Алмаши, Т. Барей, Г. Мерцбахер, А. Штольцман и многие другие. Об интенсивности изучения птиц Тянь-Шаня в XX в. свидетельствует более 900 известных нам орнитологических публикаций (А. и В. Ковшарь, 2000). Наряду с обзорами авифауны отдельных хребтов – Кунгей-Алатау (Петров, 1950), Кетменя (Корелов, 1956), Терской-Алатау (Степанян, 1959), Таласского Алатау (Ковшарь, 1966), высокогорья Киргизского Алатау (Кузнецов, 1962) и другими изданы капитальные сводки, содержащие сведения по фауне птиц значительной части среднеазиатского Тянь-Шаня – уже упомянутая «Птицы Семиречья» (Шнитников, 1949) и «Птицы Киргизии» (Янушевич и др., 1959-1961).

Полвека назад в статье «Список птиц и орнитогеографические районы Северного Тянь-Шаня» (Корелов, 1961) была предпринята попытка дать общий список птиц казахстанской части Тянь-Шаня. Основываясь на личном опыте многолетней работы в Западном (хребты Пскемский и Угамский) и Северном (хребты Кетмень, Кунгей- и Заилийский Алатау) Тянь-Шане, а также используя накопившиеся к тому времени литературные данные, автор приводит список из 299 форм птиц (видов и подвидов), встречающихся в периферийных хребтах Тянь-Шаня, и указывает характер пребывания их в четырех горных хребтах (Джунгарский, Заилийский, Киргизский, Таласский) и трех низкогорных (Каратау, Чулакские горы и Чу-Илийские горы).

Большим достоинством этой работы являются подробные ландшафтные описания перечисленных хребтов с последующим тща-

тельным анализом авифауны этих хребтов как орнитогеографических районов, а также разделение горных и низкогорных районов; существенным недостатком – попытка анализа только казахстанских частей периферийных хребтов горной страны, вся внутренняя территория которой, за пределами границ Казахстана, оказалась «за бортом» исследования. Неправомочно также отнесение к Северному Тянь-Шаню Западного, поскольку резкие различия между ними были показаны еще Н.А. Северцовым (1873) и с тех пор никем не оспаривались. Содержательная часть списка (характер пребывания птиц в отдельных хребтах) соответствует уровню знаний того времени и значительно отличается от современных данных. Оригинальная черта этого исследования – отнесение к Тянь-Шаню хребта Джунгарский Алатау вместе с его юго-западными низкогорными отрогами – Чулакскими горами.

Наши многолетние исследования птиц Тянь-Шаня начаты в 1959 г. в Западном Тянь-Шане, где они продолжались стационарно по 1966 г. в Таласском Алатау (заповедник Аксу-Джабаглы); в результате составлен список из 238 видов (255 подвидов) птиц (Ковшарь, 1966). В 1967 и 1971-1980 гг. проводились стационарные исследования в Заилийском Алатау (Северный Тянь-Шань), в 1968 г. – в Кунгей-Алатау, после чего неоднократно совершались маршрутные поездки в различные долины и хребты Северного и Центрального Тянь-Шаня (Кетмень, Текес, Каркара, Чулкудысу и др.). Весной 1994 г. состоялась кратковременная поездка в Восточный Тянь-Шань (Китай, Синьцзяно-Уйгурский Автономный Район). Результаты работ 1967-1994 гг. опубликованы в двух монографиях (Ковшарь, 1979, 1981) и в ряде статей. Наконец, с 1998 по 2005 г. в составе 8 зоологических экспедиций посещены все участки западной половины Тянь-Шаня; результаты опубликованы (Ковшарь, Торопова, 1998/1999; Ковшарь, Ланге, Торопова, 2004).

Состав авифауны

Первый полный список птиц среднеазиатской половины Тянь-Шаня составлен совсем недавно (Ковшарь, 2006). В нем насчитывается **410** видов, а с учетом 33 подвидов – **443** формы птиц. Из них гнездится **266** видов (65%). Почти половину гнездовой авифауны составляют представители отряда воробьинообразных (121 вид, или 45,5%). Далее в порядке убывания следуют: соколообразные (25 видов, 9,4%), ржанкообразные (20 видов, 7,5%), гусеобразные (16 видов, 6%), голубеобразные (13 видов, 5%), совообразные (8 видов, 3%), курообразные и журавлеобразные (по 7 видов, вместе 5,2%), ракшеобразные и дятлы (вместе 7 видов, или 2,6%), стрижеобразные (2 вида, 0,75%), козодоеобразные (1 вид, 0,4%). Всего 56 видов (13,7%) характерны именно для

горных ландшафтов, остальные 354 – широко распространенные. Среди них 7 представлены в Тянь-Шане местными подвидами:

- Dendrocopos major tianschanicus* Buturlin, 1910
Picoides tridactylus tianschanicus Buturlin, 1907
Troglodytes troglodytes tianschanicus Sharpe, 1881
Luscinia svecica tianschanica Tugarinov, 1929
Parus cyanus tianschanicus Menzbier, 1884
Certhia familiaris tianschanica Hartert, 1905
Loxia curvirostra tianschanica Laubmann, 1927

Многие птицы распространены на гнездовании точечно и сам факт их гнездования в Тянь-Шане выявлен недавно. Так, гнездо белошапочной овсянки (*Emberiza leucocephala*) в Терской Алатау (Центральный Тянь-Шань) впервые найдено в июле 1959 г. (Тюрин, 1959) а в Кунгей-Алатау (Северный Тянь-Шань) – в 1962 г. (Скалон, Скалон, 1970). С тех пор овсянка эта так и гнездится в этих двух точках (лишь во втором месте, помимо долины р. Чилик, стала встречаться в соседнем ущелье р. Чарын). То же можно сказать относительно обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), обнаруженной на гнездовании в Большом Алматинском ущелье Заилийского Алатау в 1964 г. (Гаврилов, Родионов, 1968) и с тех пор гнездящейся только здесь и в 2-3 соседних ущельях. Только для этого ущелья и для окрестностей озера Кульсай в Кунгей-Алатау доказано гнездование земляного дрозда (*Zoothera dauma*) – в обоих местах встречены выводки слабо летающих птенцов (Гаврилов, 1974; Жуйко, 1980); в Большом Алматинском ущелье в 1976 г. найдено первое в Тянь-Шане гнездо вальдшнепа (*Scolopax rusticola*), выводки которого затем встречены в более восточных ущельях этого хребта и в Киргизском Алатау (Ковшарь и др., 1978; Грачев, 1983). Совсем недавно найдены на гнездовании в Тянь-Шане кашгарский жулан (*Lanius isabellinus isabellinus*), кашгарская овсянка (*Emberiza godlewskii decolorata*), большой кроншнеп (*Numenius arquatus*), долгохвостая синица (*Aegithalus caudatus*), соловьиный сверчок (*Locustella luscinioides*) (Кулагин, 2002; Джаныспаев, 2003; Белялов, Березовиков, 2004; Иващенко, 2005).

Классический пример появления нового для гор вида и его успешного расселения – майна (*Acridotheres tristis*). В момент написания сводки «Птицы Киргизии» майны в Тянь-Шане еще не было, и лишь в «Дополнениях» ко второму тому сказано, что в 1960 г. на юго-западе Киргизии впервые добыта пара этих птиц (Янушевич и др., 1960, С.264). Спустя 35-40 лет мы встречали майну в каждом из посещенных населенных пунктов Тянь-Шаня, во многих из них она была фоновым

видом (Ковшарь, Торопова, 1998/99), а в Заилийском Алатау эта птица проникла на гнездование даже в высокогорье – до 3300 м (Ковшарь, 1994).

Зимой отмечены 172 вида (42%), из них 106 (62% зимующих, или 40% гнездящихся) – оседлые для Тянь-Шаня в целом, хотя некоторые на зиму перемещаются внутри этой горной страны – как с северных склонов на южные, так и с более северных и восточных хребтов на расположенные южнее и западнее. Так называемые вертикальные миграции нередко оказываются кратковременными высотными перемещениями – как гибкая реакция птиц на внезапное ухудшение погодных условий (Ковшарь, 1978). Из 144 видов-мигрантов 66 встречаются в пределах Тянь-Шаня и зимой, но многие птицы преодолевают высокогорья транзитом или же облетают их с запада, образуя мощный пролетный путь в предгорьях Западного Тянь-Шаня (так называемый Чокпакский перевал).

Размещение гнездящихся птиц

Среднеазиатскую часть Тянь-Шаня традиционно принято делить на 4 района: **Северный** (хребты Кетмень, Заилийский, Кунгей и Киргизский Алатау); **Центральный** (Терской Алатау, Кокшаал-тау, Сарыджаз и другие более короткие, но высокие хребты восточнее озера Иссык-Куль); **Внутренний** (нагорье между хребтами Киргизский и Терской Алатау на севере, Ферганским – на юге и Кокшаалтау – на юго-востоке); **Западный Тянь-Шань** (Таласский Алатау и отходящие от него хребты Чаткальский с Кураминским, Сандалашский, Пскемский, Угамский, Каржантау, а также крайний с юго-запада Ферганский хребет).

Заканчивается Западный Тянь-Шань на северо-западе невысоким хребтом Каратау, вклинивающимся в пустынные пространства правобережья Сырдарьи почти на 400 км. Аналогичный, но более короткий выступ Северного Тянь-Шаня носит название Чу-Илийские горы, которые отходят от западной оконечности Заилийского Алатау в северо-западном направлении и, постепенно понижаясь, переходят в пустынную равнину между реками Или и Чу.

Традиционно Чу-Илийские горы включали в состав Северного Тянь-Шаня, а горы Каратау – в состав Западного Тянь-Шаня, однако, по нашему глубокому убеждению, у этих двух низкогорий много общего с окружающими их пустынями и между собой. Поэтому целесообразно рассматривать их как низкогорья Тянь-Шаня, отдельно от его высокогорной части, что предложил сделать еще М.Н. Корелов (1961).

В дополнение к общепринятому делению Тянь-Шаня на четыре основных района (центральный, северный, внутренний и западный),

мы считаем необходимым выделить в отдельный район **Иссык-Кульскую котловину** – обширное среднегорное равнинное пространство с самым крупным в Тянь-Шане водоемом и опустыненным южным берегом, дающим приют таким пустынным птицам как саджа (*Syrhaptus paradoxus*), чернобрюхий рябок (*Pterocles orientalis*), серый и солончаковый жаворонки (*Calandrella rufescens*, *C. cheleensis*). Но прежде всего этот район характеризуется наличием большого количества водных и околоводных птиц. Только здесь в Тянь-Шане отмечены на гнездовании *Gavia arctica*, *Botaurus stellaris*, *Ixobrychus minutus*, *Cygnus olor*, *Aythya nyroca*, *Clangula hyemalis*, *Porzana parva*, *Porzana pusilla*, *Haematopus ostralegus*, *Limosa limosa*, *Larus ichthyaetus*.

Распределение птиц внутри Тянь-Шаня – очень сложная мозаика, обусловленная ландшафтными и историческими причинами и современной динамикой ареалов. По направлению с северо-востока на юго-запад горные ельники постепенно сменяются высокоствольными арчовниками (арчовый стланник имеется по всему Тянь-Шаню), увеличивается площадь безлесных склонов, появляются обширные аридные территории. Последние особенно характерны для Внутреннего Тянь-Шаня, где не редкость настоящие бедленды (например, в районе истоков реки Чу и в среднем течении Нарына). В том же направлении таежные элементы фауны заменяются южанами.

Наибольшие различия имеются между фаунами северо-востока и юго-запада Тянь-Шаня. Только в ельниках Северного и Центрального Тянь-Шаня гнездятся такие сугубо лесные птицы как *Lyrurus tetrix*, *Aegolius funereus*, *Surnia ulula*, *Picoides tridactylus*, *Nucifraga caryocatactes*, *Prunella atrogularis*, *Regulus regulus*, *Phoenicurus erythronotus*, *Zoothera dauma*, *Parus songarus*, *Certhia familiaris*, *Loxia curvirostra tianschanica*. Там же встречаются представители высокогорий Центральной Азии – *Ibidorhyncha struthersii* и *Leptopoeile sophiae*. Наоборот, только для Западного Тянь-Шаня (и пограничных с ним участков Внутреннего) характерны *Strix aluco haermsi*, *Calandrella acutirostris*, *Lanius schach*, *Sylvia hortensis*, *Terpsiphone paradisi*, *Irania gutturalis*, *Myophonus caeruleus*, *Enicurus scouleri*, *Parus rufonuchalis*, *Parus flavipectus*, *Parus bokharensis ferghanensis*, *Sitta tephronota*, *Certhia himalayana*, *Chloris chloris turkestanicus*, *Rhodopechys sanguinea*, *Emberiza stewarti*.

Наблюдающийся в течение второй половины XX ст. и в начале XXI ст. процесс расселения ряда южных видов птиц (*Lanius schach*, *Sylvia hortensis*, *Terpsiphone paradisi*, *Myophonus caeruleus*, *Irania gutturalis*, *Chloris chloris turkestanica*, *Emberiza stewarti* и др.) на северо-восток (Корелов, 1964; Ковшарь, Березовиков, 2001; Казахстанский

орнитологический бюллетень, 2002-2008) постепенно ведет к сглаживанию фаунистических различий внутри Тянь-Шаня, так же как и проникновение в обратном направлении, хоть и менее выраженное, таких видов, как *Troglodytes troglodytes*, *Phylloscopus trochiloides*, *Phoenicurus coeruleocephalus* и *Phoenicurus erythronotus*.

Из 266 видов, гнездящихся в пределах Тянь-Шаня, только 107 видов (26% от всей авифауны Тянь-Шаня, или 39% от гнездящихся) встречаются на гнездовании во всех пяти горных районах Тянь-Шаня (это, прежде всего, обитатели высокогорий – бородач, грифы и сипы, клушица и альпийская галка, высокогорные вьюрки и завирушки). Еще 18 видов (6,8% от гнездящихся) отмечены в 4 районах из 5, а 36 (13,6%) – только в каком-нибудь одном. Остальные виды гнездятся в двух-трех районах (Ковшарь, 2006). Обращает внимание количественное сходство списков птиц всех горных районов – от 274 видов (290 форм) во Внутреннем Тянь-Шане до 311 видов (330 форм) в Северном Тянь-Шане. Очень сходны и показатели числа гнездящихся (54-65% общего списка фауны) и зимующих (2,7-7,4%) видов. Резко выделяется лишь Иссык-Кульская котловина, где зимующие птицы (71 вид) составляют 22% списка – половину числа гнездящихся. Последнее подтверждает роль Иссык-Кульской котловины как места массовой зимовки птиц.

Изученность фауны и биологии птиц Тянь-Шаня

Состав авифауны Тянь-Шаня можно считать установленным, хотя приведенные выше недавние находки новых видов на гнездовании, а также встречи таких залетных птиц, как *Ardeola bacchus* (Осташенко, 2004), *Gallinago megala* (Коваленко, 2002), *Chaimarrornis leucocerphala* (Дякин, 2008) свидетельствуют о неполноте списка.

Размещение птиц в Тянь-Шане изучено неравномерно. Наиболее полные сведения имеются по Западному и Северному Тянь-Шаню, где проведены многолетние, в том числе и стационарные исследования (в Таласском Алатау – с 1926 по 2008 г., в Заилийском Алатау – в 1940-50-е годы, 1964-1968 и 1971-1980 гг.) и опубликовано много фаунистических работ, в том числе монографического характера (Шульпин, 1953-1965; Штегман, 1946, 1954; Корелов, 1956, 1961; Ковшарь, 1966). К сожалению, большинство сведений о птицах и в этих наиболее изученных районах получены в основном в двух точках – в районе заповедника Аксу-Джабаглы и в центральной части Заилийского Алатау близ Алма-Аты. Другие хребты в лучшем случае подверглись однократным обследованиям – Каратау (Шапошников, 1931; Долгушин, 1951), Кетмень (Корелов, 1956) и др. По Центральному Тянь-Шаню совсем недавно сделан детальный анализ орнитологических публика-

ций и современных наблюдений (Березовиков, Винокуров, Белялов, 2005). В последнее десятилетие активизировались орнитологические наблюдения в Иссык-Кульской котловине, особенно – зимние учеты водоплавающих птиц на самом озере. Очень неполны данные по Внутреннему Тянь-Шаню. По ряду отдельных хребтов (Ак-Шийрак, Байдулу, Борколдой, Джангы-Джер, Джумгал-тоо, Кокшаал-тоо, Сандык и др.) нет современных, а по некоторым – вообще никаких сведений о птицах. Не сделан анализ авифауны даже таких относительно часто посещавшихся ранее орнитологами хребтов, как Атбаши, а также высокогорных долин – Арпинской, Аксайской, Чатыркульской и др.

Биология тянь-шаньских птиц тоже изучена недостаточно, что хорошо видно из сравнения с результатами анализа 40-летней давности (Ковшарь, 1969). Здесь еще больше, чем в фаунистике, выражена «точечность» исследований. Подавляющее большинство описаний гнездовой биологии тянь-шаньских птиц (*Ibidorhyncha struthersii*, *Rhodopechys sanguinea*, *Mycerobas carnipes*, *Carpodacus rhodochlamys*, *Luscinia pectoralis*, *Prunella fulvescens*, *Sylvia hortensis*, *Sylvia althaea*, *Phylloscopus griseolus*, *Parus flavipectus*, *Parus songarus*, *Parus rufonuchalis*, *Phoenicurus coerulescephalus*, *Phoenicurus erythronotus*, *Leptopoeile sophiae*, *Pyrrhospiza punicea*, *Leucosticte nemoricola*, *Leucosticte brandti brandti*, *Loxia curvirostra tianshanica* и др.) выполнены по наблюдениям в двух местах – заповедник Аксу-Джабаглы и Большое Алматинское ущелье Заилийского Алатау.

Несмотря на безусловные успехи в этой области в 60-70-х гг. XX ст., выразившиеся в большом количестве публикаций по биологии размножения птиц в Тянь-Шане, включая выход специальной монографии (Ковшарь, 1979, 1981), до сих пор есть птицы, гнезда которых в Тянь-Шане еще не найдены (*Carpodacus rubicilla*) или найдены в одном экземпляре (*Pyrrhospiza punicea*). Гнездовая биология в условиях Тянь-Шаня более или менее полно изучена не более чем у 10-15 видов, преимущественно воробьиных птиц. По остальным видам имеются лишь отрывочные описания гнезд, яиц, птенцов и сроков размножения, полученные в разные годы в различных хребтах Тянь-Шаня; сведения эти разбросаны в фаунистических статьях и заметках. Еще менее известна фенология годового цикла, подробности миграции и зимовки птиц (последняя в Тянь-Шане вообще никем специально не изучалась).

Миграции птиц в горах Тянь-Шаня по-прежнему остаются не изученными, несмотря на то, что последние 25 лет XX ст. большинство орнитологов Средней Азии были заняты изучением миграций в так называемом Срединном регионе по единым методикам. Однако львиная доля этих исследований проводилась в *предгорных* районах. Осо-

бенно масштабные исследования велись на Чокпакском стационаре в предгорьях Западного Тянь-Шаня, где за 40 лет окольцованы миллионы птиц, а результаты опубликованы в сотнях статей, десяти сборниках и двух монографиях (Гаврилов, 1979; Гаврилов, Гисцов, 1985). В соседней Киргизии работали три стационара – один на озере Иссык-Куль и два – в Чуйской долине; результаты изложены в монографии «Массовые миграции птиц в Северной Киргизии» (Торопова, Шукуров, 1991).

Таким образом, *высокогорье* Тянь-Шаня этими исследованиями охвачено не было, за исключением изучения ночного пролета на фоне диска луны, проведенного под руководством и с участием ленинградских орнитологов (В.Р. Дольник, К.В. Большаков и др.). Применение в последние годы спутникового радиомечения журавлей-красавок и пеликанов показало, что даже эти равнинные птицы пролетают через высокогорье Тянь-Шаня напрямую. Эти данные подтверждаются прямыми визуальными наблюдениями за пролетом над горами в районе Алматы многих крупных птиц, включая бакланов, уток, лебедей. По-видимому, у работ по изучению миграций птиц в Тянь-Шанепереди большое будущее.

О перспективах изучения птиц в Тянь-Шане

Основные задачи исследований можно сгруппировать по следующим направлениям.

Первое – фаунистический мониторинг во всех районах и хребтах Тянь-Шаня. Только он даст правильное представление о современном распределении птиц в этой горной стране и о происшедших за последние десятилетия изменениях. Особое внимание следует обратить на внутренние участки и южные границы Тянь-Шаня (в том числе южные склоны Кокшаал-тау), ранее бывшие недоступными как зарубежная территория, а сейчас, в свете установившихся научных контактов с Китаем, вполне доступные совместному обследованию). Именно это обследование может пополнить список авифауны Тянь-Шаня новыми видами.

Второе – исследование биологии размножения неизученных видов. Необходимо расширить географию этих работ, учитывая то обстоятельство, что в XX в. основные результаты получены всего в двух хребтах – Заилийском и Таласском. Поскольку изучение биологии размножения горных птиц желательно проводить с применением индивидуального цветного мечения (Ковшарь, 1976), уже давшего хорошие результаты в Заилийском Алатау, желательно использовать для проведения таких стационарных работ существующие в Тянь-Шане заповедники и национальные парки. В этом плане наиболее перспек-

тивным представляется проведение стационарных исследований в высокогорном Сарычат-Эрташском заповеднике (Центральный Тянь-Шань), в Ферганском хребте на юге Тянь-Шаня (Кулунатинский заповедник, национальный парк «Кара-Шоро»), в западной части хребта Кунгей-Алатау (Чон-Кеминский национальный парк) и центральной части Киргизского Алатау (национальный парк «Ала-Арча»), в хр. Ат-баши и на высокогорных долинах Внутреннего Тянь-Шаня (Сонкуль, Чатыркуль, Аксай, Арпа).

Третье – изучение смены сезонных аспектов авифауны на территории Тянь-Шаня, миграций и зимней жизни птиц. Особое внимание надо уделить высотным миграциям птиц и сезонным перемещениям их на южные экспозиции горных склонов. Проведение таких стационарных исследований целесообразнее всего осуществлять на базе имеющихся на территории Тянь-Шаня заповедников и национальных парков – Аксу-Джабаглы, Чаткальский и Карабурунский (Западный Тянь-Шань); «Ала-Арча» (Киргизский Алатау); Алматинский заповедник и Заилийский национальный парк (Северный Тянь-Шань); Сарычат-Эрташский заповедник (Центральный Тянь-Шань); Иссык-Кульский заповедник; Кулунатинский заповедник и национальный парк «Кара-Шоро» (крайний юг Тянь-Шаня).

Четвертое – изучение трофических связей птиц в Тянь-Шане. Особое внимание необходимо обратить на связи птиц с основными лесообразующими породами, которыми являются ель тянь-шаньская (*Picea schrenkiana*) в Северном, Центральном и частично – Внутреннем Тянь-Шане (семенами ели питается в зимний период гораздо больше птиц, чем принято считать), а в Западном Тянь-Шане – арча нескольких видов (*Juniperus turcestanica*, *J. zeravschanica*, *J. semiglobosa*), шишкоягодами которой в зимний период кормятся как местные птицы (*Pyrrhocorax graculus*, *Turdus viscivorus*), так и многие прилетающие на зимовку (*Turdus atrogularis*, *Turdus pilaris*). Взаимоотношения птиц с этими породами имеют взаимовыгодный характер, способствуя расселению последних (Ковшарь, 1966а), что известно для многих ягодных деревьев и кустарников.

Литература

- Белялов О.В., 2002. Об овсянке Годлевского в Казахстане // Казахст. орнитол. бюлл. 2002.- Алматы.- С.120-121.
- Белялов О.В., Березовиков Н.Н., 2004. Кашгарский жулан – гнездящийся вид фауны Казахстана // Казахст. орнитол. бюлл. 2004.- Алматы.- С.182-183.
- Березовиков Н.Н., Винокуров А.А., Белялов О.В., 2005. Птицы горных долин Центрального и Северного Тянь-Шаня // Tethys ornithol. Research. Vol.1.- Almaty.- С.19-130.

- Гаврилов Э.И., 1974. Нахождение земляного дрозда (*Zoothera dauma* Lath.) на гнездовье в Казахстане // Вестн. зоол., № 1.- С.84-85.
- Гаврилов Э.И., 1979. Сезонные миграции птиц на территории Казахстана. - Алма-Ата: «Наука» Казахской ССР. - 252 с.
- Гаврилов Э.И., Гисцов А.П., 1985. Сезонные перелеты птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня.- Алма-Ата: «Наука» Казахской ССР. - 224 с.
- Гаврилов Э.И., Родионов Э.Ф., 1968. Первое нахождение обыкновенной горихвостки на гнездовье в Тянь-Шане // Новости орнитол. Казахстана. Тр. ин-та зоол. АН КазССР, т. 29. - С.219.
- Гвоздецкий Н.А., 1964. Тянь-Шань // Краткая географич. энциклопедия, т.4. - М.- С.175.
- Грачев Ю.Н., 1983. О гнездовании вальдшнепа в пойме среднего течения Чу // Птицы Сибири.- Горно-Алтайск.- С.168.
- Джаныспаев А.Д., 2003. Находка первого гнезда большого кроншнепа в Заилийском Алатау // Казахст. орнитол. бюлл. 2003.- Алматы.- С.170.
- Долгушин И.А., 1951. К фауне птиц Каратау // Изв. АН КазССР, № 105, серия зоол., № 10. - С.72-117.
- Дякин Г.Ю., 2008. Белошапочная горихвостка – новый вид фауны Казахстана // Selevinia-2008.- С.252.
- Жуйко Б.П., 1980. Земляной дрозд в Кунгей-Алатау (Тянь-Шань) // Орнитология, вып.15.- М.- С.196.
- Иващенко А.А., 2005. Капгарская овсянка – новый гнездящийся вид фауны Казахстана // Каз. орнитол. бюл. 2005.- С.221.
- Казахстанский орнитологический бюллетень, Алматы: 2002. - 154 с.; 2003. - 254 с.; 2004. - 252 с.; 2005. - 278 с.; 2006. - 288 с.; 2007. - 312 с.; 2008. - 316 с.
- Коваленко А.В., 2002. Летняя находка лесного дупеля *Gallinago megala* в Заилийском Алатау // Рус. орнитол. журнал. Эксперс-выпуск № 175.- С.107.
- Ковшарь А.Ф., 1966. Птицы Таласского Алатау. - Алма-Ата: «Кайнар». - 435 с.
- Ковшарь А.Ф., 1966а. Расселение семян арчи птицами // Охрана и рац. использ. ресурсов дикой живой природы. - Алма-Ата.- С.199-200.
- Ковшарь А.Ф., 1969. Об изученности гнездовой жизни воробьиных птиц Тянь-Шаня // Орнитология в СССР, т.2.- Ашхабад.- С.296-301.
- Ковшарь А.Ф., 1972. Материалы по гнездованию птиц в Кунгей Алатау // Орнитология, вып. 10.- М.- С.343-345.
- Ковшарь А.Ф., 1976. Индивидуальное цветное мечение как перспективный метод изучения биологии птиц // Миграции птиц в Азии.- Алма-Ата.- С.227-232.
- Ковшарь А.Ф., 1978. О вертикальных перемещениях птиц в горах // Вторая Всес. конфер. по миграциям птиц.- Алма-Ата.- С.124.
- Ковшарь А.Ф., 1979. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (очерки летней жизни фоновых видов). - Алма-Ата: «Наука» Казахской ССР. - 194 с.
- Ковшарь А.Ф., 1981. Особенности размножения птиц в субвысокогорье (на материале *Passeriformes* в Тянь-Шане). - Алма-Ата: «Наука» Казахской ССР. - 259 с.
- Ковшарь А.Ф., 1994. К биологии майны (*Acridotheres tristis* L.) в высокогорье Тянь-Шаня // Selevinia, т.2, № 3.- С.68-74.

- Ковшарь А.Ф., 1994. Путевые заметки о птицах Джунгарии (северо-западный Китай) // *Selevinia*, т.2, № 2.- С.34-38.
- Ковшарь А.Ф., 2005. О гнездовании кашгарского сорокопута (*Lanius isabellinus isabellinus*) в верховьях р. Каркара (Центральный Тянь-Шань) // *Selevinia*-2005.- Алматы.- С.178.
- Ковшарь А.Ф., 2006. Список птиц Тянь-Шаня (в пределах его западной, среднеазиатской половины) // *Selevinia*-2006.- С.27-43.
- Ковшарь А.Ф., Березовиков Н.Н., 2001. Тенденции изменения границ ареалов птиц в Казахстане во второй половине XX столетия // *Selevinia*-2001.- С.33-52.
- Ковшарь А.Ф., Жуйко Б.П., Пфеффер Р.Г., Белялов О.В., 1978. Некоторые орнитологические находки в Заилийском Алатау // Биология птиц в Казахстане. - Алма-Ата.- С.115-119.
- Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А., 2000. Птицы Казахстана и сопредельных территорий: Библиографический указатель (1850-2000).- 546 с.
- Ковшарь А.Ф., Ланге М., Торопова В.И., 2004. Орнитологические наблюдения во Внутреннем, Центральном и Южном Тянь-Шане и в пограничных хребтах Алайской горной системы в пределах Кыргызстана // *Selevinia*-2004.- Алматы.- С.65-96.
- Ковшарь А.Ф., Лопатин В.В., 1983. Сроки сезонных миграций птиц в субвысокогорье Заилийского Алатау // Миграции птиц в Азии, вып.8.- Алма-Ата.- С.66-76.
- Ковшарь А.Ф., Торопова В.И., 1998/1999. Путевые заметки о птицах Тянь-Шаня и Алая (по материалам экспедиций 1998 и 1999 гг.) // *Selevinia*.- С.106-121.
- Корелов М.Н., 1956. Материалы к авифауне хребта Кетмень // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т.6.- С.109-157.
- Корелов М.Н., 1956а. Фауна позвоночных Бостандыкского района // Природа и хозяйств. условия горной части Бостандыка.- Алма-Ата.- С.259-325.
- Корелов М.Н., 1961. Список птиц и орнитогеографические районы Северного Тянь-Шаня // Тр. Ин-та зоол., т.15.- С.55-103.
- Корелов М.Н., 1964. Изменения границ ареалов южных видов птиц в Северном Тянь-Шане // Тр. Ин-та зоол., т.24.- С.142-156.
- Кузнецов А.А., 1962. Состав, численность и размещение авифауны высокогорья Киргизского хребта // Орнитология, вып.4.- М.- С.237-255.
- Кулагин С.В., 2002. О гнездовании долгохвостой синицы (*Aegithalus caudatus*) и соловьиного сверчка (*Locustella luscinioides*) в Прииссыккулье // *Selevinia*-2002.- Алматы.- С.314.
- Остащенко А.Н., 2004. Первая в Средней Азии встреча китайской белокрылой цапли (*Ardeola bacchus*) // Каз. орнитол. бюлл. 2004.- Алматы.- С.166-167.
- Петров О.В., 1950. Вертикальное распределение птиц и млекопитающих западного Кунгей Алатау // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, т.70, вып.4.- С.155-193.
- Северцов Н.А., 1873. Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных // Изв. Общ. любителей естествознания, антропологии и этнографии, т.8, вып.2. [второе издание: М., 1953.- 270 с.]

- Северцов Н.А., 1873. Путешествия по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шаня, совершенные по поручению Русского географического общества доктором зоологии, членом РГО и других обществ Н. Северцовым.- СПб. [второе издание: М., 1947. – 304 с.].
- Скалон Н.Н., Скалон И.А., 1970. Гнездование белошапочной овсянки в горах Тянь-Шаня // Тр. Алматинского заповедника, вып.9.- Алма-Ата.- С.135-137.
- Степанян Л.С., 1959. Птицы Терской Алатау (Тянь-Шань) // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской, т.71, труды каф. зоол., вып.4.- С.24-141.
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий.- М.- 806 с.
- Торопова В.И., Шукуров Э.Д., 1991. Массовые миграции птиц в Северной Киргизии. - Бишкек: «Илим» - 199 с.
- Тюрин П.С., 1959. О гнездовании белошапочной овсянки (*Emberiza leuccephalus* Gm.) в Тянь-Шане // Изв. АН КиргССР. Сер. биол., т.3, вып.1.- С.31-35.
- Шапошников Л.В., 1931, 1932. О фауне и сообществах птиц Каратау (Орнитологические результаты поездок летом 1926 и 1927 гг. в горы Каратау) // Бюлл. МОИП, отд. биол., т.40, вып.3/4.- С.237-284; т.41, вып.3/4.- С.406-411.
- Шнитников В.Н., 1949. Птицы Семиречья. - М.-Л.: Изд. АН СССР.- 665 с.
- Штегман Б.К., 1946. Основные типы авифауны Тянь-Шаня и их генезис // Вестник АН КазССР, № 7/8 (16/17).- С.36-43.
- Штегман Б.К., 1954. О птицах высокогорной зоны Заилийского Алатау // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Отд. зоол., т.72, № 4.- С.255-275.
- Шульпин Л.М., 1953, 1956, 1961, 1965. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау) // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т.2.- С.53-79; т.6.- С.158-193; т.15.- С.147-160; Тр. запов. Аксу-Джабаглы, вып.2.- С.160-200.
- Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А.К., Семенова Н.И., 1959-1961. Птицы Киргизии. В 3 томах. - Фрунзе: Изд. АН КиргССР.- 228, 271 и 360 с.

Динамика орнитофауны центра Русской равнины в XX веке в условиях растущего антропогенного пресса

С.В. Бакка

Нижегородское отделение Союза охраны птиц России
sopr@dront.ru

Avifauna trends on the centre of the Russian plain at XX century under conditions of the increasing human impact. – Bakka S.V. – This article presents the analysis of avifauna trends in the centre of the Russian Plain at the XX century under conditions of the increasing human impact. The Nizhny Novgorod Region is recognized as a model territory. The article is based on the data of author's surveys since 1980 to 2010 and published information. The author analyses the changes in the avifauna and the bird species status during the past century, declares four general ways of new species invasion. The main results are the following: the speed of the species elimination and invasion has been increased; the main reason of it is a human activity, which determines trends of avifauna in the region. Also some examples of different reactions of bird species to the human activity are presented.

Key words: avifauna trends, human impact, Nizhny Novgorod Region, Russia.

Антропогенное воздействие давно приобрело глобальный характер, став важнейшим фактором, определяющим скорость и направление эволюции экосистем и видов живых организмов. Антропогенный пресс становится все более многофакторным. Изучение направлений и механизмов адаптации биоты в этих условиях – одна из актуальнейших задач современной экологии. Внимание к этому вопросу диктуется необходимостью решать не только общенаучные проблемы теории эволюции и экологии, но и потребностью в разработке практических методов и подходов к сохранению биологического разнообразия. Интерес, проявляемый к изучению фауны антропогенных ландшафтов, повлек возникновение целого направления исследований, касающихся приспособления животных к существованию рядом с человеком (Благосклонов, 1970; Владышевский, 1975; Мальчевский, 1981; и др.).

Птицы – оптимальная модельная группа для изучения реакций живых организмов на антропогенное преобразование природы. Во-первых, это самая богатая видами группа позвоночных животных. Во-вторых, птицы демонстрируют весь спектр реакций на изменения природы человеком – от синантропизации и всплеск численности до вымирания. В-третьих, накоплен большой фактический материал, демонстрирующий реакции птиц как на прямые воздействия, так и на

изменения мест обитания (положительные и отрицательные). Птицы чутко реагируют на изменение природы человеком. Антропогенная трансформация местообитаний одним видам создает благоприятные условия для расселения и роста численности, а другие ставит на грань исчезновения.

Краткая характеристика региона исследований

Нижегородская область расположена в центре Восточно-Европейской равнины, в бассейне Волги и ее притоков и занимает площадь 76,9 тыс. км². Территория области простирается более чем на 400 км с севера на юг и почти на 300 км с запада на восток. По рельефу и типам ландшафтов область разделяется на две почти равные части: лесное низинное Заволжье (площадью около 42.000 км²) и почти безлесное возвышенное Предволжье.

Нижегородское Поволжье охватывает три биома: северных хвойных лесов, листопадных лесов и степей умеренной зоны. Здесь происходит переход от пихтово-еловых, еловых, елово-широколиственных и широколиственных лесов к луговой степи. Находясь на стыке широтных и меридиональных экотон, регион характеризуется повышенным биологическим разнообразием. Территория области входит в трансконтинентальный бореальный экотон – систему зональных границ, разделяющих бореальный пояс (преимущественно таежно-лесной) и суббореальный (лесостепной и степной). По территории области проходит северная, наиболее сложная граница знаменитого русского чернозема. Рубеж между таежно-боровым и дубравно-лесостепным царствами – р. Волга. По течению р. Ветлуги и Суры (46° в.д.) проходит граница прямого атлантического влияния с дальнейшим нарастанием континентальности климата. Здесь находятся рубежи распространения многих уральско-сибирских и западноевропейских видов (пихта сибирская, ели сибирская и европейская, ясень обыкновенный, зеленчук желтый, подлесник европейский и др.). Таким образом, очень точной выглядит характеристика, данная Нижегородской области Б.С. Хоревым (1967), как территории с многоплановой рубежностью.

Разнообразие природных условий на территории региона обеспечивало ее значительную притягательность для человека, предоставляло ему большой спектр выбора типов хозяйства и основных занятий. Для Нижегородской области, как и для других регионов центра Европейской России, характерны высокая плотность населения, развитая промышленность и транспортная инфраструктура, а также значительная степень преобразованности природных местообитаний.

Нижегородская область может рассматриваться как модельный регион для изучения изменений живой природы в условиях растущего антропогенного пресса, поскольку здесь в полной мере представлены как весь спектр антропогенных воздействий и их последствий, характерных для европейской России, так и высокий интерес к вопросам изучения и сохранения птиц.

Материалы и методы исследования

Основными материалами исследования стал анализ региональных фаунистических сводок и других опубликованных материалов разных лет, а также обобщение собственных многолетних наблюдений за период с 1980 по 2010 гг.

Отрывочные сведения о птицах Нижегородской области (например, о лебединых «ловлях») можно найти в летописных и архивных материалах. Первые научные сведения получены в ходе работ экспедиций И.И. Лепехина и П.С. Палласа в 1768 г. Систематическое изучение орнитофауны региона начато в XX веке П.В. Серебровским (1918) и Б.Д. Кирпичниковым (1915), составившими первые списки видов. Новым этапом инвентаризации стала публикация фаунистических сводок И.И. Пузанова с соавторами (1942, 1955) и Е.М. Воронцова (1967). В 1970-80-е годы много новых сведений, уточняющих характер пребывания, численность и распространение птиц в Нижегородской области, собрано в работах Н.И. Зимина, А.В. Молодовского, Н.А. Хохловой, В.А. Ушакова и др. Итоги инвентаризации орнитофауны в течение XX века обобщались неоднократно (Бакка, Киселева, 2001, 2007).

Результаты и их обсуждение

В Нижегородской области в начале XX века было зарегистрировано 237 видов птиц; в течение столетия орнитологических исследований этот список увеличился до 294 (табл.1.). Особенно выросло число видов, гнездование которых на территории области достоверно доказано (с 162 до 197), а также число зарегистрированных случайно летных видов (с 14 до 39).

Список птиц расширялся во многом за счет улучшения изученности фауны. При этом стали заметны реальные изменения состава орнитофауны. Исчезли дрофа и стрепет, перестали гнездиться лебедь-кликун, серый гусь, оляпка, белая куропатка. На грани исчезновения оказались чернозобая гагара, черный аист, крупные дневные хищные птицы. В то же время появилось не менее 23 новых видов. Можно выделить четыре основных пути их появления.

Таблица 1

Число видов птиц, зарегистрированных в Нижегородской области
на разных этапах орнитологических исследований

Характер пребывания вида	Число видов		
	в начале XX в.	в середине XX в.	в начале XXI в.
Гнездящийся	162	181	197
Нерегулярно гнездящийся	0	0	5
Вероятно гнездящийся	18	10	8
Пролетный	28	29	27
Нерегулярно на пролете	3	0	1
Зимующий	6	6	6
Нерегулярно зимующий	2	2	2
Регулярные залеты	3	8	7
Случайные залеты	14	29	39
Исчезнувший	1	2	2
ИТОГО	237	267	294

1) расселение из Южной и Западной Европы на восток и северо-восток (орел-карлик, мухоловка-белошейка, белый аист, кольчатая горлица, горихвостка-чернушка);

2) расселение с юга Европейской России на север (лебедь-шипун, ходулочник, шилоклювка, пеганка, большая белая цапля, дроздовидная камышевка и др.);

3) вероятная перестройка пролетных путей (пискулька, клуша).

4) расселение северных видов на юг по водоемам и болотам (длинноносый крохаль, средний кроншнеп, золотистая ржанка).

Последняя, четвертая тенденция, отмеченная в последние годы, не совсем понятна в условиях глобального потепления и антропогенной трансформации ландшафтов. Очевидно, что наиболее преобразованные человеком экосистемы несут яркий отпечаток аazonальности. С севера на юг расселяются представители аazonальных (водных) и интразональных (болотных) природных сообществ. Можно предположить, что в этом проявляется общая закономерность сглаживания зональных границ под влиянием антропогенной трансформации местообитаний.

Полная информация об изменениях состава орнитофауны, характера пребывания видов на территории области и их причинах в течение XX века приведена в таблицах 2 и 3.

Таблица 2

Изменения характера пребывания птиц
в Нижегородской области с начала до середины XX века

Изменения характера пребывания видов	Число видов	Перечень видов
Изменили характер пребывания вследствие сокращения ареала и численности (4 вида)		
Гнездящийся в пролетный	1	Лебедь-кликун
Гнездящийся в регулярно залетный	1	Оляпка
Вероятно гнездящийся в пролетный	1	Зимняк
Случайно залетный в исчезнувший	1	Стрепет
Изменили характер пребывания вследствие расширения ареала и роста численности (4 вида)		
Нерегулярно пролетный в гнездящийся	1	Седой дятел
Вероятно гнездящийся в гнездящийся	1	Лысуха
Регулярно залетный в гнездящийся	1	Золотистая щурка
Пролетный в вероятно гнездящийся	1	Большой веретенник
Появились на территории области (10 видов)		
Гнездящиеся	3	Орел-карлик, мухоловка-белошейка, северная бормотушка
Пролетные	3	Красношейная поганка, пискулька, клуша
Регулярно залетные	4	Серошекая поганка, серебристая чайка, восточная клуша, дроздовидная камышевка
Характер пребывания уточнен в результате лучшей изученности (17 видов)		
Вероятно гнездящийся в гнездящийся	11	Черношейная поганка, большая поганка, свиязь, широконоска, красноголовый нырок, сапсан, турухтан, воробьиный сыч, кедровка, московка, обыкновенная пищуха
Пролетный в гнездящийся	1	Лесная завирушка
Пролетный в вероятно гнездящийся	3	Серая утка, луток, пастушок
Пролетный в случайно залетный	1	Камнешарка
Нерегулярно пролетный в случайно залетный	1	Исландский песочник

Обнаружены в результате лучшей изученности (6 видов)		
Гнездящиеся	3	Серый гусь, травник, овсянка-ремез
Вероятно гнездящиеся	1	Малый погоныш
Пролетные	1	Пеночка-таловка
Регулярно залетные	1	Балобан
Зарегистрированы случайные залеты	14	Большой баклан, фламинго, пеганка, обыкновенная гага, савка, черный гриф, хрустан, плосконосый пла- вунчик, морская чайка, вилохвостая чайка, чернолобый сорокопуд, соловьиный сверчок, пятнистый сверчок, подорожник
ИТОГО:	55	

Таблица 3

Изменения характера пребывания птиц
в Нижегородской области с середины XX века до 2007 г.

Изменения характера пребывания видов	Число видов	Перечень видов
Изменили характер пребывания вследствие сокращения ареала и численности (6 видов)		
Гнездящийся в вероятно гнездящийся	2	Черный аист, ястребиная сова
Гнездящийся в пролетный	1	Серый гусь
Гнездящийся в зимующий	1	Белая куропатка
Пролетный в нерегулярно пролетный	1	Краснозобая гагара
Регулярно залетный в случайно залетный	1	Балобан
Изменили характер пребывания вследствие расширения ареала и роста численности (15 видов)		
Пролетный в гнездящийся	1	Красношейная поганка
Пролетный в нерегулярно гнездящийся	2	Длинноносый крохаль, клуша
Вероятно гнездящийся в гнездящийся	1	Большой веретенник
Регулярно залетный в гнездящийся	4	Серебристая чайка, восточная клуша, хохотунья, дроздовидная камышевка
Регулярно залетный в нерегулярно гнездящийся	1	Серощекая поганка
Пролетный в вероятно гнездящийся	1	Золотистая ржанка

Случайно залетный в гнездящийся	2	Средний кроншнеп, соловьиный сверчок
Случайно залетный в нерегулярно гнездящийся	1	Лебедь-шипун
Случайно залетный в пролетный	1	Краснозобая казарка
Случайно залетный в регулярно залетный	1	Пеганка
Появились на территории области (13 видов)		
Гнездящиеся	5	Белый аист, ходулочник, кольчатая горлица, горихвостка-чернушка, обыкновенный ремез
Вероятно гнездящиеся	3	Желтолобая трясогузка, индийская камышевка, черноголовая гаичка
Пролетные	1	Черная казарка
Регулярно залетные	4	Большая белая цапля, шилоклювка, черноголовый хохотун, хохлатый жаворонок
Характер пребывания уточнен в результате лучшей изученности (8 видов)		
Вероятно гнездящийся в гнездящийся	6	Серая утка, лутук, степной лунь, могильник, пастушок, малый погоньш
Вероятно гнездящийся в нерегулярно гнездящийся	1	Обыкновенная чечетка
Зимующий в гнездящийся	1	Бородатая неясыть
Зарегистрированы случайные залеты	14	Розовый пеликан, малая белая цапля, белошекая казарка, белый гусь, мандаринка, малый подорлик, белоголовый сип, кречет, стерх, морской зуек, черноголовая чайка, канареечный вьюрок, урагус, овсянка-крошка
ИТОГО:	56	

Число видов птиц выявленных, появившихся и изменивших характер пребывания на территории области в течение первого и второго пятидесятилетий после инвентаризации, проведенной П.В. Серебровским и Б.Д. Кирпичниковым, оказалось почти одинаковым (табл. 2, 3), однако причины изменений заметно различаются. Это наглядно демонстрирует таблица 4.

В первой половине XX века основные дополнения в список птиц и изменения характера пребывания видов вносились в результате улучшения изученности орнитофауны. В середине XX века инвентари-

зационный период исследований был в основном завершен, новая информация в большей степени стала отражать реальные изменения, происходящие в природе. Динамичность орнитофауны региона (скорость выпадения и вселения видов) заметно увеличилась.

Это связано, по-видимому, с общим ростом скорости микроэволюционных процессов в условиях усиления антропогенного пресса. Следует отметить, что число видов птиц, сокративших ареал и численность, не меньше, чем увеличивших, но эти процессы не всегда приводили к изменению характера пребывания. Случайные залеты единичных особей могут происходить независимо от состояния популяций вида. Интенсивность регистрации орнитологами новых залетных видов на территории Нижегородской области в течение XX века оставалась постоянной.

Таблица 4

Причины изменений характера пребывания птиц
в Нижегородской области в разные периоды

Причины изменений характера пребывания видов	Число видов, изменивших характер пребывания за период	
	с начала до середины XX века	с середины XX века до 2007 г.
Сокращение ареала и численности	4	6
Расширения ареала и рост численности	14	28
Улучшение изученности орнитофауны	23	8
Регистрация случайных залетов	14	14
ИТОГО:	55	56

Антропогенная трансформация местообитаний для одних видов птиц создает благоприятные условия, способствующие расселению и росту численности, а для других становится важнейшим лимитирующим фактором. Для видов, отрицательно реагирующих на преобразование местообитаний, основным условием выживания становится сохранение малонарушенных природных экосистем. В этом случае чрезвычайно важна также степень фрагментированности естественных местообитаний антропогенной инфраструктурой. Чем большую площадь имеет единый природный массив, тем больше редких видов он сохраняет. Данную зависимость можно проиллюстрировать на примере КОТР международного значения, расположенных в Нижегородской области (табл. 5).

Камско-Бакалдинская группа болот (КОТР № 29) – самый большой в Нижегородской области нефраgmentированный массив

природных экосистем. Здесь обитают все виды крупных хищных птиц, характерные для лесной зоны, и максимально общее число показателей, соответствующих различным критериям выделения КОТР (численность отдельных видов и экологических групп, гнездование птиц, характерных для конкретного биома).

Таблица 5

Значимость IBAs разной площади для видов, связанных с малонарушенными местообитаниями

№№ КОТР*	Площадь КОТР, км ²	Число показателей, отвечающих критериям:				
		всемирным	европейским	федеральным	областным	Итого
58	44,9	2	0	0	1	3
26	133,1	0	1	0	3	4
28	155,9	0	1	0	6	7
2	213,2	2	0	0	5	7
12	217,3	2	0	0	2	4
22	242,0	0	2	0	7	9
51	283,7	2	1	0	7	10
4	296,8	1	1	1	4	7
14	452,9	0	3	1	2	6
37	455,8	0	3	0	8	11
7	490,5	3	1	2	13	19
1	521,4	2	0	2	4	8
15	556,6	1	3	0	4	8
29	3159,9	6	11	3	35	55
Коэффициент корреляции показателей значимости и площади КОТР		0,78	0,94	0,75	0,94	0,97

* Номера КОТР приведены в соответствии с областным каталогом (Бакка и др., 2004).

Согласно общеэкологическому «правилу 10%», сокращение площади естественных природных сообществ для видов наземных позвоночных эквивалентно сокращению энергии низших трофических уровней. Глубокая трансформация более 25-30% площади природных сообществ региона приводит к тому, что виды наземных позвоночных, занимающие верхние трофические уровни, переходят в разряд исчезающих. В Нижегородской области интенсивные рубки леса (с многократным перерубом расчетной лесосеки), торфоразработки и мелиорация болот в середине XX века привели к тому, что все крупные хищные птицы оказались под угрозой исчезновения. Ситуацию усугубила развернутая в 1950-60-е годы кампания по истреблению хищни-

ков. Благодаря природоохранным мерам, принимаемым с начала 1990-х годов (создание основы экологического каркаса, проведение биотехнических мероприятий) численность редких хищных птиц в настоящее время восстанавливается.

Увеличение площади пахотных земель, сформировавшее «антропогенную лесостепь» в лесном Заволжье, позволило серой куропатке и перепелу уже к началу XX века широко расселиться по таежной зоне. Интенсификация и химизация сельского хозяйства в 1960-70-е годы стали причиной значительного сокращения численности этих видов как в лесной, так и в лесостепной зонах. В этот же период наблюдалось падение численности тетерева, полевого и лугового дуней, болотной совы и ряда других видов, характерных для открытых ландшафтов. Резкое уменьшение пестицидного пресса и превращение больших площадей пашни в залежи в 1990-е годы сопровождалось ростом численности видов птиц луго-полевого комплекса. В настоящее время залежи зарастают лесом, и во многих районах наблюдается исчезновение птиц, характерных для открытых местообитаний.

Некоторые птицы на разных стадиях годового жизненного цикла принципиально меняют своё отношение к антропогенному преобразованию местообитаний. Например, серый журавль гнездится на болотах разных типах, предпочитая малонарушенные болотные экосистемы и выступая как настоящий антропофоб. При этом, чем больше площадь болотного массива, тем выше значимость КОТР для данного вида. Серый журавль, гнездящийся на болотах всех типов, – индикатор состояния болотных экосистем. В период интенсивной разработки и мелиорации болот в 1950-70-е гг. его численность быстро сокращалась. Почти полное прекращение добычи торфа и взятие под охрану ключевых мест гнездования позволили этому виду к началу третьего тысячелетия восстановить свою численность. Журавли появились на гнездовании среди зарастающих водоемов на выработанных в 1930-50-е годы торфяных месторождениях.

В предтлетный же период журавли предпочитают кормиться на полях, т.е. связаны с агроландшафтами и ведут себя как частичные синантропы. Условием формирования крупных предтлетных скоплений журавлей и, соответственно, КОТР становится сочетание агроландшафтов с местами, пригодными для ночевки. Значимость КОТР для предтлетных скоплений журавлей определяется не величиной территории, а обилием корма на полях, с одной стороны, и качеством защитных условий места ночевки – с другой. Во второй половине XX века крупные предтлетные скопления журавлей сформировались в местах, где массивы сельхозугодий соседствуют с сохранившимися

болотами. В настоящее время многие предлетные скопления распадаются вслед за прекращением сельскохозяйственного производства на данных территориях.

Различие реакций родственных видов на антропогенное влияние демонстрируют чайковые птицы. Малая крачка гнездится на песчаных пляжах и островах незарегулированных участков крупных рек. Масштабное гидростроительство на таких реках в XX веке сделало видоспецифичные биотопы дефицитными и привело малую крачку на страницы Красной книги России. В этих условиях сохранившиеся незарегулированные участки больших рек почти автоматически приобретают статус КОТР европейского значения для малой крачки. В Нижегородской области выделено 5 таких территорий на р. Оке, 3 – на р. Волге, 2 – на р. Сура и 1 – на р. Ветлуге (Бакка и др., 2004).

Во второй половине XX века шел процесс синантропизации сизой, озерной и серебристой чаек – освоение новых кормов (пищевые отходы города) и заселение новых местообитаний – торфокарьеров (Птицы СССР, 1988). В Нижегородской области основная торфодобыча велась вблизи городской агломерации, что создало особо благоприятные для гнездования чаек условия: обширные гнездовые станции и богатую кормовую базу. На больших водных системах выработанных торфяных месторождений сформировались две КОТР всемирного значения, представляющие собой комплексы поливидовых колоний со сложной пространственной структурой (Молодовский и др., 1990).

Наиболее яркий пример широкого спектра реакций на человека и его хозяйственную деятельность демонстрируют врановые. Галка еще до начала систематических исследований орнитофауны перешла к гнездованию в населенных пунктах и в настоящее время отсутствует в малонарушенных экосистемах. Грач давно адаптировался к жизни в агроландшафтах, его численность и распространение зависят от плотности сельского населения и интенсивности сельскохозяйственного производства. На состоянии гнездовой популяции этого вида отрицательно сказывается как химизация сельского хозяйства, так и прекращение распахивания земель и исчезновение сельских населенных пунктов. Сформировались и урбанизированные гнездовые группировки, которые стали оседлыми, приспособившись к питанию зимой пищевыми отходами.

В последней четверти XX века мы наблюдали процесс последовательной урбанизации у сороки и серой вороны. Сорока интенсивно осваивала территорию Нижнего Новгорода в 1970-80-е годы, а впоследствии из многих районов города была вытеснена вороной, вселившейся на урбанизированную территорию позднее. Ворон в первой

половине XX века избегал близости человека и был малочислен. Адаптировавшись к антропогенным преобразованиям и научившись извлекать из них пользу, к концу XX века он заметно увеличил численность, хотя и не стал постоянным спутником человека.

Сойка – достаточно пластичный лесной вид, успешно адаптирующийся к обитанию в условиях интенсивной лесохозяйственной деятельности. Вместе с тем явных урбанистических тенденций в Нижегородской области она не проявляет. Сойка остается широко распространенным благополучным видом с относительно стабильной численностью. Кукша до настоящего времени является таежным видом, исчезающим из лесных сообществ при интенсивной лесохозяйственной деятельности. Граница ее ареала значительно сдвинулась на север, вид стал крайне редким.

Европейская кедровка постоянно обитает и гнездится на территории Нижегородской области к югу от линии Ковернино – Семенов – Воскресенское, но имеет стабильно низкую численность и нуждается в охране местообитаний (старых хвойных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов с хорошо развитым подлеском из лещины). Во вторичных мелколиственных лесах этот вид отсутствует. Ведет себя европейская кедровка в лесах очень скрытно, контактов с человеком избегает.

Это лишь немногие примеры, иллюстрирующие реакции птичьего населения на антропогенные преобразования природных экосистем.

Заключение

Направление и степень антропогенных преобразований различных экосистем в центре Русской равнины на протяжении последних десятилетий неоднократно менялись. В этих условиях скорость изменения орнитофауны региона увеличивается.

Деятельность человека – ведущий экологический фактор, определяющий формирование орнитофауны региона, влияющий на изменение видового состава, численности и характера пребывания птиц. Ключевыми местообитаниями птиц в результате деятельности человека становятся либо остатки малонарушенных экосистем, либо созданные людьми сочетания условий, ранее не встречавшиеся в природе. Человек способен не только разрушать местообитания, но и эффективно компенсировать отдельные отрицательные воздействия.

Ускоряющиеся изменения местообитаний птиц и орнитофауны региона делают актуальными как постоянные мониторинговые исследования, так и изучение микроэволюционных процессов, например, формирование новых синантропных популяций в ареалах прежде не-

синантропных видов, возникновение новых адаптаций к антропогенным воздействиям, других экологических проявлений эволюции.

Литература

- Бакка С.В., Киселева Н.Ю., 2001. Орнитофауна Нижегородской области в XX веке // Природные условия Керженского заповедника и некоторые аспекты охраны природы Нижегородской области: Труды гос. природн. заповедника «Керженский», т.1. – Н. Новгород. – С.214-237.
- Бакка С.В., Киселева Н.Ю., 2007. Орнитофауна Нижегородской области: динамика, антропогенная трансформация, пути сохранения: Монография. – Н. Новгород: НГПУ. – 124 с.
- Бакка С.В., Киселева Н.Ю., Новикова Л.М., 2004. Ключевые орнитологические территории Нижегородской области: Методическое пособие. – Н. Новгород: Международный Социально-экологический Союз, Экоцентр «Дронг». – 95 с.
- Благосклонов К.Н., 1970. Формирование и динамика фауны птиц большого города на примере Москвы // Мат-лы 5-й Междунар. зоогеограф. конф., ч.2. – Казань. – С.44-45.
- Владышевский Д.В., 1975. Птицы в антропогенном ландшафте. – Новосибирск: Наука. – 199 с.
- Воронцов Е. М., 1967. Птицы Горьковской области. – Горький: Волго-Вятское кн. изд-во - 166 с.
- Кирпичников Б. Д., 1915. Материалы к познанию птиц Костромской губернии // Мат-лы к познанию фауны и флоры Рос. Империи. Отд. зоол., вып.14. – С.380-435.
- Мальчевский А.С., 1981. Орнитологические экскурсии. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып.4. – Л.: Изд-во ЛГУ. – 296 с.
- Молодовский А.В., Бакка С.В., Куликова Е.В., 1990. Структура и организация колониальных поселений чайковых птиц на торфяных карьерах // Совр. пробл. изучения колониальности у птиц: Мат-лы II совещ. по теоретическим аспектам колониальности у птиц.- Симферополь- Мелитополь. – С.87-94.
- Пузанов И. И., Кипарисов Г. П. Козлов Н. И., 1942. Звери, птицы, гады Горьковской области. – Горький. – 432 с.
- Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П., 1955. Животный мир Горьковской области: Позвоночные. 2-е доп. изд.- Горький.- 432 с.
- Серебровский П. В., 1918. Материалы к изучению орнитофауны Нижегородской губернии // Мат-лы к познанию фауны и флоры России. Отд. зоол., вып.15. – С.23-134.
- Хорев Б.С., 1967. Горьковская область: Природа, население, хозяйство. – Горький. – 368 с.

Изменения гнездового населения птиц Приунженской низменности за последние 30 лет (с конца 1970-х по начало 2010-х годов)

Е.С. Преображенская
ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН
voop21@rambler.ru

Changes of breeding bird populations in the Unzha river valley lowland during last 30 years (since the end of 1970s to the beginning of 2010s). – **Preobrazhenskaya E.S.** – Ornithological survey of a pilot territory (~350 km²) located in the south taiga subzone along the Middle Unzha river was carried out in 1978–1980s and repeated in 2008–2010s by the same methods. The influence of human activity was significantly decreased during last 30 years. Secondary forests appeared upon areas of large former fellings and fires; considerable part of farmlands was abandoned and overgrown by forest. Trends of densities of bird species and ecological groups within similar habitats and their total numbers in the pilot areas are analyzed. Despite of probable favorable changes of habitats, total amount of birds did not change. Numbers of synanthropic, scrub, meadow and woodside bird species decreased; while numbers of forest species increased. Trends were various in different landscapes: indexes of the most of species were stable or decreased in interfluvial forest areas, but increased in farmland forest-meadow landscape of the valley. Growth of bird numbers in woods lags behind increase in the wood areas because of poorness of bird populations in young secondary woods. Conditions of habitats outside of the pilot territory apparently bring appreciable negative influence on numbers of some bird species. So, there were revealed 9 species (7% from their total number) which numbers were essentially decreased, but neither species which numbers would increase independently from changes of conditions in the area of surveys.

Key words: bird populations, long-term dynamics, plant succession, anthropogenic influence, southern taiga.

Исследования динамики численности птиц Приунженской низменности начаты нами в конце 1970-х годов. Первым их этапом было орнитологическое обследование окрестностей Костромской биостанции ИПЭЭ РАН, проводившееся по схеме, разработанной Ю.С. Равкиным, в 1978–1980 годах (Равкин, 1967; Равкин, Ливанов, 2008). В соответствии с этой схемой, на модельной территории площадью около 350 кв. км выделены основные типы местообитаний птиц, и в каждом из них в течение 2–3 гнездовых сезонов проведены маршрутные учеты (Преображенская, 1982, 1985). В последующие годы, вплоть до середины 1980-х годов, работы были продолжены путем картирования гнездовых территорий на пикетированных трансектах; их результатом стала подробная характеристика численности и распределения птиц в связи с сукцессионной динамикой фитоценозов (Преображенская, 1998).

Спустя примерно 30 лет, в конце первого десятилетия XXI в., мы повторили маршрутное орнитологическое обследование территории с целью оценить динамику населения птиц.

За прошедшие со времени первого орнитологического обследования 30 лет в характере местности произошли значительные изменения, в целом типичные для российского Нечерноземья. В основном они выразились в существенном уменьшении человеческого присутствия и в последовавших за ним сукцессионных сменах растительности. Так, в лесном ландшафте молодняки и пустоши на месте вырубок и гарей 1960-1970-х годов, занимавшие к началу 1980-х около трети территории, сменились средневозрастными вторичными лесами. Площадь лесов старшего возраста уменьшилась, снизились также объемы рубок и размеры вырубаемых участков. В несколько раз сократилось число жителей в деревнях, к минимуму свелось сельскохозяйственное производство. Значительная часть лугов и полей была заброшена и зарастает лесом и кустарниками. Все эти изменения на первый взгляд благоприятны для птиц. Поэтому мы предположили, что численность и разнообразие птичьего населения на модельной территории за прошедшие 30 лет должны были увеличиться.

Характеристика местности и местообитания птиц

Район работ расположен в подзоне южной тайги, в восточной части Костромской области (Мантуровский и Макарьевский районы). Исследования в оба периода проведены на модельной территории размером около 350 км², включающей лесные ландшафты междуречий на правом и левом берегу р. Унжи, а также долину реки. Территория охватывает в основном участок вдоль р. Унжи от д. Мослово до д. Хлябишино, на север от реки на 10-12 км – до р. Кондобы, и к югу приблизительно на 7-8 км вглубь водораздела – до ур. Кастово.

Ландшафтные условия модельной территории разнообразны, благодаря чему здесь представлены все основные типы характерных для южной тайги местообитаний (Костромское Заволжье, 2001). Правобережье Унжи сложено моренными суглинками, местами перекрытыми песчаными наносами небольшой мощности. Коренным типом растительности для этой местности являются темнохвойные леса с участием широколиственных видов деревьев (в основном липы и клена остролистного), которые в настоящее время в большинстве замещены вторичными мелколиственными и смешанными древостоями. Левобережье – флювио-гляциальная равнина – занято сосновыми лесами. Большую часть его площади составляют молодые леса на месте гарей 1972 г.

Долина и придолинный ландшафт правобережья р. Унжи резко отличаются от междуречий. Они включают хвойно-лиственные пойменные леса с участием липы и дуба (в левобережной пойме р. Унжи), пойменные луга и прирусовые ивняки, сероольхово-вязовые леса правобережных склонов долины, сельскохозяйственные поля, суходольные луга и деревни, тянущиеся полосой вдоль высокого правого склона долины. Разнообразие ландшафтов и растительных сообществ делает окрестности биостанции репрезентативной модельной территорией для мониторинговых исследований.

Используя космические снимки и данные маршрутного обследования и картирования растительности модельной территории, мы составили картосхемы размещения типов местообитаний птиц в 1978-80 и 2008-10 годах. На основании схем была рассчитана площадь местообитаний (табл.1). В их число на междуречьях вошли шесть вариантов суходольных лесов, различающихся по составу древостоя и возрасту. Возраст «взрослых» лесов составлял преимущественно 60-80 лет, молодых – 20-35. Хвойно-лиственными лесами названы вторичные леса из сосны, березы, осины и ели, с участием последней не менее 30%. В осиново-березовых лесах ель в древостое местами тоже присутствовала, но доля ее составляла не более 30%. Во взрослых лесах, кроме сосновых, обычно хорошо развит еловый подрост; напочвенный покров мохово- или травяно-кустарничковый.

Сосняки, распространенные преимущественно в водно-ледниковом ландшафте левобережья, в основном лишены подроста ели. Местами в них есть разреженный второй березовый подъярус. Встречаются как более сухие зеленомошно-брусничные и черничные леса, так и заболоченные кустарничково-сфагновые. Часть лесов выросла на осушенных торфяниках; здесь в древостое местами довольно значительна примесь березы. Молодые сосновые и осиново-березовые леса в 1970-80-х годах обследованы на правобережье р. Унжи, где они сформировались на месте вырубок 1950-60-х годов. В 2000-х годах аналогичные биотопы выделены в левобережном ландшафте, на месте гарей 1972 года; от молодых лесов по рубкам они отличались отсутствием подроста ели. Взрослый сосняк, выросший на месте молодняков по рубкам правобережья и включенный в обследование 2000-х годов, в отличие от левобережных сосняков, обладает обильным еловым подростом.

Отдельно были обследованы смешанные леса в поймах малых рек. Этот тип местообитаний характеризуется наибольшей среди лесов междуречий продуктивностью. Древостой пойменных лесов состоит из ели и лиственных деревьев: осины, березы, липы, серой и черной

ольхи; осоковые и влажнотравные участки низкой поймы чередуются с широколиственными гнилыми. Много кустарников – ив, черемухи и других; есть поляны зарастающих лесных сенокосов, небольшие старичные водоемы.

Таблица 1

Площадь основных типов местообитаний птиц модельной территории в 1970-80-х и 2000-2010-х годах (в км²)

Периоды	1978	2008
Территория в целом		
Взрослые суходольные леса	102,6	139,3
Молодые суходольные леса	51,6	83,0
Пойменные леса и кустарники	24,8	30,9
Необлесенные гари и вырубки	84,0	10,5
Луга, поля и залежи	59,8	59,6
Болота	4,4	4,4
Населенные пункты	4,3	3,8
Водоемы	6,9	6,9
Леса междуречий (без гарей и вырубок)		
Еловые леса взрослые	2,1	0
Хвойно-лиственные леса взрослые	48,9	43,2
Сосняки взрослые	34,0	51,2
Осиново-березовые леса взрослые	16,5	44,9
Сосновые леса молодые	23,3	76,1
Осиново-березовые леса молодые	28,4	6,9
Смешанные леса пойм малых рек	6,7	12,1
Всего	159,9	234,4
Долина и придолинный лесопольный ландшафт		
Пойменные смешанные леса	9,3	10,3
Вязово-ольховые леса склонов	4,5	5,2
Ивняки прирусловых валов	2,8	3,2
Пойменные луга - покосы и выпасы	19,6	6,2
Пойменные луга зарастающие	1	12,3
Суходольные поля и луга	40,6	27,4
Залежи	0	13,7
Деревни	4,3	3,8
Водоемы	6,9	6,9

Обширные пространства на междуречьях в конце 1970-х - начале 1980-х годов занимали гари, образовавшиеся после пожара 1972 г. Они представляли собой заросшие политриховыми мхами пустоши с несомкнутым ярусом молодых деревьев (в основном сосен и берез) высотой менее 1,5 м, с обильным валежником и сухостоем. Только в поймах малых рек распространены были травянистые заросли с участ-

ками кустарников и более высоких лиственных зарослей. Болота на модельной территории занимают небольшие площади; в основной части они кустарничково- или осоково-сфагновые, с разреженным угнетенным древостоем из сосны и березы.

В долине и придолинном ландшафте р. Унжи сосредоточены населенные пункты и сельскохозяйственные угодья – поля, суходольные и пойменные луга. Леса и кустарники занимают здесь около четверти территории. Большая их часть – левобережные хвойно-лиственные леса поймы – также растут в основном на месте бывших лугов, заброшенных в первой половине XX века. В их древостое преобладают береза, осина и липа, к ним примешиваются ель, пихта, вяз, серая и черная ольха, местами дуб. В напочвенном покрове разнотравье чередуется с более сырыми влажнотравными участками; есть открытые травянистые низины. Вязово-сероольховые леса занимают крутые склоны правобережной долины и оврагов, по дну которых текут выпадающие в Унжу ручьи. На поверхность здесь выходят карбонатные юрские глины, обуславливающие высокое плодородие почв и формирование мощного травяного яруса из крапивы, зонтичных, колокольчика широколистного, страусника.

До середины XX века большая часть склонов, занятых в настоящее время ольшаниками, использовалась для выпаса скота. Во время первого обследования возраст леса в основном не превышал 30 лет. Ко времени повторения орнитологических учетов древостой стал старше, увеличилось также количество черемухового подлеска и вязового подроста. Кроме того, во второй половине 1980-х годов началось усыхание и вывал взрослых вязов под влиянием голландской болезни, продолжающееся до настоящего времени. В результате молодые светлые леса с полянами превратились в трудно проходимые заросли с обилием валежа.

Значительные изменения произошли и с нелесными местообитаниями. В 1980-х годах практически все пригодные земли правобережья использовались под посевы, выпас или сенокос, для частных хозяйств сено заготавливали кое-где даже на лесных полянах. Небольшие участки заброшенных лугов встречались лишь на левобережье, но и там большую часть лугов косили. К 2000-м годам сенокосение на пойменных лугах полностью прекратилось; выпас скота в пойме сохранился лишь вблизи более крупных деревень, интенсивность его заметно уменьшилась. Ко времени повторных учетов большая часть прежних разнотравных лугов превратилась в мозаику открытых травянистых участков, зарослей шиповника, отдельных кустов и небольших куртин ивняка; луговое разнотравье частично сменилось

злаковым высокотравьем (из костреца безостого, двукисточника тростниковидного) с участками бодяка полевого. Осоковые низины, занимающие около 20% луговой поймы, частично заросли ивами. Ивняки (из вербы, корзиночной и трехтычинковой ив) на прирусловых песчаных валах в 1970-80-х годах представляли собой в основном густые невысокие заросли, местами вытопанные скотом. К 2000-м годам значительная их часть превратилась в высокотравные распадающиеся ивняки, где высокий разреженный ярус ив постепенно сменяется листовым древостоем.

Вне поймы под поля (распашку) в 1970-80-х годах использовалось около 2/3 нелесной площади, остальное было занято посевами многолетних трав. В период повторного обследования распахивалось лишь 20-30% площади; примерно треть полей сохранила луговой облик. Еще около трети не использовалась в течение 5 и более лет и начала зарастать березняком, молодыми соснами и ивняком (из ивы козьей, чернеющей, пепельной и ушастой). Такие лесолуговые сообщества мы называли залежами и обследовали отдельно. Заброшенные же луга и поля, где древесно-кустарниковый ярус еще не сформировался, объединяли с используемыми сельскохозяйственными землями.

Река Унжа в пределах модельной территории имеет ширину около 200 м; по берегам обширные песчаные наносы чередуются с обрывистыми участками. К концу 1980-х годов был прекращен молевой сплав леса, который активно велся в конце 1970-х – начале 1980-х годов. В настоящее время берега реки, где раньше пасся скот и работали сплавщики, лишь изредка посещаются рыбаками.

Населенные пункты в пределах изучаемой территории вытянуты полосой вдоль высокого правого берега реки; они состоят из деревянных сельских домов с приусадебными огородами. В конце 1970-х - начале 1980-х годов на модельном участке было два крупных скотоводческих комплекса и 5-6 площадок, где содержался молодняк. Много скота было и в частных хозяйствах. К 2000-м годам в крупных деревнях около трети, а в небольших – более половины домов оказались заброшены или стали использоваться лишь в летнее время. Количество скота на фермах и в личных хозяйствах сократилось до минимума; приусадебные участки заброшенных домов заросли высокотравьем и кустарниками.

Методы исследований птичьего населения

Учеты птиц проводились маршрутным методом, с регистрацией всех птиц, обнаруженных как по виду, так и по голосу. Данные пересчитаны на площадь с учетом дальности обнаружения встреченных

особей (Равкин, 1967). Птиц учитывали на произвольных маршрутах, проходивших во все периоды работ в одних и тех же территориальных выделах. Ежегодно в одном типе местообитаний с учетом проходили 15-20 км, преимущественно в течение июня, в 1978-80 г. также во второй половине мая и в начале июля. Учетный километраж старались равномерно распределить по двухнедельным отрезкам.

В оба периода учеты птиц проводились членами биологического кружка «ВООП» при Дарвиновском музее г. Москвы под руководством Е.С. Преображенской. Каждый тип местообитаний и в 1970-80-х, и в 2000-х годах обследовали в течение 2-3 сезонов, с последующим сравнением и усреднением данных разных лет. Для оценки населения птиц конца 1970-х - начала 1980-х годов, кроме данных маршрутных учетов, были использованы также оценки численности воробьиных птиц, полученные путем картирования гнездовых территорий на постоянных трансектах. При этом сравнение показателей плотности массовых видов, полученных методами картирования и маршрутным методом, показало, что значения их сопоставимы, а различия не выходят за рамки межгодовых колебаний обилия.

Наиболее заметные изменения в птичьем населении района работ связаны с сукцессией растительности, вызывающей замену одного типа местообитаний птиц другим. Понятно, что когда на месте только начавшей зарастать гари – моховой пустоши с молодыми деревьями – вырастает лес, или зарастают кустарниками поля, соответственно меняется и состав населения птиц. Такие изменения биотопов очевидны, как и следующие за ними изменения в населении птиц.

Другой тип трансформации среды, немного менее заметный, произошел на изучаемой территории внутри имеющихся типов местообитаний за счет той же сукцессии растительности, снижения интенсивности антропогенного воздействия и т.п. Подобные изменения характерны для вязово-ольховых лесов и ивняков, для водоемов, населенных пунктов. Занятые этими биотопами территориальные выделы остались на месте и принадлежат к тем же типам местообитаний, однако условия обитания птиц в них претерпели определенные изменения.

Еще один тип изменений условий среды, могущий служить причиной различий в плотности и численности птиц – изменения биотопической структуры ландшафта в целом: соотношения площадей разных типов местообитаний, их фрагментация и т.п. Пример таких изменений в нашем случае – сокращение площадей открытых биотопов за счет зарастания гарей, рост площади молодых лесов, сокращение площадей и фрагментация массивов старых лесов.

Наконец, количество птиц может меняться под влиянием причин, лежащих вне изучаемой территории – в местах зимовок и на путях пролета, или же вследствие изменений условий обитания и численности видов в других частях ареала.

Динамика населения птиц конкретных выделов под влиянием сукцессии растительности, приводящей к смене типов местообитаний, в настоящей работе не рассматривается. Для анализа изменений, произошедших по другим причинам, проведено сравнение плотности птиц в аналогичных типах местообитаний, независимо от их местоположения, а также численности на модельной территории в целом и в отдельных ландшафтах, существовавшие «тогда» и «сейчас». Численность рассчитывали, пользуясь данными о площади разных типов местообитаний. Характеризуя обилие видов, мы опирались на балльную шкалу А.П. Кузюкина: виды, чья плотность составляла в предпочитаемых ими местообитаниях больше 10 особей на 1 кв. км, называли многочисленными, единицы особей на 1 кв. км – обычными, менее единицы – редкими. Выделяли также виды, встречающиеся единично, с обилием менее 0,1 особи на 1 кв. км. При сравнении численности в разные периоды исследований для редких и единично встреченных видов пользовались также показателями встречаемости – долей проб птичьего населения, в которых вид был отмечен (одна проба – один тип местообитаний в один сезон исследований). Достоверность сравнения для видов с разным уровнем численности и размахом ее колебаний неодинакова; для ряда малочисленных видов оценка носила скорее экспертный, чем количественный характер. Однако анализ всего массива показателей позволяет оценить общие тенденции динамики птичьего населения и численности видов.

Результаты

За весь период учетов в гнездовое время на изучаемой территории встречено 146 видов птиц. Для 125 из них определены различия показателей плотности и численности в 1970-80-х и 2000-х годах. Все виды условно разделены на 4 экологические группы: лесные, затем кустарниковые, луговые и опушечные, которых рассматривали вместе, а также околородные и синантропные.

Лесные птицы. Площадь лесов на модельной территории с 1970-1980-х к 2000-м годам возросла в 1,5 раза, поэтому естественно было ожидать и роста численности лесных видов птиц. Действительно, численность 30 из 48 лесных видов, для которых было проведено сравнение показателей, за прошедшие годы увеличилась. Для 11 видов было отмечено снижение численности, а у 7 она существенно не изме-

нилась. Сравнивая показатели плотности (число особей на 1 кв. км) в аналогичных местообитаниях лесных ландшафтов, мы установили, что у 22 видов существенных изменений не произошло, у 18 – плотность уменьшилась и у 8 – увеличилась.

Понятно, что виды, чьи показатели плотности уменьшились, – те, численность которых в целом по территории снизилась или осталась без изменений, несмотря на увеличение площади лесов. Прежде 13 из них входили в число многочисленных или обычных. Это большой пестрый дятел, лесная завирушка, горихвостка-лысушка, белобровик, теньковка, зелёная пеночка, желтоголовый королёк, пухляк, большая синица, овсянка-ремез, юрок, чиж, иволга.

Для белобровика, кроме снижения плотности, отмечено изменение за прошедший период преобладающего типа песни. Так, в 1970-80-х годах большая часть птиц использовала в первой части песни четырехсложный свист или два слога – свист и трель (ии – rrrrrr), а в 2000-е годы преобладала семисложная понижающаяся гамма.

Еще 5 видов относятся к встречающимся изредка или единично: клинтух, вяхирь, горлица, чёрный и трехпалый дятлы. Два из них – клинтух и горлица – в 2000-е годы в учетах не отмечены. Овсянка-ремез, бывшая в 1970-80-х обычным видом, зарегистрирована в учетах только в 2008 г. и не встречалась в два последующих сезона. Юрок, ранее гнездившийся, в 2000-х встречен только на пролете. Очевидных причин снижения обилия этих видов, связанных с условиями их местообитаний на модельной территории, в гнездовой период не выявлено. По-видимому, падение их численности связано с процессами, происходящими в других частях ареалов или же вне сезона размножения.

Увеличение показателей плотности в аналогичных местообитаниях отмечено для двух обычных видов – дерябы и мухоловки-пеструшки. Остальные виды относятся к редким: глухарь, вертишейка, белоспинный дятел, или отмеченным единично: глухая кукушка, таловка, кукушка. Последние три вида в 1970-80-е годы во время учетов не встречены. Интересно отметить, что, несмотря на увеличение показателей обилия мухоловки-пеструшки, доля заселенных ею искусственных гнездовий на модельной территории не увеличилась. Степень роста обилия всех лесных видов невелика. В качестве ее возможных причин можно предполагать увеличение возраста лесов и структуры древостоя на модельной территории (для мухоловки-пеструшки), площади лесов и снижение антропогенного пресса (для глухаря). Однако, как и для видов, чье обилие снизилось, причины динамики не очевидны.

Среди лесных птиц, чьи показатели плотности в аналогичных местообитаниях не изменились, а численность в целом в лесном ланд-

шафте возросла, преобладают многочисленные и обычные виды. К ним относятся рябчик, кукушка, крапивник, зарянка, чёрный и певчий дрозды, пересмешка, черноголовая славка, пеночка-трещотка, серая и малая мухоловки, ополовник, московка, хохлатая синица, пищуха, зяблик, клёст-еловик, снегирь. Для многих из этих видов характерен также рост плотности и численности в долинном ландшафте, вызванный сукцессией местообитаний.

Кустарниковые, луговые и опушечные птицы. Площадь лесных местообитаний на модельной территории за прошедший период заметно уменьшилась за счет зарастания гарей 1972 г. и превращения их в леса. В то же время, условия обитания для большинства кустарниковых и опушечных видов в долинном ландшафте улучшились в результате снижения антропогенной нагрузки на сельскохозяйственные угодья и последующей сукцессии растительности на них. Поэтому характер изменения показателей обилия кустарниковых, луговых и опушечных птиц в лесных ландшафтах и в долинном ландшафте р. Унжи различен.

В лесном ландшафте из 24 видов, для которых была рассмотрена динамика плотности, у 10 показатели остались без изменений, у 11 снизились и только у 3 увеличились. Рост плотности в лесном ландшафте отмечен для осоеда, коростеля (который стал чаще встречаться по луговинам в поймах малых рек) и садовой камышевки. Снижение плотности – для канюка, полевого луня, чёрного стрижа, белой трясогузки, лесного конька, соловья, серой славки, славки-завирушки, веснички, зеленушки, ворона. Снижение плотности видов, предпочитающих нелесные биотопы, в лесном ландшафте связано, во-первых, с уменьшением количества мелких фрагментов с пригодными для их жизни условиями в массивах лесов. Его причиной служит сокращение хозяйственной деятельности в лесном ландшафте: уменьшение количества и площади вырубок, рейдерных лесовозных дорог и т.п. (наиболее значимо для белой трясогузки, серой славки).

Вторая причина – сокращение общей площади пригодных для видов местообитаний, общее снижение численности видов на модельной территории или их концентрация в долинном ландшафте из-за уменьшения антропогенного воздействия на среду (канюк, полевой лунь, зеленушка, ворон). Однако этих причин, на наш взгляд, недостаточно для объяснения значительного уменьшения в лесах плотности таких массовых видов, как лесной конек и весничка. Так, показатель плотности веснички в среднем по лесным местообитаниям сократился с 52 особей на 1 км² в 1970-80-х годах до 15 в 2000-х; в отдельных биотопах плотность уменьшилась в 3-6 раз. Показатели плотности

лесного конька в сосновых лесах сократились в 1,5 раза (с 39 до 25 особей на 1 кв. км), в хвойно-лиственных и лиственных – в 5 раз (с 27 до 5 особей).

Отчасти эти изменения могут быть связаны изменениями возраста и структуры древостоя. Но показатели плотности снизились и в аналогичных в оба периода, оптимальных для видов местообитаниях – молодых сосновых и лиственных лесах. Маловероятна связь также между изменениями условий в районе работ и снижением обилия у соловьев, которые практически перестали встречаться в лесном ландшафте, и исчезновения славки-завирушки, не встреченной на гнездовании в 2000-х годах.

Рассматривая численность кустарниковых, луговых и опушечных птиц в лесном ландшафте, мы отмечаем снижение как показателей для подавляющего большинства видов (23 из рассмотренных 29), так и суммарной численности всех видов.

В долинном ландшафте из 48 видов, для которых был проведен анализ, рост показателей плотности в аналогичных местообитаниях характерен для 21 вида; не изменился уровень показателей 15 видов, снизился – у 5 (из них 2 вида практически исчезли). 7 видов отмечены только в 2000-х годах. Если рассматривать численность в долинном ландшафте, то оказывается, что у 36 видов она возросла (включая те 7, которые не были обнаружены в 1970-80-х годах), у 4 осталась без изменений, и у 8 видов снизилась. Таким образом, в долинном ландшафте преобладала тенденция роста численности и плотности видов птиц, принадлежащих к кустарниковой, луговой и опушечной экологическим группам.

Среди птиц, чьи показатели плотности и численности в долинном ландшафте увеличились, большинство видов – обитатели кустарниковых зарослей и древесных молодняков, входящие в экологическую группу кустарниковых видов. В их числе из многочисленных и обычных птиц соловей, жулан, речной сверчок, барсучок, садовая и болотная камышевки, садовая и серая славки, весничка, чечевица; из редких и встречающихся единично – варакушка и обыкновенный сверчок. Не изменились среди обитателей кустарников показатели плотности лишь у камышевой овсянки.

Тенденции динамики обилия видов, входящих в группы луговых и опушечных птиц различны. Больше стало чёрного коршуна, лугового и болотного луней, перепела, тетерева, коростеля, лугового конька, щегла и дубоноса. Заметно увеличилась, без изменений плотности, за счет роста площади благоприятных местообитаний численность лесного конька, лугового чекана и рябинника. Не изменилась

плотность в аналогичных местообитаниях и при этом осталась прежней или немного возросла численность канюка, полевого луня, чиби́са, бекаса, чёрного стрижа, полевого жаворонка. Среди видов, отмеченных в 2000-х годах впервые, два – бормотушка и ястребиная славка – появились в конце 1980-х и к 2000-м стали обычными. Из остальных впервые появившихся видов четыре – осоед, чеглок, большой кроншнеп и большой веретенник – в 2000-х относились по уровню плотности к числу редких, и один – желтоголовая трясогузка – отмечен единично.

Снижение численности птиц, предпочитающих луговые и кустарниковые местообитания в долинном ландшафте, по большей части обусловлено уменьшением хозяйственной деятельности человека и связанными с ним изменениями растительности. К видам, чье обилие сократилось по этим причинам, относятся птицы, для которых неблагоприятно снижение выпаса и замена низкотравных лугов высоко-травными зарослями, а также птицы, ведущие «частично синантропный» образ жизни. Это желтая и белая трясогузки, обыкновенная овсянка, зеленушка, коноплянка, ворон.

С сукцессией растительности и уменьшением антропогенного пресса в районе работ не связано исчезновение двух видов – дубровника и славки-завирушки. Дубровник, который в 1970-80-х годах входил на лугах поймы Унжи в число многочисленных видов, в 2000-х отмечен лишь однажды, в июне 2008 г. Отчасти его исчезновение можно было бы объяснить зарастанием лугов. Однако он пропал и там, где характер луговой растительности не изменился. Славка-завирушка, входившая в число редких видов, в 2000-х годах в гнездовое время не отмечена ни в лесном, ни в долинном ландшафтах. Вероятнее всего, исчезновение этих птиц, как и снижение плотности ряда лесных видов, связано с условиями на путях пролета и в местах зимовок.

В целом по модельной территории за прошедшие 30 лет увеличилась численность примерно половины видов кустарниковых, луговых и опушечных птиц. Произошло это в основном за счет сукцессии растительности – зарастания полей и лугов – в долинном ландшафте. Численность примерно трети видов снизилась; среди них в основном птицы, населявшие зарастающие гари: бекас, черный стриж, лесной конек, жулан, луговой чекан, весничка, а также виды, на обилии которых неблагоприятно сказались сукцессии и уменьшение хозяйственной деятельности в долинном ландшафте. Численность веснички и лесного конька снизилась в значительной степени также за счет уменьшения их обилия (плотности видового населения) в лесах.

Околоводные птицы. Околоводных птиц на модельной территории немного, в основном они обитают на р. Унге и водоемах ее

поймы, а также на малых реках лесного ландшафта. Небольшая часть видов селится также на мелких водоемах, вкрапленных в другие местообитания и имеющих в основном антропогенное происхождение. Это обводненные придорожные кюветы, подпруженные мелиоративные каналы, участки небольших лесных болот и т.п. В последнее время, в связи со снижением антропогенного воздействия, мелких лесных водоемов стало меньше, значительная часть их заболотилась и заросла. В то же время, снижение фактора беспокойства и нарушений местообитаний в пойме р. Унжи и по ее берегам благоприятно отразилось на численности ряда видов. Так, из 17 околородных видов, для которых мы проследили динамику, увеличилось обилие 6, не изменилось – 10 и уменьшилось – 2. Два вида, численность которых сократилась – черныш и большой улит, – большей частью обитали на небольших водоемах лесного ландшафта. К видам, чья численность увеличилась, относятся кряква, гоголь, перевозчик, сизая и озёрная чайки, береговая ласточка. Не изменились показатели обилия чирков свистунка и трескунка, широконоски, хохлатой чернети, скопы, малого зуйка, кулика-сороки, речной и малой крачек.

Синантропные птицы. Синантропные виды птиц на модельной территории сосредоточены в долинном ландшафте, в деревьях вдоль правого высокого склона долины р. Унжи и на прилегающих к ним сельскохозяйственных землях. За последние 30 лет их суммарная численность сократилась вдвое. Причиной послужило существенное уменьшение людского населения деревень и сельскохозяйственного производства. Среди 11 видов синантропов обилие снизилось у 7, не изменилось – у трех; один вид – горихвостка-чернушка – зарегистрирован единично только в 2000-х годах. Сильнее всего снизились показатели обилия (число особей на единицу площади) и численность массовых видов, чье существование в значительной степени связано со скотоводческими комплексами: сизого голубя (в 3-5 раз), домового и полевого воробья (в 2-4 раза), галки (в 4 раза) и серой вороны (в 10 раз). В 2000-х годах не отмечены грачи, которые в 1970-80-х годах на модельной территории не гнездились, но изредка встречались кочующими на полях. Численность деревенской ласточки снизилась меньше, чем у остальных видов (в 1,5 раза); не изменились показатели обилия городских ласточек, скворца и сороки.

Общая плотность и численность населения птиц. В таблицах 2 и 3 приведены значения плотности птичьего населения в аналогичных типах местообитаний в 1970-80-х и 2000-х годах. Уровень плотности лесных птиц в разных типах лесов междуречий в основном не из-

менился. Различия, которые мы обнаруживаем во взрослых и молодых сосновых лесах и в молодых осиново-березовых лесах связаны с локальными особенностями лесных массивов и сукцессионными изменениями растительности. Так, учеты в молодняках в 1970-80-е годы проводились на правом берегу р. Унжи, где эти леса сформировались на месте вырубок; в 2000-х – на левобережье, на месте гарей 1972 г. Молодые леса на месте гарей отличаются более простой ярусной структурой, прежде всего, практически полным отсутствием елового подроста. Это и обусловило сравнительно низкую численность лесных птиц. Во взрослых сосновых лесах наблюдалась обратная картина: в 2000-х годах подрост ели стало больше. Отчасти это связано с сукцессионными изменениями, отчасти – с переходом во взрослую стадию сосняков правобережья, где еловый подрост исходно был более обилен.

Таблица 2

Плотность населения птиц разных экологических групп в лесных биотопах в 1970-80-х и в 2000-х годах (особей/км²)

Биотоп	Смешанные леса		Осиново-березовые взрослые леса		Сосняки взрослые		Сосняки молодые		Осиново-березовые молодые леса	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Лесные	414	407	383	407	248	318	315	246	238	246
Кустарниковые, луговые и опушечные	61	34	54	35	79	51	134	68	140	49
Околоводные	2	2	0,5	3	2	1	1	2	1	0,3
Синатропные	0,2	0	0,01	0	0,8	0,2	0,1	0	0,1	0
Всего	477	443	437	444	330	370	450	317	380	295

Примечание. Здесь и далее: **I** – 1970-80-е годы, **II** – 2000-е годы.

Плотность кустарниковых, луговых и опушечных птиц во всех лесных местообитаниях заметно снизилась. В основном это произошло за счет уменьшения обилия лесных коньков и весничек, которое уже обсуждалось выше. Не изменилось количество околоводных птиц; синатропные виды, которых и так было немного, практически полностью исчезли. Суммарная плотность птичьего населения лесов в целом немного снизилась, в основном за счет уменьшения обилия кустарниковых, луговых и опушечных птиц.

В населении птиц долинного ландшафта произошли более заметные изменения, в основном обусловленные сукцессией раститель-

ности. Количество лесных птиц в большинстве местообитаний увеличилось. В нелесных биотопах, кроме того, стало больше кустарниковых и опушечных птиц. В вязово-ольховых лесах склонов долины и оврагов количество кустарниковых, луговых и опушечных птиц, наоборот, уменьшилось в связи с увеличением возраста и сомкнутости древостоя. Плотность околородных птиц в лугах и ивниках увеличилась, в основном за счет береговых ласточек. Синантропных птиц в большинстве местообитаний стало меньше. Суммарная плотность населения птиц заметно увеличилась в лугах и ивниках, практически не изменилась в полях, не изъятых из сельскохозяйственного использования, и снизилась в вязово-ольховых лесах и в деревьях.

Таблица 3

Плотность населения птиц разных экологических групп в биотопах долинного ландшафта в 1970-80-х и в 2000-х годах (особей/км²)

Биотоп	Вязово-ольховые леса		Ивники прирусловых валов		Луга с кустарниками		Поля-перелески		Деревни	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Лесные	370	440	141	274	14	27	23	6	27	78
Кустарниковые, луговые и опушечные	453	207	229	470	204	402	171	179	88	310
Околородные	3	6	15	32	38	141	29	2	0,5	4
Синантропные	33	7	32	4	54	23	84	94	1244	459
Всего	859	659	417	779	310	592	307	281	1360	850

На численность птиц модельной территории и ее динамику за прошедшие 30 лет значительное влияние оказывают изменения площади местообитаний. Так, территория, занятая лесами, за этот период увеличилась в 1,5 раза, площадь же нелесных биотопов за счет зарастания гарей сократилась в 2 раза. Можно было бы предположить, что численность кустарниковых, луговых и опушечных видов также значительно снизится. Однако уменьшение площадей открытых биотопов оказалось скомпенсировано ростом плотности птичьего населения в долинном ландшафте, и суммарная численность птиц кустарниково-луговой группы уменьшилась лишь на четверть (табл.4).

Рост численности лесных птиц тоже оказался меньшим, чем можно было бы предполагать, исходя из прироста лесных площадей, вследствие низкой плотности птиц в молодых лесах на месте гарей 1972 г. Численность околородных птиц немного увеличилась, а синантропных – стала заметно меньше. Общее же количество птиц на мо-

дельной территории за прошедшие 30 лет практически не изменилось (различия суммарных показателей за два периода учетов составили менее 5%).

Таблица 4

Численность птичьего населения модельной территории
в 1970-80-х и 2000-х годах (тыс. особей)

Ландшафт	Лесной		Придолинный		По всей территории	
Период	1978-80	2008-10	1978-80	2008-10	1978-80	2008-10
Лесные	61,6	80,8	3,7	5,2	65,3	86,0
Кустарнико- вые, луговые и опушечные	35,5	16,1	14,1	21,9	49,6	38,0
Околоводные	1,2	1,0	2,2	2,6	3,3	3,6
Синатропные	2,1	1,1	9,2	5,6	11,3	6,7
Всего	100,4	98,9	29,2	35,3	129,6	134,3

Выводы

Таким образом, уменьшение человеческого присутствия и хозяйственной деятельности на модельной территории и связанные с ними сукцессионные изменения растительности не привели к росту численности птичьего населения. Изменилась его структура: доля лесных птиц в общей численности увеличилась с 50 до 64%, кустарниковых, луговых и опушечных – сократилась с 38 до 28%, синатропных – с 9 до 5%. Различия оказались меньше, чем можно было предполагать исходя из изменений местообитаний птиц.

Причин, по которым не произошло увеличения численности птиц, несмотря на, казалось бы, благоприятные для этого условия, несколько. Во-первых, леса, выросшие на месте гарей 1972 г., характеризуются сравнительно низкой численностью лесных видов птиц, в основном из-за упрощенной ярусной структуры древостоев. Во-вторых, формирование массивов вторичного леса на месте обширных вырубок и гарей в сочетании со снижением хозяйственной деятельности в лесах привело к уменьшению пространственной мозаичности, что повлекло за собой снижение численности луговых и опушечных птиц в лесном ландшафте. Наконец, показатели обилия ряда видов за прошедшие 30 лет снизились по причинам, не связанным с изменениями условий их обитания в гнездовое время в районе работ.

Мы насчитали 9 видов, снижение показателей обилия которых частично или полностью не удастся объяснить изменениями местообитаний на модельной территории. Эти виды составляют около 7% всех птиц, для которых рассмотрена динамика обилия за прошедшие 30 лет;

около половины из них входят (или входили) в число обычных и многочисленных. В то же время мы не обнаружили ни одного вида, чья численность заметно увеличилась бы по причинам, не связанным с условиями его обитания на модельной территории.

Литература

- Костромское Заволжье. Природа и человек. Эколого-социальный очерк / Л. Ханс, Э.К. Бун, В.Н. Солнцев и др. (ред.). - М.: ИПТЭЭ РАН, 2001. - 200 с.
- Преображенская Е.С., 1982. Меридиональная изменчивость летнего населения птиц южной тайги // Размещение и численность позвоночных Сибири. - Новосибирск: Наука. - С.48-69.
- Преображенская Е.С., 1985. Южная тайга Волжско-ветлужского полесья // Пространственно-временная динамика животного населения. - Новосибирск: Наука. - С.20-34.
- Преображенская Е.С., 1998. Экология воробьиных птиц Приветлужья. - М.: КМК Scientific press Ltd. - 200 с.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. - Новосибирск: Наука. - С.66-75.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография. - Новосибирск: Наука. - 204 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список видов птиц, обнаруженных в гнездовое время
на модельной территории, их обилие и тенденции динамики

Обозначения:

Период: I – 1978-1980 (85) гг.; II – 2008-2010 гг.

Балльные оценки плотности: ед – единичные встречи; редк (р) – вид редок; об – обычен; мн (м)1 – многочислен до 30 ос./1 км²; мн2 – более 30 ос./1 км². Два обозначения через дефис характеризуют колебания показателей по годам и (или) биотопам.

Тенденции динамики: од – изменений нет; сн – уменьшение; ув – увеличение показателей; исч – вид исчез, нов – появился; ? – тенденции не ясны. Если приведены два обозначения через дефис, первое относится к лесному ландшафту, второе – к долинному.

Показатель обилия	Плотность в предпочитаемых биотопах			Численность на модельной территории				
	Балльная оценка		Тенденция динамики	Число особей		Тенденция динамики		Всего
Период	I	II		I	II	Ландшафт Лесной	Долин- ный	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ardea cinerea.</i>	нет	ед	?	0	<10	?		
<i>Anas platyrhynchos</i>	об	об	ув?	110	250	од	ув	ув
<i>A. crecca</i>	об	об	од	55	65	од	од	од
<i>A. acuta</i>	редк	нет	?	<10	0	?		
<i>A. querquedula</i>	редк	редк	од	30	15	од	од	од
<i>A. clypeata</i>	редк	редк	од	10	10		од	од
<i>Aythya fuligula</i>	редк	редк	од	25	35	од	од	од
<i>Bucephala clangula</i>	нет	редк	ув	0	40	ув	ув	ув
<i>Pandion haliaetus</i>	ед	ед	од	<10	<10		од	од
<i>Pernis apivorus</i>	нет	редк	ув	0	8	ув	ув	ув
<i>Milvus migrans</i>	нет	редк	ув	<10	16		ув	ув
<i>Accipiter gentilis</i>	редк	редк	од	<10	<10	од		од
<i>A. nisus</i>	ед	ед	?	<10	<10	од	од	од
<i>Buteo buteo</i>	редк	редк	сн-ув	50	40	сн	ув	од
<i>Circus cyaneus</i>	редк	редк	сн?	85	45	сн	сн	сн
<i>C. pygargus</i>	нет	редк	нов	0	15		ув	ув
<i>C. aeruginosus</i>	нет	редк	нов	0	6		ув	ув
<i>Falco tinnunculus</i>	редк	нет	исч	<10	0		сн	сн
<i>Falco subbuteo</i>	нет	редк	ув	0	<10		ув	ув
<i>Coturnix coturnix</i>	нет	редк	нов	0	10		ув	ув
<i>Tetrao urogallus</i>	редк	редк	ув?	90	350	ув		ув

156 Материалы XIII Международной орнитологической конференции

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lyrurus tetrrix</i>	редк	редк	од-ув	220	300	од	ув	ув
<i>Tetrastes bonasia</i>	об	об	од	800	860		од	од
<i>Crex crex</i>	об	об	ув	480	750	од	ув	ув
<i>Porzana porzana</i>	нет	ед	?	0	<10		?	
<i>Charadrius dubius</i>	об	об	од	20	10		од	од
<i>Vanellus vanellus</i>	мн1	мн1	од	1260	1300	сн	ув	од
<i>Haematopus ostralegus</i>	об	об	од	20	20		од	од
<i>Tringa ochropus</i>	об	об	од	870	620	сн	сн	сн
<i>T. glareola</i>	редк	нет	?	30	0		?	
<i>T. nebularia</i>	редк	редк	сн?	55	10	сн	сн	сн
<i>T. totanus</i>	нет	ед	?	0	0		?	
<i>Actitis hypoleucos</i>	мн1	мн1	ув	300	370	ув	ув	ув
<i>Xenus cinereus</i>	ед	нет	?	<10	0		?	
<i>Philomachus pugnax</i>	ед	нет	?	20	0		?	
<i>Gallinago gallinago</i>	редк	редк	од	843	229	сн	од	сн
<i>Scolopax rusticola</i>	редк	редк	од	70	90	сн	ув	од
<i>Numenius arquata</i>	нет	редк	нов	0,0	50		ув	ув
<i>Limosa limosa</i>	нет	редк	ув	<10	30		ув	ув
<i>Larus canus</i>	об	мн1	ув	100	150		ув	ув
<i>L. argentatus</i>	нет	редк	?	0	<10		?	
<i>L. ridibundus</i>	ед	об	ув	<10	35		ув	ув
<i>Sterna hirundo</i>	мн1	мн1	од	45	40		од	од
<i>S. albifrons</i>	об	об		10	10		од	од
<i>Columba livia</i>	мн 2	об	сн	267	30		сн	сн
<i>C. oenas</i>	ед	нет	исч	<10	0	сн		сн
<i>C. palumbus</i>	редк	редк	сн?	270	60	сн	сн	сн
<i>Streptopelia turtur</i>	об	нет	исч	640	0	сн	сн	сн
<i>Cuculus canorus</i>	об	об	од	990	1450	ув	ув	ув
<i>C. optatus</i>	нет	ед	нов?	0	20	нов		нов
<i>Bubo bubo</i>	нет	ед	?	0	<10		?	
<i>Strix aluco</i>	ед	нет	?	20	0		?	
<i>Asio flammeus</i>	нет	ед	?	0	<10		?	
<i>Caprimulgus europaeus</i>	об	об	од	40	200	ув		ув
<i>Apus apus</i>	об	об	сн-од	1100	720	сн	ув	сн
<i>Jynx torquilla</i>	ед	редк	од-ув	10	50	од	ув	ув
<i>Dryocopus martius</i>	редк	редк	сн?	110?	60	сн		сн
<i>Picus canus</i>	ед	нет	?	<10	0		?	
<i>Dendrocopos major</i>	об	об	сн-од	1600	800	сн	од	сн
<i>D. leucotos</i>	редк	редк	ув?	<10	50		ув	ув
<i>D. minor</i>	редк	редк	од	80	100	од	од	од
<i>Picoides tridactylus</i>	редк	редк		70	40	сн?	од	сн?
<i>Lullula arborea</i>	ед	нет	?	60?	0	сн		сн
<i>Alauda arvensis</i>	мн 1	мн1	од	1500	1700	сн	ув	од
<i>Riparia riparia</i>	мн2	мн2	ув	1600	1900		ув	ув

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Hirundo rustica</i>	мн2	мн2	од	800	584		од	од
<i>Delichon urbica</i>	мн1	мн1	од	20	50		од	од
<i>Motacilla flava</i>	мн1-2	мн1	сн	1860	600	сн	сн	сн
<i>M. citreola</i>	нет	ед	нов?	0	<10		ув?	ув?
<i>M. alba</i>	мн1	об-мн	сн	3800	800	сн	сн	сн
<i>Anthus trivialis</i>	мн1-2	мн1-2	сн	8500	6400	сн	ув	сн
<i>A. pratensis</i>	ед	ед	?	<10	30		ув?	ув?
<i>A. cervinus</i>	ед	нет	?	20,0	0		?	
<i>Lanius collurio</i>	р-об	об	ув?	2700	540	сн	ув	сн
<i>L. excubitor</i>	ед	нет	?	10?	0		?	
<i>Troglodytes troglodytes</i>	об	об	од	190	290	ув		ув
<i>Prunella modularis</i>	об	об	сн?	650	360	сн		сн
<i>Erithacus rubecula</i>	мн1	мн1	од-ув	4700	6000	ув	ув	ув
<i>Luscinia luscinia</i>	мн1-2	мн1-2	сн-ув	440	770	сн	ув	Ув
<i>L. cyane</i>	нет	редк	?	0	20		ув?	ув?
<i>Phoenicurus ochruros</i>	нет	ед	нов	0	<10		ув	Ув
<i>Ph. phoenicurus</i>	об-м1	р-об	сн	980	700	сн		Сн
<i>Saxicola rubetra</i>	мн1-2	мн1-2	од	2200	1550	сн	ув	Сн
<i>S. torquata</i>	ед	нет	?	70?	0		?	
<i>Oenanthe oenanthe</i>	об	об	од	112	56	сн	сн	Сн
<i>Turdus merula</i>	р-об	р-об	од	210	320	ув	ув	Ув
<i>T. pilaris</i>	об-м1	об-м1	од	990	1600	ув	ув	Ув
<i>T. iliacus</i>	об-м1	об-м1	сн?	3300	840	сн	сн	Сн
<i>T. philomelos</i>	об	об	од	402	1103	ув	ув	Ув
<i>T. viscivorus</i>	редк	об	ув	76	288	ув		Ув
<i>Locustella fluviatilis</i>	редк	мн1	ув	180	850	од	ув	Ув
<i>L. naevia</i>	ед	редк	ув?	<10	10		ув	Ув
<i>Acrocephalus palustris</i>	об-м1	мн1-2	ув	540	1300		ув	Ув
<i>A. dumetorum</i>	мн1-2	мн1-2	ув	1000	2000	ув	ув	Ув
<i>A. schoenobaenus</i>	об-м1	мн1-2	ув	370	570	сн	ув	Ув
<i>Hippolais icterina</i>	об	об	од-ув	380	507	од	ув	Ув
<i>H. caligata</i>	нет	об-м1	нов	0	600		нов	Нов
<i>Sylvia nisoria</i>	нет	об	нов	0	90		нов	Нов
<i>S. borin</i>	мн1	мн1-2	од-ув	4200	3700	сн	ув	од
<i>S. atricapilla</i>	об-м1	об-м1	од-ув	1713	2659	ув	ув	ув
<i>S. communis</i>	об-м1	мн1-2	сн-ув	2000	2700	сн	ув	ув
<i>S. curruca</i>	об-р	нет	исч	220	0	сн	сн	сн
<i>Phylloscopus trochilus</i>	мн2	мн2	сн-ув	8700	4450	сн	ув	сн
<i>Ph. collybita</i>	мн1	мн1	сн	2450	2250	сн?	ув	сн?
<i>Ph. sibilatrix</i>	об-м2	мн1	од?	3350	5500	ув		ув
<i>Ph. borealis</i>	ед	ед	ув?	<10	15	ув?		ув?
<i>Ph. trochiloides</i>	мн2	мн1	сн	6150	5950	од	од	од
<i>Regulus regulus</i>	об-м1	об	сн	1500	1100	сн		сн
<i>Muscicapa striata</i>	об	об	од-ув	570	2650	ув	ув	ув

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ficedula hypoleuca</i>	об	мн1	ув	590	2250	ув	ув	ув
<i>F. parva</i>	об	об	од	900	1300	ув	од	ув
<i>Aegithalos caudatus</i>	об	об		360	1200	ув	ув	ув
<i>Parus montanus</i>	м1-2	мн1	сн	4450	3600	од?	од	од?
<i>P. ater</i>	р-об	р-об	од	150	520	ув		Ув
<i>P. cristatus</i>	об-м1	об-м1	од	660	1480	ув		Ув
<i>P. major</i>	об-м1	об-м1	сн-од	870	910	сн	ув	Од
<i>P. caeruleus</i>	редк	редк	од	<10	50		ув	Ув
<i>Sitta europaea</i>	ед	редк	ув?	<10	30		ув?	ув?
<i>Certhia familiaris</i>	р-об	р-об	од	75	440	ув	ув?	Ув
<i>Emberiza citrinella</i>	об-м1	об-м1	од	2560	850	сн	сн	
<i>Ocyris rusticus</i>	об	редк	сн	520	320	сн		Сн
<i>O. aureolus</i>	мн1	ед	сн	560	<10		сн	Сн
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	мн1	мн1	од	540	470	од	од	Од
<i>Fringilla coelebs</i>	мн2	мн2	од-ув	21800	35300	ув	ув	Ув
<i>F. montifringilla</i>	об	ед	сн	320	15	сн		Сн
<i>Chloris chloris</i>	об-м1	об	сн-од	220	40	сн	сн	Сн
<i>Spinus spinus</i>	об-м1	об-м1	од	1854	1865	од	од	Од
<i>Carduelis carduelis</i>	об	об-м1	од	40	150		ув	Ув
<i>Acanthis flammea</i>	ед	нет	?	60	0		?	
<i>A. cannabina</i>	об-р	редк	сн	290	20		сн	Сн
<i>Carpodacus erythrinus</i>	об-м1	мн1-2	од-ув	1600	2900	сн	ув	Ув
<i>Loxia curvirostra</i>	ед-об	ед-об	од	940	1500	ув	ув	Ув
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	об	об	од	420	490	ув?	ув?	ув?
<i>Coccothra. coccothraustes</i>	ед	редк	ув?	<10	50	ув	ув	Ув
<i>Passer domesticus</i>	мн2	мн1	сн	390	70		сн	Сн
<i>P. montanus</i>	мн2	мн2	сн	820	380		сн	Сн
<i>Sturnus vulgaris</i>	мн2	мн2	од	1280	1240		од	Од
<i>Oriolus oriolus</i>	об	редк	сн	630	280	сн	сн	Сн
<i>Garrulus glandarius</i>	редк	редк	од	150	210	ув		Ув
<i>Perisoreus infaustus</i>	нет	ед	нов?	0	80	ув		ув
<i>Pica pica</i>	об	об	од	290	320	сн	ув	од
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	ед	нет	?	<10	0		?	
<i>Corvus monedula</i>	мн2	мн2	сн	4350	2600		сн	сн
<i>Corvus frugilegus</i>	об	нет	исч	300	0	сн		сн
<i>Corvus cornix</i>	мн2	об	сн	1480	280	сн	сн	сн
<i>Corvus corax</i>	редк	редк	сн	520?	40	сн	сн	сн

Динамика фауны птиц лесостепного Зауралья во второй половине XX – начале XXI веков

В.В. Тарасов

Институт экологии растений и животных УрО РАН
grouse@bk.ru

Dynamics of the avifauna in the forest-steppe zone in the Trans-Urals part of Western Siberia in the second half of XX – beginning of XXI century. – Tarasov V.V. – Recent changes in the regional avifauna are associated mainly with the processes of global warming. As a result of them both southern and northern limits of distribution of several species of waterbirds have moved north. This movement is not even, but spasmodically, in certain phases of the hydrological cycle, during the maximum filling of lakes. However, despite the fact that water levels have cyclic dynamics, the processes of change in distribution of birds are not cyclical. Some of steppe species has disappeared from this territory after a large-scale transformation of open habitats. An increase in fish production raises abundance of fish-eating birds and reduces abundance of ducks. The use of fishing nets, as well as the spring burns, which have become frequent in recent years, cause great harm to the birds.

Key words: Avifauna, bird distribution, dynamics of ranges, global warming, hydrological cycles, Western Siberia.

Южное Зауралье относится к числу регионов, подвергшихся в недавнем прошлом широкомасштабной и глубокой трансформации природных ландшафтов, которая существенным образом изменила условия существования птиц. Кроме хозяйственной деятельности человека на эти условия влияют естественные факторы, такие как климатические и гидрологические циклы. Изменения природных условий могут вызывать сокращение ареалов и исчезновение одних видов и увеличение численности и расселение других. Настоящая работа посвящена анализу изменений в облике фауны и населения птиц региона, произошедших с середины прошлого века.

Материалы

Сравнительный анализ происходящих в региональной орнитофауне изменений и их причин основан на фаунистических списках из публикаций прежних лет и оригинальных данных автора, собранных в 2000-е годы. Наиболее важными для анализа работами XX в. являются зоогеографический обзор по Ишимскому лесостепному участку Западной Сибири И.М. и П.М. Залесских (1931), сводка «Животный мир Урала» (Шварц и др., 1951), отражающая накопленные к середине XX в. материалы по орнитофауне Южного Зауралья, и монография Т.К. и В.Н. Блиновых (1997), в которой представлены количественные данные по

населению птиц Притобольной лесостепи и Тоболо-Убаганской степи в 1982–1986 гг. Некоторые дополнительные данные взяты из других источников. По этим материалам составлен перечень видов птиц, изменивших во второй половине XX – начале XXI веков статус пребывания в лесостепном Зауралье (табл.). Данные по изменению обилия учитывали только при явном переходе видов из одной категории в другую (например, был редок – стал обычен). Метеорологические и гидрологические данные предоставлены Свердловским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды.

Характеристика динамики региональной авифауны

В настоящее время фауна птиц Западно-Сибирской равнины в пределах лесостепной зоны от Зауральского пенепплена до р. Ишим насчитывает 300 видов, из которых 224 вида гнездятся (для 194 видов это известно, для 30 – предполагается). Наиболее заметные изменения в региональной авифауне произошли в 1990–2000-е годы – после исследований Т.К. и В.Н. Блиновых. За последние четверть века изменения границ ареалов или обилия коснулись около 60 видов птиц (или 20%). На гнездовании обнаружены 16 новых видов, около 20 других, напротив, перестали гнездиться.

Гнездовая фауна лесостепной зоны пополнилась не свойственными ей ранее южными видами. Это – большая белая цапля (*Casmerodius albus*), морской зуек (*Charadrius alexandrinus*), черноголовый хохотун (*Larus ichthyaetus*), чайконосная крачка (*Gelochelidon nilotica*), кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*), домовый сыч (*Athene noctua*), золотистая шурка (*Merops apiaster*), соловьиная широкохвостка (*Cettia cetti*). Вновь после полувекового отсутствия на гнездовании появились красноносый нырок (*Netta rufina*), красавка (*Anthropoides virgo*), стрепет (*Tetrax tetrax*), ходулочник (*Himantopus himantopus*). Расширяется к северу ареал лебедя-шипуна (*Cygnus olor*), который в 1980-е годы гнезвился только в подзоне южной лесостепи, а сейчас дошел уже до юга лесной зоны. Появились основания предполагать гнездование розового пеликана (*Pelecanus onocrotalus*), орла-карлика (*Hieraaetus pennatus*), чегравы (*Hydroprogne caspia*). Зарегистрированы залеты кваквы (*Nycticorax nycticorax*), фламинго (*Phoenicopterus roseus*), каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina*), южного соловья (*Luscinia megarhynchos*). Растет численность кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*), большого баклана (*Phalacrocorax carbo*), степного луня (*Circus macrourus*), шилоклювки (*Recurvirostra avosetta*).

Границы ареалов некоторых видов в Зауралье сдвинулись весьма значительно. Например, большая белая цапля продвинулась на се-

вер примерно на 500 км, красноносый нырок – на 200, ходулочник – на 700, морской зуек – на 400, черноголовый хохотун – на 200, соловьиная широкохвостка – на 500 км. Далеко к северу от известных прежде пределов ареала обнаружен домовый сыч, хотя здесь, судя по тяготеению к человеческим постройкам, появился не пустынный подвид *A. n. bactriana*, а европейский *A. n. noctua*.

У ряда таежных видов южные границы ареалов тоже сдвинулись к северу. Из лесостепной зоны исчезли гнездившиеся в первой половине XX в. луток (*Mergellus albellus*), большой крохаль (*M. merganser*), скопа (*Pandion haliaetus*), дупель (*Gallinago media*), седой (*Picus canus*) и трехпалый (*Picoides tridactylus*) дятлы, серый сорокопут (*Lanius excubitor*), чернозобый дрозд (*Turdus atrogularis*). Сместились к северу области распространения черныша (*Tringa ochropus*), фифи (*T. glareola*), бекаса (*Gallinago gallinago*). Резко снизилось гнездовое обилие красношейной поганки (*Podiceps auritus*), кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*), белой куропатки (*Lagopus lagopus*). Практически перестали гнездиться свиязь (*Anas penelope*), шилохвость (*A. acuta*), турпан (*Melanitta fusca*), лесной дербник (*Falco columbarius aesalon*), турухтан (*Philomachus pugnax*), дубровник (*Ocyris aureolus*). У турпана фактически прекратил существовать и пролетный путь через рассматриваемый регион; это же можно сказать про морянку (*Clangula hyemalis*), хрустана (*Eudromias morinellus*). Обращает на себя внимание, что большинство сместившихся к северу как южных, так и северных видов, принадлежит водно-болотному комплексу.

Экспансия ареалов имеет место и у обитателей лесных ландшафтов. Часть птиц появилась в регионе с востока: пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata*), урагус (*Uragus sibiricus*), или с запада: лесной жаворонок (*Lullula arborea*), крапивник (*Troglodytes troglodytes*), лесная завирушка (*Prunella modularis*), хохлатая синица (*Parus cristatus*), лазоревка (*Parus caeruleus*), зеленушка (*Chloris chloris*), и даже с севера: ястребиная сова (*Surnia ulula*), бородастая неясыть (*Strix nebulosa*), горная трясогузка (*Motacilla cinerea*), пятнистый конек (*Anthus hodgsoni*), кукушка (*Perisoreus infaustus*), сойка (*Garrulus glandarius*), пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix*), московка (*Parus ater*), юрок (*Fringilla montifringilla*), овсянка-ремез (*Ocyris rusticus*). С другой стороны, сузились восточные границы ареалов малой крачки (*Sterna albifrons*), обыкновенной горлицы (*Streptopelia turtur*), серой неясыти (*Strix aluco*).

Таблица

Изменения характера пребывания птиц в лесостепном Зауралье в XX-XXI вв.

Виды птиц	I половина XX в., по: Пшварц и др., 1951	1980-е годы, по: Блинова, Блинов, 1997	2000-е годы, наши данные
<i>Pelecanus onocrotalus</i>			гн? (10)
<i>Nycticorax nycticorax</i>			зал
<i>Casmerodius albus</i>	зал	зал	гн
<i>Platalea leucorodia</i>	зал		зал
<i>Ciconia ciconia</i>			зал
<i>Phoenicopterus roseus</i>			зал
<i>Netta rufina</i>	гн, р		гн
<i>Aythya nyroca</i>	гн		гн?
<i>Melanitta nigra</i>	гн (1)		пр
<i>Melanitta fusca</i>	гн	л, пр	ед. гн (11)
<i>Mergellus albellus</i>	гн, о (1)	л, пр	пр
<i>Mergus merganser</i>	гн (2)	пр	л, пр
<i>Pandion haliaetus</i>	гн (2)	пр, р	пр
<i>Buteo rufinus</i>	зал (3)		зал (11)
<i>Hieraaetus pennatus</i>			гн?
<i>Aquila nipalensis</i>		ед гн (5)	зал
<i>Aegypius monachus</i>	зал		
<i>Gyps fulvus</i>	зал		
<i>Falco rusticolus</i>	гн, р (1)		зал
<i>Falco cherrug</i>	гн	зал, л	гн?
<i>Falco peregrinus</i>	гн (2)	гн (6)	зал
<i>Grus leucogeranus</i>	гн (2)		пр
<i>Anthropoides virgo</i>	гн (2)		гн (12)
<i>Otis tarda</i>	гн		гн?
<i>Tetrax tetrax</i>	гн, р		гн
<i>Burhinus oediconemus</i>			зал (13)
<i>Charadrius hiaticula</i>	гн, р	пр	пр
<i>Charadrius alexandrinus</i>			гн (14, 15)
<i>Himantopus himantopus</i>	гн (4)	зал	гн, о
<i>Tringa erythropus</i>	гн (1)	пр, р	пр
<i>Calidris minuta</i>	гн, о (1)	пр	пр
<i>Lymnocyrtus minimus</i>	гн (2)	пр	пр
<i>Gallinago media</i>	гн, р	гн?	гн?
<i>Numenius tenuirostris</i>	гн, р		зал (16)
<i>Numenius phaeopus</i>	гн	пр	ед гн (17)
<i>Limnodromus semipalmatus</i>	гн, р	л	гн? (18)
<i>Larus ichthyaeus</i>	л (2)	гн (7)	гн
<i>Gelochelidon nilotica</i>			гн (18)
<i>Hydroprogne caspia</i>			гн?
<i>Sterna albifrons</i>	гн	гн (6)	зал (11, 19)

<i>Streptopelia decaocto</i>			гн
<i>Aegolius funereus</i>	гн (2)		гн (20)
<i>Athene noctua</i>			гн
<i>Surnia ulula</i>		гн (6)	гн?
<i>Strix nebulosa</i>			гн
<i>Coracias garrulus</i>	гн	зал (8)	зал
<i>Merops apiaster</i>			гн
<i>Picus canus</i>	гн (2)	зал?	гн?
<i>Picoides tridactylus</i>	гн (1)	зал?	зал
<i>Galerida cristata</i>		гн (9)	зал (21)
<i>Melanocorypha leucoptera</i>	гн (3)	зал	гн?
<i>Lullula arborea</i>			гн?
<i>Anthus hodgsoni</i>	пр	пр	гн (11)
<i>Motacilla cinerea</i>	р	пр, р	гн
<i>Lanius minor</i>	гн	гн (9)	зал
<i>Lanius excubitor</i>	гн (2)	пр	гн? (11)
<i>Sturnus roseus</i>	гн, о (3)		
<i>Perisoreus infaustus</i>		гн	гн
<i>Garrulus glandarius</i>	зал	гн	гн
<i>Troglodytes troglodytes</i>		гн (6)	
<i>Prunella modularis</i>		гн (6)	
<i>Cettia cetti</i>			гн
<i>Locustella lanceolata</i>		пр	гн?
<i>Sylvia nisoria</i>	гн		гн
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>		гн, р (6)	гн?
<i>Oenanthe isabellina</i>			зал (11)
<i>Luscinia megarhynchos</i>			зал
<i>Turdus atrogularis</i>	гн (1)		зал
<i>Turdus merula</i>		зал (9)	зал (11)
<i>Parus cristatus</i>	Пр	гн (6)	
<i>Parus ater</i>	Пр	гн	гн
<i>Parus caeruleus</i>			гн
<i>Fringilla montifringilla</i>	Пр	гн (6)	гн
<i>Chloris chloris</i>		гн (9)	гн
<i>Acanthis flammea</i>	гн (1)	пр	гн (11)
<i>Uragus sibiricus</i>	зим (2)		гн
<i>Ocyris rusticus</i>		пр	ед гн (22)

Примечание: гн – гнездящийся; пр – пролетный; зал – залетный; зим – зимующий; л – летующий; ? – вероятно; ед – единично; р – редкий; о – обычный.

В случае если информация взята из источника, отличающегося от приведенного в заголовке столбца, на него указывает цифра в скобках: 1 – Ларионов, 1926; 2 – Залесский, Залесский, 1931; 3 – Олыпванг, 1938; 4 – Волчанецкий, 1927; 5 – Захаров, 2005; 6 – Редько, 1998; 7 – Азаров, Иванов, 1981; 8 – Ильичев, Фомин, 1988; 9 – Болотников, Першин, 1984; 10 – Примак, Баянов, 2009; 11 – Кузьмич и др., 2005; 12 – Захаров, 2004; 13 – Захаров, 1989; 14 – Морозов, Корнев, 2001; 15 – Поляков, 2007; 16 – Бойко, Новак, 1997; 17 – Снитыко,

Снитко, 2008; 18 – Поляков, 2009б; 19 – Поляков, 2009а; 20 – Давыдов, 2007; 21 – Шепель, Лапункин, 1999; 22 – Бологов, 2008.

Динамика природных условий в лесостепном Зауралье

Основными причинами изменений распространения и численности животных считают кормовые условия, появление или исчезновение гнездовых и кормовых биотопов, изменения погоды отдельных сезонов или длительные изменения климата (Формозов, 1981). Рассмотрим эти причины подробнее.

1. Потепление климата

Ярким явлением в современной динамике региональной авифауны является возрастание в ней доли южных видов. Это согласуется с наблюдаемым в настоящее время изменением климата, известным как «глобальное потепление». На территории России наиболее интенсивное потепление происходит с 1976 г. (Груза, Мещерская, 2008). Рост температуры в Западной Сибири составляет сейчас $0,32^{\circ}\text{C}/10$ лет, при этом в весенний сезон она растет вдвое быстрее, чем среднегодовая – со скоростью $0,60^{\circ}\text{C}/10$ лет. Несомненно, именно весенняя температура оказывает на расселение птиц наибольшее влияние, по сравнению с температурой в другие сезоны года, поскольку она определяет сроки появления необходимых условий для гнездования.

На территории Курганской обл. инструментальные наблюдения климата ведутся с 1961 г. На рисунках 1–5 представлены усредненные данные с 3 метеостанций (Шадринск, Куртамыш и Макушино). Среднегодовая температура действительно демонстрирует уверенный рост: за последние полвека она повысилась почти на 2°C (рис.1). Однако средняя весенняя температура за тот же период, к удивлению, почти не изменилась, поскольку очень теплыми веснами характеризовались 1974–1978 гг. (рис.2). Не проявляется никаких трендов ни для апреля, ни для мая, изменилась лишь средняя температура марта (рис.3), повысившись на те же 2°C , что и среднегодовая. Кроме того, рис.3 показывает, что мощный всплеск среднемесячных температур в 1970-е годы коснулся всех весенних месяцев.

Как может повышение среднемесячной температуры марта повлиять на распространение птиц, сказать трудно. Большинство из них, особенно южные виды, в марте еще даже не появляются в местах размножения. Тем не менее, это потепление, очевидно, должно было ускорить сроки наступления последующих фенологических этапов, таких как освобождение местообитаний от снега. Регистрации дат разрушения снежного покрова на территории области ведутся лишь с 1987 г. Однако имеющиеся данные по продолжительности снегового периода (рис.4) показывают, что в последние десятилетия зима стала заметно короче, в том числе, очевидно, в результате повышения мартовских температур.

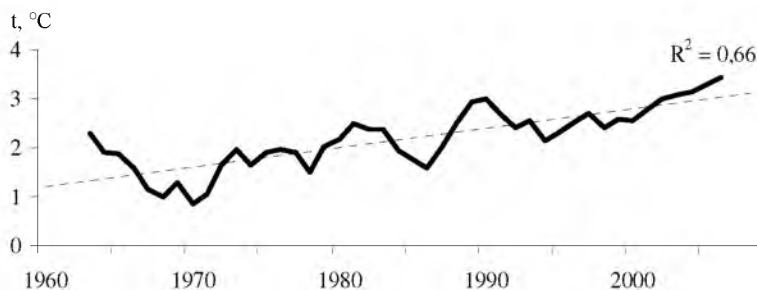


Рис. 1. Изменения и тренд среднегодовых температур в Курганской обл. (скользящая 5-летняя средняя)

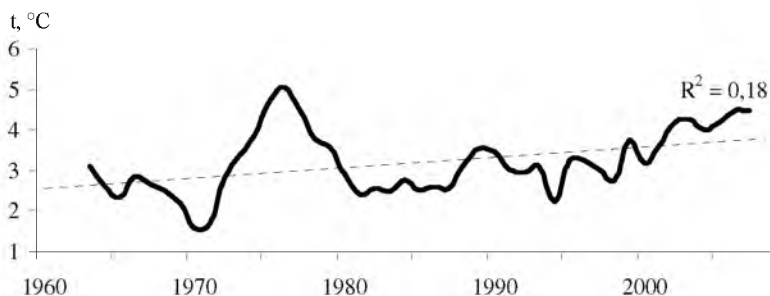


Рис. 2. Изменения и тренд средневесенней температуры в Курганской обл. (скользящая 5-летняя средняя)

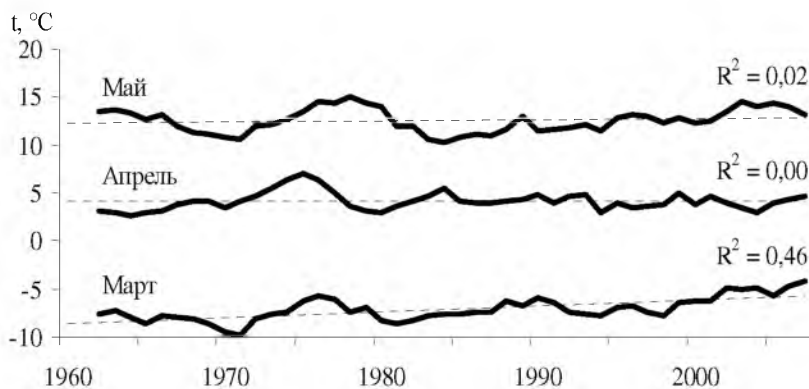


Рис. 3. Изменения и тренд средних температур весенних месяцев в Курганской обл. (скользящие 5-летние средние)

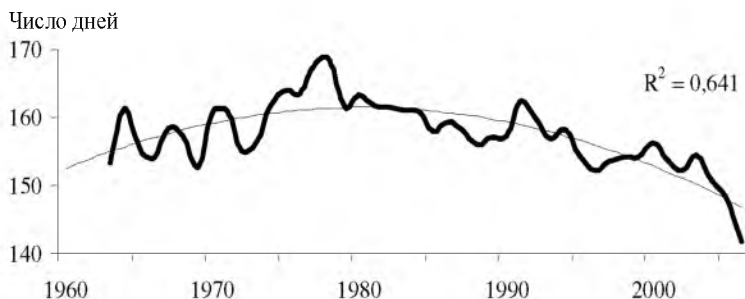


Рис. 4. Изменения и тренд продолжительности снегового периода в Курганской обл. (скользящая 5-летняя средняя)

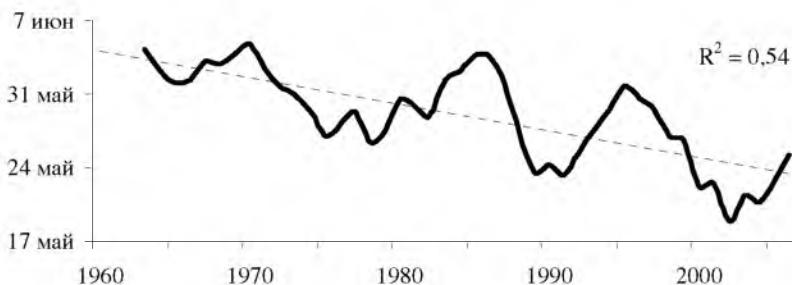


Рис. 5. Изменения и тренд даты последнего весеннего заморозка на почве в Курганской обл. (скользящая 5-летняя средняя)

Еще один важный фенологический показатель, характеризующий сроки появления необходимых для гнездования условий — дата последнего весеннего заморозка. Оказалось, что он подвержен цикличной динамике с постепенным смещением на более ранние сроки. За последние полвека это смещение составило порядка 11 дней (рис.5). Кроме того, с середины 1980-х годов наблюдается устойчивый рост и средне-майских температур (рис.3). Вероятно, перечисленные изменения климата способствовали созданию благоприятных условий весной в большей степени для южных видов, чем для северных, и тем самым — смещению областей гнездования как тех, так и других к северу.

Короткий период, характеризующийся очень теплыми веснами, наблюдался в рассматриваемом регионе в 1974–1978 гг. Он наступил сразу вслед за пиком уровня водности 1972–1973 гг. Этот мощный температурный всплеск мог вызвать волну вселения птиц из степной

зоны в лесостепь. Однако последовавшее вскоре усыхание водоемов, по-видимому, не позволило этим видам закрепиться в лесостепной зоне. Детальные количественные исследования Т.К. и В.Н. Блиновых пришлось на годы с уже заметно более холодными веснами. Появление новых южных видов ими не отмечено (лишь у усатой синицы обнаружено резкое увеличение обилия). Но, возможно, какие-то из таких видов именно в 1970-е годы начали движение к северу, которое продолжилось затем в 1990-х.

Подтверждением тому служат наблюдения В.И. Азарова (1996) на оз. Большое Белое в Армизонском районе Тюменской обл. Хронологически обособленные регистрации кречетки (*Chettusia gregaria*) он отмечал там в 1974 и 1975 гг., ходулочника – в 1976 г. На озере в 1973–1975 гг. существовали колонии шилоклювки, но с 1976 г. этот вид там уже не встречался и лишь в 1991 г. был снова найден на соседнем оз. Няшино. Степная тиркушка (*Glareola nordmanni*) гнездилась на оз. Большое Белое в 1972–1977 гг., а затем – только, начиная с 1989 г. Черноголовый хохотун появлялся на гнездовании в Курганской обл. в 1975 г. (Тарасов, Давыдов, 2008), а затем – только в 2000-е годы. В Северо-Казахстанской обл. первые встречи красноногого нырка относятся к 1975–1977 гг., затем его не регистрировали до начала 1990-х годов (Дробовцев, Вилков 1997).

Помимо сдвига сроков наступления весны, развитие теплой фазы климатического цикла может привести и к трансформации местообитаний. Пока значимых изменений флоры и растительности Южного Зауралья и, соответственно, границ природных зон не произошло (Науменко, 2008), так как для этого требуется гораздо больше времени, нежели то, за которое произошли обсуждаемые изменения в фауне птиц. Большинство степных видов растений в Курганской обл. не только не продвинулись на север, а наоборот отошли дальше к югу.

Это объясняется тем, что влияние хозяйственной деятельности человека на флору и растительность намного сильнее климатических факторов. Вероятно, по этой же причине не происходит движения к северу ареалов обитателей открытых сухих степных пространств, таких как каспийский зуек (*Charadrius asiaticus*), степные виды жаворонков, полевой конек (*Anthus campestris*), чернолобый сорокопут (*Lanius minor*), рыжехвостый жулан (*Lanius isabellinus*), розовый скворец (*Sturnus roseus*), каменка-плешанка (*Oenanthe pleschanka*) и другие.

2. Гидрологические циклы

Уровень водности озер в лесостепной зоне демонстрирует примерно 9-летние циклы, на которые накладываются более длительные

24-летние (рис.6). Минимальный за вторую половину XX в. уровень наполнения озер наблюдался в 1980-е годы – как раз в период исследований Т.К. и В.Н. Блиновых. За последующие 20 лет, к 2002 г., уровень водоемов повысился на 1,3 м. На космических снимках 2000-х годов площадь озер значительно больше, чем на топографических картах 1980-х годов. Так, 4 крупных озера в Сафакулевском районе Курганской обл. соединились в одно, а их общая площадь возросла с 47 км² до 66 км², то есть на 40%. (рис.7). Соответственно, примерно на такую же величину увеличилась и площадь болот.

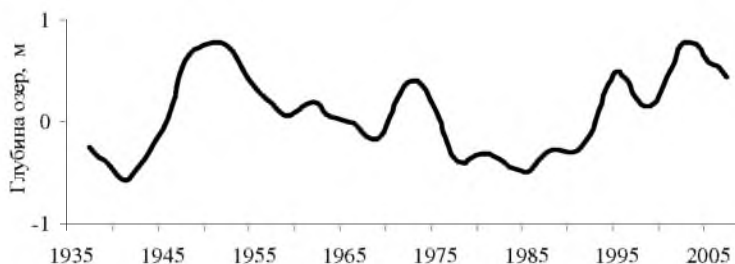


Рис. 6. Отклонения от среднего уровня озер в лесостепном Зауралье (скользящая 3-летняя средняя)

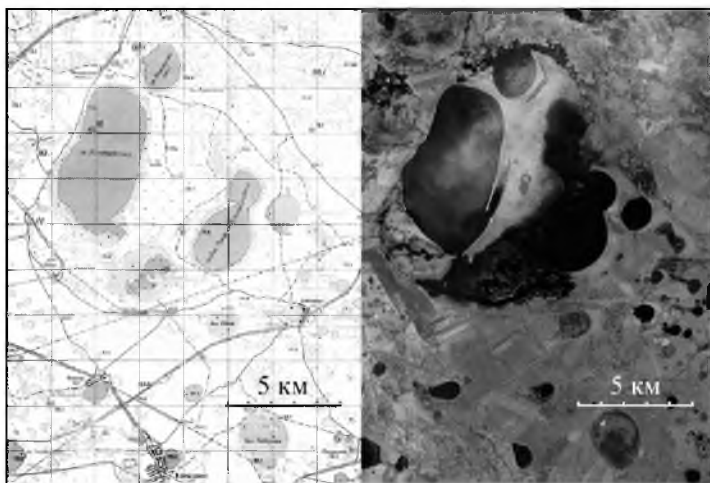


Рис. 7. Изображения участка местности в Сафакулевском районе Курганской обл. на топографической карте 1983 г. (слева) и космическом снимке Google Earth 2002 г. (справа)

В Курганской обл. наиболее длительные измерения уровня воды производятся на двух озерах: Мал. Бутырино (Частоозерский район, северная лесостепь) с 1960 г. и Альменьколь (Альменевский район, южная лесостепь) с 1964 г. Первое расположено у восточных, а второе – у западных границ области, тем не менее, оба озера показывают синхронную динамику (рис.8). Однако видны различия в амплитуде колебаний: в северной лесостепи динамика озер более сглажена, чем в южной.

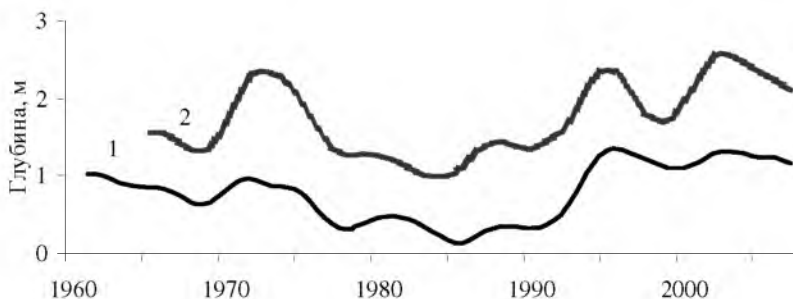


Рис. 8. Колебания уровня озер в Курганской обл. (скользящие 3-летние средние): 1 – Мал. Бутырино (Частоозерский район, северная лесостепь), 2 – Альменьколь (Альменевский район, южная лесостепь)

Известно, что расселение водно-болотных видов птиц из степной зоны в лесостепную происходит преимущественно в засушливые периоды, когда уровень воды в степных озерах минимален (Формозов, 1981). Степные озера больше, чем лесостепные, наполняются во влажные фазы цикла и сильнее мелеют в сухие фазы, вплоть до полного высыхания. Кроме того, обильное испарение в степной зоне в сочетании с малым стоком талых вод приводит к тому, что процесс усыхания озер начинается на 1–3 года раньше и длится вдвое дольше, чем в лесостепи (Кузнецов, 1960). Это вызывает перераспределение птиц по ареалам в засушливые периоды.

Наши наблюдения не подтверждают эту точку зрения. Появление в лесостепи новых южных видов совпало по времени не с засухой 1980-х годов, а с пиком уровня водности 1995–2005 гг., когда условия существования в степной и лесостепной зонах были одинаково благоприятны. Следовательно, мы имеем дело не с перераспределением птиц внутри ареалов, а с их экспансией. Исчезновение же большинства тех таежных видов, чьи ареалы сдвинулись дальше к северу, произошло еще до 1980-х годов. То есть, во второй половине XX в. с потеплением климата сначала началось движение ареалов ряда северных ви-

дов, а затем, на рубеже XX и XXI веков, с повышением уровня водности, – ряда южных водных и околоводных видов.

Примечательно, что, несмотря на циклические колебания уровня водности, столь же циклических изменений в распространении водно-болотных видов птиц в Южном Зауралье не заметно. Лишь красноносый нырок, ходулочник и, возможно, азиатский бекасовидный веретенник (*Limnodromus semipalmatus*) появились здесь вновь после полувекового отсутствия. По-видимому, на фоне потепления климата южные виды находили более благоприятные для гнездования условия в северных частях ареалов, характеризующихся относительно стабильным гидрологическим режимом. В сухие фазы, когда многие степные водоемы пересыхали, происходил, очевидно, дополнительный отток птиц к северу. Наполнение же озер во влажные фазы цикла на фоне потепления создавало благоприятные условия для птиц как в степи, так и в лесостепи, что способствовало увеличению их обилия в обеих зонах и дальнейшей экспансии ареалов.

Из этого следует, что происходящие изменения в распространении большинства южных видов птиц будут необратимыми. Обратное движение их ареалов к югу может начаться при наступлении очередной прохладно-влажной эпохи многовекового климатического цикла (Кривенко, 1991). Поэтому в ближайшие десятилетия следует ожидать появления на юге Западной Сибири новых южных видов.

3. Антропогенное воздействие

Обращает на себя внимание, что потепление климата не привело к появлению в регионе новых видов открытых степных местообитаний. Многие из них пострадали во второй половине XX в. в результате массовой распашки целинных и залежных земель. Сокращение площади пастбищ и, соответственно, рост нагрузки на них вызвали деградацию лугов из-за перевыпаса. Увеличились масштабы вырубки лесов. Возрос фактор беспокойства. Кроме того, после освоения целины в лесостепной зоне широко развернулись мелиоративные работы по осушению болот, в результате чего почти вдвое сократилась площадь водно-болотных угодий (Блинова, Блинов, 1997). Такое воздействие человека не могло не отразиться на состоянии птиц. Сокращение обилия и сужение ареала красавки, дрофы (*Otis tarda*), стрепета, кречетки, дупеля, тонкоклювого (*Numenius tenuirostris*) и большого (*N. arquata*) кроншнепов, степной тиркушки произошло во многом в результате именно этих причин. Из перечисленных видов в последние годы лишь красавка и стрепет, благодаря новой адаптации гнездиться на посевах, проявляют некоторую тенденцию к восстановлению численности.

Другим направлением хозяйственной деятельности, оказавшим серьезное влияние на авифауну региона, стало массовое разведение рыбы в естественных водоемах. Рост объемов рыбопроизводства способствует повышению численности рыбоядных видов (кудрявый пеликан, большой баклан, черноголовый хохотун, барабинская чайка *Larus barabensis*) и к снижению численности уток – из-за оскудения кормовой базы озер. Использование ставных рыболовных сетей ведет к исчезновению белоглазого нырка (*Aythya nyroca*) и савки (*Oxyura leucocephala*).

Большой вред птицам наносят в последние годы весенние палы. Из-за краха животноводства ежегодно весной на заброшенных выгонах, покосах, залежах горит сухая трава. Начиная с 2008 г., с развитием новой сухой фазы гидрологического цикла, все большие масштабы принимает выжигание обмелевших или высохших болот и займищ. Более всего страдают болотные виды (пастушковые и др.): становится заметным снижение численности погоньшей (*Porzana porzana*, *P. parva*, *P. pusilla*) и коростеля (*Crex crex*). Гибель однолетних побегов кустарниковых ив сокращает зимнюю кормовую базу белой куропатки, и это одна из причин, по которой она остается самым малочисленным видом боровой дичи. Необходимость борьбы с распространением весенних палов становится сейчас одним из важнейших условий сохранения региональной авифауны.

Благодарности

Вместе с автором в 2000–2010 гг. в разное время работали коллеги В.К. Рябицев, И.В. Примаков, В.Е. Поляков, А.Ю. Давыдов, А.Г. Ляхов, А.А. Кузьмич, многие студенты и любители птиц. Выражаю им всем огромную признательность за помощь и содействие, Департаменту природных ресурсов и охраны окружающей среды Курганской области – за финансовую поддержку.

Заключение

Последние 50–60 лет региональная авифауна испытала воздействие как антропогенных, так и природных факторов. Часть обитателей открытых степных пространств исчезла после массовой распахки земель. Рост объемов рыбопроизводства способствовал увеличению обилия рыбоядных видов и снижению – уток. Процессы потепления климата вызвали движение к северу как южных, так и северных границ ареалов ряда видов птиц, связанных прежде всего с водной средой обитания. Это движение происходит не равномерно, а скачкообразно, в определенные фазы гидрологических циклов, а именно в годы максимального наполнения озер. При этом, несмотря на циклическую динамику уровня водности, циклические процессы в изменении распростране-

ния птиц не выражены. В последние годы большой вред птицам наносит использование рыболовных сетей, а также участвовавшие весенние палы.

Литература

- Азаров В.И., 1996. Редкие животные Тюменской области и их охрана. - Тюмень: Вектор Бук. - 239 с.
- Азаров В.И., Иванов Г.К., 1981. Редкие животные Тюменской области. - Свердловск. - 112 с.
- Блинова Т.К., Блинов В.Н., 1997. Птицы Южного Зауралья: лесостепь и степь, т.1: Фаунистический обзор и охрана птиц. - Новосибирск: Наука. - 296 с.
- Бойко Г.В., Новак Е., 1997. Наблюдение тонкоклювого кроншнепа в Западной Сибири // Информ. мат-лы Рабочей группы по куликам, № 10.- М.- С.42.
- Бологов И.О., 2008. Овсянка-ремез в Курганской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.13. - Екатеринбург. - С.17.
- Болотников А.М., Першин В.Я., 1984. Влияние антропогенных факторов на изменение орнитофауны Троицкой лесостепи Зауралья // Исследования биоценозов лесостепи Зауралья. - Свердловск. - С.67-72.
- Волчанецкий И.Б., 1927. К орнитофауне Зауралья // Зап. Урал. о-ва любителей естествознания, т.40, вып.2. - С.12-48.
- Груза Г.В., Мещерская А.В., 2008. Изменения климата России за период инструментальных наблюдений // Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации, т.1: Изменения климата. - М.: Росгидромет. - С.31-87.
- Давыдов А.Ю., 2007. Гнездовая находка мохноногого сыча в Курганской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.12. - Екатеринбург. - С.64.
- Дробовцев В.И., Вилков В.С., 1997. Орнитофауна гусеобразных Северо-Казахстанской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.2. - Екатеринбург. - С.57-61.
- Захаров В.Д., 1989. Птицы Челябинской области. - Свердловск: УрО РАН СССР. - 71 с.
- Захаров В.Д., 2004. К распространению некоторых видов птиц в Челябинской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.9. - Екатеринбург. - С.96-97.
- Захаров В.Д., 2005. Степной орел // Красная книга Челябинск. обл. - Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. - С.58.
- Залесский И.М., Залесский П.М., 1931. Птицы Юго-Западной Сибири // Бюлл. МОИП. Отд. биол., т.40., вып.3-4. - С.145-206.
- Ильичев В.Д., Фомин В.Е., 1988. Орнитофауна и изменение среды. - М.: Наука. - 248 с.
- Кривенко В.Г., 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. - М.: Агропромиздат. - 271 с.
- Кузнецов Н.Т., 1960. Пульсация уровней воды в озерах Северного Казахстана // Озера Сев. Казахстана. - Алма-Ата. - С.57-79.

- Кузьмич А.А., Попов С.В., Таушканов Е.А., Байнов А.А., Осипов М.А., 2005. Орнитофауна озера Маян и его окрестностей // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.10. - Екатеринбург. - С.161-186.
- Ларионов В.Ф., 1926. Перечень птиц Тюменского округа (с указанием «станций» для отдельных видов) // Изв. Томск. ун-та, т.77, вып.3. - С.185-196.
- Морозов В.В., Корнев С.В., 2001. К фауне птиц юга Западной Сибири // Рус. орнитол. журн., экспресс-вып. № 169. - С.1043-1057.
- Науменко Н.И., 2008. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганск. ун-та. - 512 с.
- Ольшванг Н.А., 1938. Обзор орнитофауны Троицкого лесостепного заповедника // Изв. науч.-исслед. биол. ин-та при Пермском ун-те, т.ХI, вып.7-8. - С.57-86.
- Поляков Е.В., 2007. Заметки к орнитофауне лесостепной зоны Зауралья // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.12. - Екатеринбург. - С.198-207.
- Поляков Е.В., 2009а. Авифаунистические наблюдения в лесостепной зоне Зауралья в 2008-2009 гг. // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.14. - Екатеринбург. - С.136-147.
- Поляков Е.В., 2009б. Гнездовые находки азиатского бекасовидного веретенника и чайконосой крачки в лесостепной зоне Зауралья // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.14. - Екатеринбург. - С.147-149.
- Примак И.В., Байнов Е.С., 2009. К фауне птиц озера Большое Белое // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.14. - Екатеринбург. - С.154-156.
- Редько П.С., 1998. Птицы Еткульского района Челябинской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.3. - Екатеринбург. - С.141-148.
- Снитько В.П., Снитько Л.В., 2008. Гнездовая находка южного подвида среднего крошкеша в лесостепной зоне Челябинской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.13. - Екатеринбург. - С.100.
- Тарасов В.В., Давыдов А.Ю., 2008. Новости по орнитофауне Курганской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.13. - Екатеринбург. - С.100-108.
- Формозов А.Н., 1981. Равнинность Западной Сибири и связанные с ней особенности животного мира // Пробл. экологии и географии животных. - М.: Наука. - С.185-206.
- Шварц С.С., Павлинин В.Н., Данилов Н.Н., 1951. Животный мир Урала: Наземные позвоночные. - Свердловск. - 176 с.
- Шепель А.И., Лапушкин В.А., 1999. К орнитофауне Щучанского района Курганской области // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири, вып.4. - Екатеринбург. - С.191-193.

Итоги и перспективы 25-летнего опыта организации орнитологического мониторинга в Баргузинском заповеднике

А.А. Ананин

*Государственный природный биосферный заповедник
«Баргузинский»*

a_ananin@mail.ru

Results and prospects of 25-year-old experience of the organization of ornithological monitoring in Barguzinsky Nature reserve. – Ananin A.A. – The results of 25-year-old monitoring of the fauna and the population of birds on the western macroslope of the Barguzinskiy ridge are presented.

Key words: birds, fauna, number, arrival terms, monitoring, Barguzinsky ridge.

Орнитологический мониторинг имеет большое значение в общей системе экологического мониторинга, так как птицы представляют собой модельный объект, достаточно часто используемый для выполнения программ долговременного слежения за состоянием природных экосистем.

Орнитологический мониторинг имеет две основные цели:

- необходимость сохранения видового разнообразия птиц, так как популяции и сообщества птиц бесценны сами по себе как генофонд и составная часть экосистем;
- изменения в популяциях и сообществах птиц служат индикаторами, сигнализирующими о нарушениях в функционировании экосистем.

Государственные природные заповедники составляют особое звено в системе экологического мониторинга. Именно здесь возможно получение исходной (реперной) информации о состоянии модельных и индикаторных объектов в естественных природных системах путем многолетних комплексных исследований.

Методы и материалы

В качестве ключевого участка для долговременного орнитологического мониторинга была использована территория государственного природного биосферного заповедника «Баргузинский». Баргузинский заповедник основан в 1916 г. и расположен на северо-восточном побережье Байкала, в центральной части западного склона Баргузинского хребта. Его общая площадь (374 тыс. га) включает в себя строго охраняемое «ядро» (263 тыс. га, в том числе прилегающую трехкилометровую акваторию оз. Байкал) и выполняющий функции буферной

зоны биосферный полигон (111 тыс. га). Эта территория никогда не подвергалась заметным антропогенным воздействиям, кроме традиционных форм охоты коренных жителей – эвенков, промышлявших здесь до организации заповедника 95 лет назад. Располагаясь в ненарушенных природных системах, ключевой участок лучше всего отражает глобальные изменения среды и климата.

Баргузинский хребет, достигая высот 2800 м н.у.м., простирается с севера на юг вдоль северо-восточного побережья оз. Байкал. Горный хребет задерживает влажные воздушные массы на западных склонах, где их выпадает в два раза больше, чем на восточных.

Из-за большого перепада высот, расчлененности рельефа и влияния Байкала в заповеднике хорошо выражены высотные пояса растительности. Побережье Байкала окаймляет неширокий пояс байкальских террас (прибрежно-равнинный пояс) (460-520 м н.у.м.), в котором преобладают лиственничные леса, встречаются участки кедров, сосняков, березняков, а местами – моховые болота и луга. Нижнюю и среднюю часть склонов хребта (520-1200 м н.у.м.) занимают горно-таежные леса. Верхнюю границу леса образуют парковые березняки, пихтачи и ельники подгольцово-субальпийского пояса (1200-1400 м н.у.м.) с мощно развитым высокотравьем и кустарниковыми зарослями.

Около трети территории заповедника занимает высокогорный гольцово-альпийский пояс (1400-2800 м н.у.м.). Большая его часть покрыта высокогорными альпийскими лугами, трудно проходимыми зарослями кедрового стланика и ерниками (кустарниковыми березняками и ивняками). Значительные площади заняты почти безжизненными скалами и голыми каменными россыпями (Ананин, 2006).

Регулярные исследования долговременной динамики численности и структуры населения птиц проводятся нами с 1984 г. на постоянных маршрутах, заложенных в долинах трех рек от побережья оз. Байкал до высокогорий Баргузинского хребта (460-1700 м н.у.м.). На этих трансектах, разбитых на 11 участков, представлена большая часть разнообразия местообитаний нижней и верхней части горно-лесного и подгольцово-субальпийского поясов (Ананин, 2006, 2010д).

Общая длина выполненных пеших маршрутных учетов – 15200 км, в том числе летом – 6100 км, зимой – 7300 км. Обилие птиц рассчитано по методу Ю.С. Равкина (1967). Видовая классификация птиц принята по Л.С. Степаняну (2003). Статистические расчеты выполнены с применением пакета программ Statistica 6.0 с учетом методических рекомендаций, предложенных для анализа временных рядов данных (Коросов, 2007).

Результаты и обсуждение

Общее число видов птиц, зарегистрированных на территории Баргузинского заповедника – 281, для 144 из них здесь доказано гнездование, еще 11 видов – вероятно гнездящиеся. В результате выполненных исследований установлено, что за последние 50 лет на территории заповедника зарегистрированы встречи 52 новых видов птиц, из которых 22 – залетные, 13 – пролетные и 17 – гнездящиеся. Из 22 залетных видов 17 отмечались на протяжении последних 25 лет (Ананин, 2006, 2010в, 2010д).

В программу орнитологического мониторинга в заповеднике включена ежегодная оценка и анализ долговременных изменений фенологии весеннего прилета и осеннего отлета, интенсивности миграций, гнездовой и зимней численности, структуры сообществ гнездящихся птиц и их распространения.

Собраны сведения о весенних миграциях 124 видов и осенних перемещениях 128 видов птиц (Ананин, 2002, 2006, 2009а, Ananin, Sokolov, 2009). Реакция птиц на климатические изменения в регионе, выражающаяся в форме долговременных сдвигов дат весеннего прилета, не имеет однозначного характера, здесь отмечены как положительные, так и отрицательные тренды (табл. 1). Хорошей иллюстрацией проявления выраженного тренда к более раннему прилету может служить чибис *Vanellus vanellus* (рис. 1).

Таблица 1

Соотношение числа видов птиц, проявивших тенденцию к более раннему и позднему прилету на территорию Баргузинского заповедника в 1939-2009 гг.

Отряд	Всего видов	Число видов птиц, прилетающих:		
		раньше	позже	в те же сроки
<i>Anseriformes</i>	5		4 (80,0 %)	1 (20,0 %)
<i>Falconiformes</i>	6	1 (16,7)	4 (66,7)	1 (16,7)
<i>Gruiformes</i>	1	1		
<i>Charadriiformes</i>	9	3 (33,3)	2 (22,2)	4 (44,4)
<i>Columbiformes</i>	1	1		
<i>Cuculiformes</i>	2	2		
<i>Ciraciiiformes</i>	1	1		
<i>Passeriformes</i>	29	19 (65,5)	5 (17,2)	5 (17,2)
Итого:	54	28 (51,8)	15 (27,8)	11 (20,4)

Для ландшафтов Баргузинского хребта характерна низкая численность птиц, что объясняется невысокой суммарной продуктивностью природных комплексов, континентальностью климата и особенностями растительного покрова Северо-Восточного Прибайкалья.

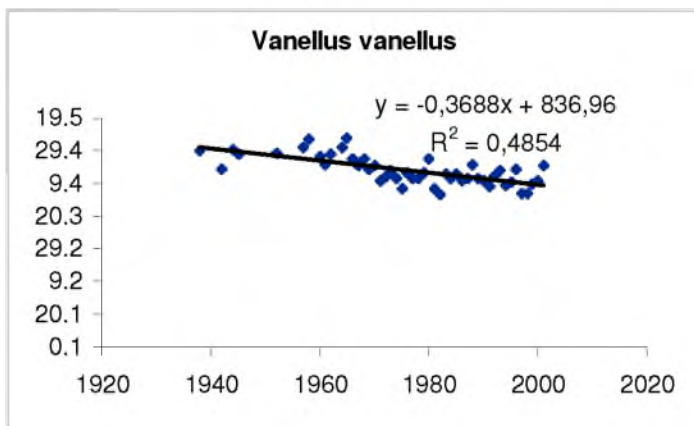


Рис. 1. Изменение сроков прилета чибиса *Vanellus vanellus* в Баргузинский заповедник (1938-2009 гг.)

Выявлены долговременные тренды численности населения и отдельных видов птиц в различных высотных поясах. В целом по ключевому участку население птиц в период исследований было достаточно стабильно, но за счет последних лет проявило явную тенденцию к снижению (рис. 2).

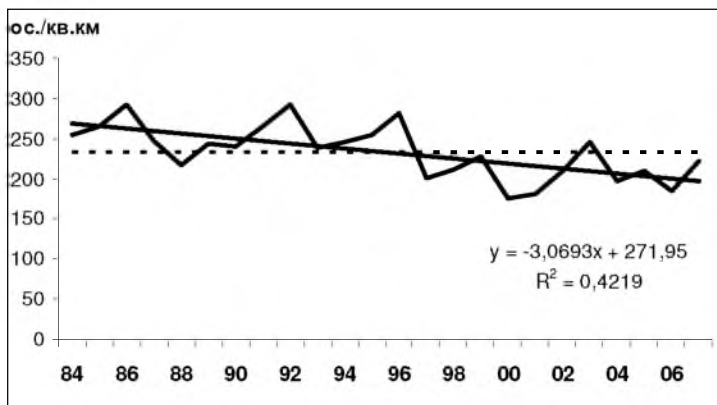


Рис. 2. Динамика плотности летнего населения птиц на ключевом участке Баргузинского хребта (1984–2007 гг., I половина лета, особей/км²).

Пунктирная линия – среднееголетний уровень обилия населения птиц на ключевом участке

Сходные по общему характеру изменения численности гнездового населения птиц отмечались и на всех высотно-поясных выделах ключевого участка. Для них выявляется повышенный уровень обилия в первый период исследований (до середины 1990-х годов) и его достаточно устойчивое снижение в последние 10 лет (Ананин, 2007, 2009б, 2009в, 2010д).

Интерпретации полученных результатов вызывает определенные проблемы. Так, многолетние изменения численности птиц на экологических профилях разных речных долин происходили независимо друг от друга. Между верхними и нижними частями лесного пояса и между соседними речными долинами ключевого участка отмечены значительные ежегодные перераспределения гнездовой плотности населения птиц как вследствие погодно-климатических и фенологических особенностей контролируемых участков, так и из-за различий видового состава и движения локальной численности отдельных видов птиц.

Межгодовые различия в распределении и плотности населения видов птиц часто связаны с уровнем теплообеспеченности и сроками наступления весенних фенофаз. Сроки прохождения весенних фенофаз и особенности теплообеспеченности весеннего сезона могут оказывать существенное влияние на особенности формирования местного населения птиц, вызывая разнонаправленные изменения обилия мигрирующих и зимующих видов птиц в условиях разных высотно-поясных выделов и отдельных речных долин, отличающихся по своим экологическим условиям (табл. 2, 3).

Изучение многолетней динамики структуры орнитокомплексов и численности населения птиц в Баргузинском заповеднике показало необходимость организации орнитологического мониторинга на постоянных участках, включающих не только различные части высотного экологического профиля, но и долины неравнозначных по своим условиям соседних рек.

При анализе долговременных изменений структуры населения птиц в разных высотных поясах оценивался состав 5 лидирующих по обилию видов. При этом выявлено, что в данную группу в разные годы суммарно включалось 30 видов. Из них только два вида ежегодно входили в группу из 5 лидирующих по обилию видов: московка *Parus ater* для всего ключевого участка и нижней части горно-лесного пояса и горный конек *Anthus spinoletta* для гольцово-альпийского пояса (табл. 4). Остальные виды птиц вливались в состав лидирующей группы не ежегодно, некоторые из них – только 1-2 раза за 25-летний период (желтобровая овсянка *Emberiza chrysophrys*, дубровник

E. aureola, выюрок *Fringilla montifringilla*, длиннохвостая синица *Aegithalos caudatus*, кедровка *Nucifraga caryocatactes* и другие).

Таблица 2

Оценка знака статистически значимой связи гнездовой численности перелетных видов птиц со сроками наступления весенних фенофаз в текущем (0) и предыдущем (-1) сезонах (ранговый коэффициент корреляции Кендалла)

Вид	<i>Motacilla cinerea</i>		<i>Anthus hodgsoni</i>		<i>Ph. inornatus</i>		<i>Ph. trochiloides</i>		<i>Ph. proregulus</i>		<i>Tarsiger cyanurus</i>		<i>Spinus spinus</i>	
Год наблюдений	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1
Фенологическая фаза весны														
Относительно устойчивый переход $t_{\text{пах}}$ воздуха $>0^{\circ}\text{C}$	—		+	+			—		—	—			+	
Уменьшение высоты снежного покрова					+	+	—		—	—	—	—		
Окончательный переход $t_{\text{пах}}$ воздуха $>0^{\circ}\text{C}$	—	+	±						—		—			
Полный сход снега на открытых местах		+	±			+			—		—	—		
Полный сход снега на побережье оз. Байкал	—		—	—			—	—			—	—		
Окончательный переход $t_{\text{пах}}$ воздуха $>10^{\circ}\text{C}$				+			+	—			—			+

Таблица 3

Оценка знака статистически значимой связи гнездовой численности перелетных видов птиц с теплообеспеченностью апреля и мая в текущем (0) и предыдущем (-1) сезонах (ранговый коэффициент корреляции Кендалла)

Вид	<i>Motacilla cinerea</i>		<i>Anthus hodgsoni</i>		<i>Ph. inornatus</i>		<i>Ph. trochiloides</i>		<i>Ph. proregulus</i>		<i>Tarsiger cyanurus</i>		<i>Spinus spinus</i>	
Год наблюдений	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0	-1
Теплообеспеченность:														
$\sum t>0^{\circ}\text{C}$ апрель	—	—	—				+	+	+	+	+	+	+	
$\sum t>0^{\circ}\text{C}$ май		—	±	+		±	+	+	+	+	+	+		
$\sum t>0^{\circ}\text{C}$ апрель + май	—	—	±		+		+	+		+	+	+		
$\sum t>5^{\circ}\text{C}$ апрель			—			+	+		+		±			—
$\sum t>5^{\circ}\text{C}$ май		—	±	+		±	+	+	+		+	+		+
$\sum t>5^{\circ}\text{C}$ апрель + май		—	±	+		+	+	+	+		+	+		
$\sum t>10^{\circ}\text{C}$ май				±		—			+					

Таблица 4

Изменение доли представленности лидирующих видов птиц в период исследований (1984-2007 гг.) на ключевом участке, Баргузинский хребет (% лет, в которые вид включался в группу из 5 лидирующих по обилию) (фрагмент)

Вид	Все высотные пояса	При- брежно- равнин- ная часть лесного пояса	Нижняя часть горно- лесного пояса	Верхняя часть горно- лесного пояса	Подголь- цово- субаль- пийский пояс	Гольцово- альпий- ский пояс
<i>Parus ater</i>	100,0	95,7	100,0	39,1	-	-
<i>Parus montanus</i>	91,7	69,6	65,2	95,7	23,8	-
<i>Sitta europaea</i>	87,5	87,0	87,0	82,6	9,5	-
<i>Phylloscopus proregulus</i>	75,0	52,2	60,9	21,7	-	-
<i>Tarsiger cyanurus</i>	33,3	39,1	21,7	13,0	-	-
<i>Spinus spinus</i>	25,0	13,0	13,0	17,4	19,0	-
<i>Phylloscopus inornatus</i>	20,8	21,7	26,1	21,7	57,1	14,3
<i>Anthus hodgsoni</i>	16,7	47,8	13,0	52,4	-	28,6
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	8,3	-	69,6	4,3	4,8	7,1
<i>Loxia leucoptera</i>	8,3	13,0	-	4,3	4,8	-
<i>Emberiza rutila</i>	8,3	34,8	-	-	-	-
<i>Tetrastes bonasia</i>	8,3	4,3	17,4	4,3	-	-
<i>Emberiza chrysophrys</i>	4,2	4,3	-	-	-	-
<i>Carpodacus erythrinus</i>	4,2	-	21,7	30,4	81,0	71,4
<i>Motacilla cinerea</i>	4,2	-	4,3	69,6	76,2	64,3

Таким образом, однократные учеты (в течение одного гнездового сезона) могут давать представления о структуре населения птиц разных высотных поясов, существенно отличающиеся от усредненных за многолетний период или от результатов наблюдений в соседние годы. Эти отличия в первую очередь относятся к суммарной плотности населения и составу лидирующих по обилию видов (Ананин, 2009б, 2010д).

Из 55 включенных в анализ фоновых видов, регулярно встречающихся на ключевом участке, статистически значимый тренд увеличения обилия (рассчитанный как коэффициент ранговой корреляции гнездовой плотности с течением времени) обнаружен у 8 видов, в том числе у чижа *Spinus spinus*, рябчика *Tetrastes bonasia*, бурой пеночки *Phylloscopus fuscatus*, белокрылого клеста *Loxia leucoptera*, желтоголового короля *Regulus regulus*, певчего сверчка *Locustella certhiola*, пестрого дрозда *Zoothera dauma* и черныша *Tringa ochropus*.

Статистически значимый отрицательный тренд зафиксирован для 16 видов (буроголовая гаичка *Parus montanus*, пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus*, горная трясогузка *Motacilla cinerea*, обыкновенная *Carpodacus erythrinus* и сибирская *C. roseus* чечевицы, овсянки: рыжая *Emberiza rutila*, желтобровая, седоголовая *E. spodocephala*, белошапочная *E. leucocephala* и дубровник, синий соловей *Luscinia cyane*, длиннохвостая синица, сибирская мухоловка *Muscicapa sibirica*, щур *Pinicola enucleator*, краснозобый *Turdus ruficollis* и оливковый *T. obscurus* дрозды).

Еще у 31 вида статистически существенные тренды не выявлены, плотность гнездования у них была относительно стабильной (Ананин, 2010д). Отрицательные тренды преобладают у дальних мигрантов (11 видов против 4 с положительными трендами). У оседлых видов и ближних мигрантов это соотношение равное (3:3 и 1:2, соответственно). У оседлых увеличение численности затронуло большую долю видов, чем у ближних мигрантов. Возможно, это связано с потеплением и улучшением зимовок в районе исследований.

Особо следует указать на катастрофическое снижение численности дубровника, повлекшее его исчезновение во многих местообитаниях, где ранее вид был обычным или многочисленным (рис. 3).

Дубровник резко снизил свою численность как в Байкальском регионе, в частности в южной части Витимского плоскогорья (Ананин, 2010г), в Гусиноозерской котловине (Елаев, Сандакова, 2004), в южном Прибайкалье (Дурнев, 2009), так и в других частях гнездового ареала: на юге Средней Сибири в Тыве и Хакасии (Юносова, 2010), в Алтайском крае (Ирисова и др., 2010), в степном Зауралье в долине р. Тобол (Тарасов, Кузьмич, 2006). Вид был внесен в категорию NT (виды, находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому) списка «Threatened Birds of the World 2004». В Красном списке МСОП 2008 г. статус вида был изменен на VU (уязвимые виды). Возможные причины столь быстрого и повсеместного снижения численности дубровника следует искать, по-видимому, на местах его зимовки, так как в пределах гнездового ареала в России условия обитания этих птиц за последние 30 лет существенно не изменились.

На ключевом участке Баргузинского хребта в последнее десятилетие возросла доля видов с отрицательными трендами долговременных изменений обилия среди дальних мигрантов, зимующих на всех южно-азиатских зимовках: пакистано-индийской, китайской, индокитайской и в меньшей степени – на филиппино-малакко-индонезийской зимовках, что может свидетельствовать об их неблагоприятном состоянии. Такой же точки зрения в отношении причин снижения чис-

ленности хищных птиц Байкальского региона придерживается В.В. Рябцев (2009, 2010).



Рис. 3. Снижение гнздовой численности двух видов дальних мигрантов на ключевом участке в 1984–2007 гг. (особей/км²)

Результаты долговременного мониторинга зимующих видов птиц, а также других групп видов (водоплавающие, хищные, совы) углубляют и детализируют общие тенденции изменений состава и структуры населения птиц ключевого участка (Ананин, 2008а, 2008б, 2010а, 2010б, 2010д).

Для получения обобщенных оценок результатов орнитологического мониторинга необходимо развитие сотрудничества специалистов ООПТ на региональном уровне, например, путем подготовки региональных Летописей природы. В 2005 г. получен первый региональный опыт создания объединенной программы мониторинга для Байкальского, Байкало-Ленского и Баргузинского заповедников. В задачи работы входило проведение анализа существующей системы мониторинга состояния природных комплексов в заповедниках на участке всемирного природного наследия «Озеро Байкал» и разработка комплексной минимальной программы такого мониторинга – «Летописи природы Байкала».

Основным принципом при разработке программы биологического мониторинга для заповедников центральной зоны Байкальской природной территории (БПТ) было поддержание преемственности наблюдений на заповедных территориях. Все долговременные наблюде-

ния проводятся на постоянных маршрутах и площадях. Сохраняется преемственность и в методиках таких наблюдений.

Для выполнения программ орнитологического мониторинга в отдельных ООПТ необходимо использование унифицированных учетных методик (хотя бы в пределах региона). Самыми подходящими являются простые, нетрудоемкие и стандартизованные методы количественного учета. Для контроля за состоянием структуры сообществ птиц достаточно использование методов, позволяющих получать относительные «индексы количества» (Коли, 1979).

В условиях Байкальского региона, при почти полном отсутствии орнитологов-любителей, мониторинг населения птиц в настоящее время можно осуществлять практически только силами квалифицированных профессионалов. Поэтому наиболее приемлемым оказывается метод линейных transectов, в том числе учет птиц на маршруте с нефиксированной шириной учетной полосы по методу Ю.С. Равкина (1967), позволяющий оценивать относительную плотность населения разных видов на значительных площадях с минимальными трудозатратами.

Одновременно с развитием таких исследований требуется формирование региональной системы сбора, хранения и обработки информации. Необходимо создание единого банка данных результатов орнитологического мониторинга на федеральных ООПТ для обеспечения возможности привлечения материалов вкладчиков при выполнении проектов оценки результатов мониторинга на региональном уровне, например на базе существующего Банка данных лаборатории зоомониторинга Института Систематики и Экологии Животных СО РАН.

Благодарности

Автор выражает признательность и благодарность всем сотрудникам Баргузинского заповедника, принимавшим участие в проведении круглогодичных полевых работ на протяжении четверти века.

Литература

- Ананин А.А., 2002. Многолетняя динамика сроков весенних и осенних орнитофенологических явлений // Мониторинг природных комплексов Сев.-Вост. Прибайкалья: Тр. гос. природ. биосфер. заповедника «Баргузинский», вып. 8. - Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. - С.104-138.
- Ананин А.А., 2006. Птицы Баргузинского заповедника. - Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. - 276 с.
- Ананин А.А., 2007. Долговременная динамика численности летнего населения птиц высокогорий Баргузинского хребта (Северо-Восточное Прибайка-

- лье) // Горные экосистемы и их компоненты: Тр. межд. конф., ч.1. - М.: КМК. - С.47-52.
- Ананин А.А., 2008а. Оценка долговременных тенденций и современное состояние совообразных Баргузинского хребта // Вестник Бурят. ун-та, сер. «Биология, география», вып.4. - С.139-144.
- Ананин А.А., 2008б. Результаты долговременного мониторинга хищных птиц в Северо-Восточном Прибайкалье // Изучение и охрана хищных птиц Сев. Евразии. Мат-лы V Межд. конф. по хищным птицам Сев. Евразии. - Иланово. - С.172-174.
- Ананин А.А., 2009а. Влияние фенологических сроков весны на изменения численности птиц в Северо-Восточном Прибайкалье // Соврем. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии: Мат-лы IV Межд. орнит. конф. - Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. - С.120-124.
- Ананин А.А., 2009б. Долговременная изменчивость населения птиц западного макросклона Баргузинского хребта // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. - Махачкала. - С.102-109.
- Ананин А.А., 2009в. Многолетняя динамика летнего населения птиц высокогорий Баргузинского хребта (Северо-Восточное Прибайкалье) // Изв. Самарского НЦ РАН, т.11, №1/1. - С.9-12.
- Ананин А.А., 2010а. Влияние абиотических факторов на динамику обилия зимующих видов птиц Баргузинского хребта // Изв. Иркут. гос. ун-та, Сер. «Биология. Экология», т.3, № 4. - С.45-51.
- Ананин А.А., 2010б. Долговременная динамика численности водоплавающих птиц на северо-восточном побережье озера Байкал // Зоол. исследования в регионах России и на сопредельн. территориях: Мат-лы Межд. науч. конф. - Саранск: «Прогресс». - С.237-239.
- Ананин А.А., 2010в. Долговременные изменения фауны птиц Баргузинского заповедника // Биодиверситиология: Соврем. пробл. сохранения и изучения биол. разнообразия: Сб. мат-лов II Межд. науч.-практ. конф. - Чебоксары: «Новое время». - С.64-67.
- Ананин А.А., 2010г. Полувековые изменения населения птиц в южной части Витимского плоскогорья // Байкальский зоологический журнал. - № 1 (4). - С.20-25.
- Ананин А.А., 2010д. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. - Улан-Удэ: Бурят. ун-та. - 296 с.
- Дурнев Ю.А., 2009. Овсянка-дубровник (*Emberiza aureola*): феномен катастрофического сокращения численности и современное состояние популяции // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Мат-лы IV Междунар. орнитол. конф. - Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. - С.316-319.
- Елаев Э.Н., Сандакова С.Л., 2004. Динамика населения птиц лесных экосистем пограничного типа Гусиноозерской котловины (Западное Забайкалье) // Вестник Бурят. ун-та, сер.2, биология, вып.5. - С.28-44.
- Ирисова Н.Л., Ирисов Э.А., Вотинов А.Г., Петров В.Ю., 2010. Фауна птиц окрестностей оз. Красилово (Алтайский край) и ее изменение за 20-летний период конца XX – начала XXI века // Актуальные вопросы изучения

- птиц Сибири: матер. Сибирской орнитол. конф., посвящ. памяти и 75-летию Э.А. Ирисова. - Барнаул: Азбука. - С.131-141.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. - М., 1979. - 362 с.
- Коросов А.В., 2007. Специальные методы биометрии: Учебное пособие. - Петрозаводск: Изд-во Петр. ун-та. - 364 с.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. - Новосибирск: Наука. - С.66-75.
- Рябцев В.В., 2009. О наиболее важной причине резких изменений численности мигрирующих птиц Байкальской Сибири // Соврем. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии: Мат-лы IV Межд. орнитол. конф. - Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та. - С.19-25.
- Рябцев В.В., 2010. Мигрирующие птицы Сибири – жертвы неблагоприятия южно-азиатских зимовок // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Межд. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл. - Оренбург: Изд-во ОГПУ. - С.278-279.
- Степанян Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). - М.: Академкнига. - 808 с.
- Тарасов В.В., Кузьмич А.А., 2006. Динамика гнездового населения воробьиных в лесостепном Зауралье // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. - Ставрополь: Изд-во СГУ. - С.508-509.
- Юносова Л.В., 2010. Некоторые сведения по экологии овсянковых (*Emberizidae*) южной части Средней Сибири // Орнитология в Северной Евразии. Матер. XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. - Оренбург: Изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та. - С. 336-337.
- Ananin A.A., Sokolov L.V., 2009. Long-term arrival trends of 54 avian species to Barguzinsky Nature Reserve in the northeastern Baikal area // Avian. Ecol. Behav., v.15. - P.33-48.

Птицы раннего голоцена из мезолитической стоянки Ласпи–VII в Крыму

А.Н. Цвельх, С.Ю. Тайкова

*Институт зоологии НАН Украины,
Центральный Национальный природоведческий музей
НАН Украины*

TSV@izan.kiev.ua, tajkova@izan.kiev.ua

Birds of the Early Holocene from the Mesolithic camp Laspi–VII in the Crimea. – Tsvelykh A.N., Taykova S.Y. – Bird remnants in the fauna of the Laspi–VII Mesolithic Site (the western part of the southern coast of the Crimea peninsula, Ukraine), were analyzed. The following 11 species were recorded: *Gavia stellata*, *Gavia arctica*, *Podiceps grisegena*, *Phalacrocorax carbo*, *Anas platyrhynchos*, *Aythya marila*, *Bucephala clangula*, *Mergus serrator*, *Coturnix coturnix*, *Otis tarda*, *Columba livia*. These birds appeared in the burial grounds likely as hunter preys. The accumulation of their bone remnants took place mostly during the Boreal of the Holocene. The majority of the remnants belong to the Great Bustard (*Otis tarda*). The ratio of the bone remains of the large to small individuals (1/1,7) is comparable to the ratio of males to females in this species. The bustard bone remnants are abundant in the Early Holocene burial grounds of the Crimea, but totally absent in the burial grounds of the Late Pleistocene. This suggests that this species, possibly, did not occur in the northern Black Sea Coast in the Late Pleistocene, but appeared in this region later, only in the beginning of Holocene. The actualistic comparisons and some peculiarities of the studied bird bone remnants suggest that the bustard, quail and waterfowls were hunted by ancient humans during autumn and winter. Therefore, the bird bone remnants excavated from the Laspi–VII represent the winter and autumn avifauna of the southern coast of the Crimea

Key words: birds, bone remnants, Early Holocene, *Otis tarda*, Crimea.

Стоянка Ласпи–VII расположена в бухте Ласпи, которая находится в западной части южного побережья Крымского полуострова. Время существования стоянки приходится на эпоху мезолита, что в Крыму соответствует начальным этапам голоцена. Это единственная стоянка древнего человека на южном побережье, где были найдены костные остатки птиц. Фауна птиц, сопутствовавшая древнему человеку, населявшему Крымский полуостров в начале голоцена, изучена недостаточно, а сведения об ископаемой орнитофауне южного побережья Крыма совершенно отсутствуют.

Материал и методика

Проанализированы костные остатки птиц из раскопок мезолитической стоянки Ласпи–VII, хранящиеся в фондах Палеонтологиче-

ского музея Центрального Национального природоведческого музея НАН Украины. Весь костный материал из этого местонахождения хранился здесь в отдельных емкостях, подписанных – "Ласпи". Большая часть костей или костных фрагментов имела шифр "Ласпи 7" или "Л 7" с указанием года раскопок и слоя – 1974 (слой А или В), 1975 (слой Д) и 1976 (слой АВ). Изредка на кости указывался горизонт, квадрат или глубина. Иногда шифр (обычно на мелких костях и небольших фрагментах крупных костей) отсутствовал или воспроизводился не полностью, но такой костный материал всегда хранился совместно с шифрованным. Тем не менее, данные о слое и другие дополнительные сведения приведены нами, только если они были написаны непосредственно на исследованной кости.

Для видовой идентификации ископаемых образцов использованы эталонные остеологические коллекции Палеонтологического музея Центрального Национального природоведческого музея НАН Украины и Зоологического музея Киевского национального университета. Сведения об ископаемых находках птиц в Крыму в раннем голоцене и плейстоцене приведены преимущественно по литературным данным, сведения о современном распространении птиц в исследуемом районе – по литературным данным и материалам собственных исследований.

Результаты

В фауне стоянки выявлено 11 видов птиц, относящихся к 7 отрядам:

Отряд Гагарообразные *GAVIIFORMES*

Краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763).

Материал: ulna (слой Д²-Д³).

В ископаемом состоянии в Крыму вид не известен.

В настоящее время очень редкая птица Крыма. Единичные встречи у южных берегов полуострова зафиксированы в зимний период и в миграционные сезоны (Бескаравайный, 2008).

Чернозобая гагара *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758).

Материал: coracoideum - 2 кости.

В фауне раннего голоцена или плейстоцена Крыма вид не найден.

В настоящее время пролетная, зимующая и летнекочующая птица Крыма (Костин, 1983). В исследуемом районе встречается преимущественно в зимний, а также в позднеосенний или ранневесенний сезоны.

Отряд Поганкообразные *PODICIPEDIFORMES*

Серошекая поганка *Podiceps grisegena* (Boddaert, 1783).

Материал: humerus.

В фауне раннего голоцена или плейстоцена Крыма вид не найден.

В настоящее время пролетная и зимующая птица Крыма (Костин, 1983). В исследуемом районе встречается преимущественно в позднеосенний и зимний сезоны.

Отряд Пеликанообразные *PELECANIFORMES*

Большой баклан *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758).

Материал: ulna (кв. 24, гл. 0,5-0,7), ulna, coracoideum.

В фауне раннего голоцена или плейстоцена Крыма вид не найден.

В настоящее время пролетная и зимующая птица южного побережья Крыма (Костин, 1983). В исследуемом районе обычный вид в позднеосенний и, особенно, в зимний сезоны.

Отряд Гусеобразные *ANSERIFORMES*

Кряква *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758.

Материал: coracoideum – 2 кости, radius.

Трижды найдена в различных верхнеплейстоценовых захоронениях Горного Крыма (Тугаринов, 1937; Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988). В фауне раннего голоцена Крыма вид не находили.

В настоящее время гнездящаяся, пролетная и зимующая птица Крыма (Костин, 1983). В исследуемом районе в массе встречается в позднеосенний и, особенно, в зимний сезоны.

Морская чернеть *Aythya marila* (Linnaeus, 1761).

Материал: humerus.

В фауне раннего голоцена или плейстоцена Крыма вид не найден.

В исследуемом районе встречается у морского берега преимущественно в зимний период.

Гоголь *Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758).

Материал: ulna (слой А), coracoideum.

В Крыму известна одна находка этого вида плейстоценового времени – в фауне палеолитической стоянки Аджикоба в восточной части Горного Крыма (Воинственский, 1967; см. также: Барышников, Потапова, 1988).

В исследуемом районе изредка встречается преимущественно в зимний период.

Длинноносый крохаль *Mergus serrator* Linnaeus, 1758.

Материал: coracoideum (слой Д).

В Крыму в ископаемом состоянии вид был отмечен дважды – в фауне палеолитической стоянки Аджикоба в восточной части Горного Крыма и фауне мезолитической стоянки Мурзак-коба в юго-западной части Горного Крыма (Воинственский, 1967; см. также: Барышников, Потапова, 1988).

В настоящее время изредка встречается в исследуемом районе преимущественно в зимний период.

Утиные? Affinis *Anatidae*?

Материал: диафизы – 7 костей.

При анализе костного материала было отмечено, что кости уток разных видов существенно отличались от костных остатков других птиц значительно более светлой окраской. Среди большого количества неопределимых костных фрагментов было найдено 7 диафизов трубчатых костей, отличающихся такими особенностями окраски. По величине они были сходны с костями разных видов уток средних размеров.

Отряд Курообразные *GALLIFORMES*

Перепел *Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758).

Материал: humerus – 2 кости, tibiotarsus – 2.

Этот вид неоднократно находили в различных верхнеплейстоценовых и раннеголоценовых захоронениях Горного Крыма (Тугаринов, 1937; Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988; Gavris, Taykova, 2004).

В настоящее время на южном побережье Крыма – обычная, иногда массовая осеннепролетная и единично встречающаяся на весеннем пролете птица.

Отряд Журавлеобразные *GRUIFORMES*

Дрофа *Otis tarda* Linnaeus, 1758.

Материал: coracoideum – 26 костей, scapula – 35, carina sterni – 7, humerus – 4, ulna – 4, radius – 2, carpometacarpus – 2, femur – 5, tibiotarsus – 26, tarsometatarsus – 25. На большинстве костей ($n=124$) были обозначены слои. Распределение костных остатков дроф по слоям следующее: слой А – 40 костей, В – 14, АВ – 12, Д – 58. Кроме того, среди неопределимых костных остатков имелось большое количество фрагментов эпифизов и диафизов трубчатых костей от очень крупных птиц, которые, по всей видимости, тоже принадлежали дрофам.

Остатки дроф найдены в ряде раннеголоценовых захоронений Горного Крыма (Тугаринов, 1937; Громов, 1953; Воинственский, 1967).

В настоящее время вид распространен в степных районах Крыма. В горах или на южном побережье дрофы появляются только зимой при катастрофических изменениях погоды (см. ниже).

Отряд Голубеобразные *COLUMBIFORMES*

Сизый голубь *Columba livia* Gmelin, 1789.

Материал: саркометасарпус.

Костные остатки этого вида часто находили в различных верхнеплейстоценовых и раннеголоценовых захоронениях Горного Крыма (Тугаринов, 1937; Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988).

В настоящее время сизые голуби изредка гнездятся на приморских скалах южного побережья Крыма (Костин, 1983). В исследуемом районе изредка встречаются в прибрежных биотопах.

Количество идентифицированных до вида костных остатков птиц, возможное количество особей, а также сведения об общем количестве костных фрагментов птиц, найденных в Ласпи–VII, приведены в таблице.

Таблица

Видовой состав и количество костных остатков птиц
из стоянки Ласпи–VII

Вид	N/n
<i>Gavia stellata</i>	2/1
<i>Gavia arctica</i>	2/2
<i>Podiceps grisegena</i>	1/1
<i>Phalacrocorax carbo</i>	3/2
<i>Anas platyrhynchos</i>	3/2
<i>Aythya marila</i>	1/1
<i>Bucephala clangula</i>	2/1
<i>Mergus serrator</i>	1/1
<i>Coturnix coturnix</i>	4/2
<i>Otis tarda</i>	136/35
<i>Columba livia</i>	1/1
<i>Anatidae?</i>	7
<i>Aves indet.</i>	582

Примечание:

N – количество идентифицированных костей;

n – минимально возможное количество особей.

Обсуждение

Итак, всего в исследуемом захоронении выявлено 11 видов птиц. Восемь видов в раннеголоценовой фауне Крыма найдены не были, пять – не отмечены и в фауне более ранних эпох. Все найденные виды известны в составе рецетной фауны Крымского полуострова – в

разные сезоны они могут быть встречены на южном побережье Крыма. Почти все костные остатки крупных видов птиц имели характерные разрушения, свидетельствующие о том, что кости были разгрызены, некоторые костные обломки были обожжены. Очевидно, что большинство костных остатков птиц попало в захоронение в качестве добычи древнего человека.

Стоянка Ласпи–VII, в отличие от других мезолитических стоянок Крыма, имеет большую серию ($n=12$) радиоуглеродных дат, полученных в лабораториях разных стран (Телегин, 1982). Относительно небольшой разброс в датах – от 5550 ± 380 до 7150 ± 130 лет до н.э. – не показывает закономерных связей ни со слоем, ни с исходным материалом, использованным для анализа (уголь, раковины моллюсков или кость), ни с лабораторией, в которой определяли возраст, и, по-видимому, в основном отражает погрешности метода. Поэтому для приближенного определения возраста захоронения методически допустимо было вычислить среднюю из всех полученных дат. Она оказалась равна 6513 ± 175 лет до н.э. Это свидетельствует о том, что существование стоянки (и период накопления костных остатков птиц) пришлось на бореальный этап голоцена. В этот период в Крыму продолжалось постплейстоценовое потепление, начавшееся еще на пребореальном этапе голоцена.

подавляющее большинство костных остатков птиц, найденных в Ласпи–VII, принадлежало дрофе (таблица). Согласно актуалистическим наблюдениям, дрофы, зимующие обычно в степных районах к северу от Крымских гор, появлялись в горах и на южном побережье Крыма исключительно в зимнее время. Случаи появления, образования многочисленных скоплений и массовой гибели дроф на южном побережье Крыма во время резких похолоданий и сильных снегопадов многократно описаны в литературе (обзор см.: Никольский, 1891; Костин, 1983). Дрофы часто появлялись на Южном побережье ослабленными, их легко добывали палками, часто птицы сотнями гибли от истощения. Таким образом, древние обитатели стоянки не только могли охотиться на дроф специально, но и просто ловить ослабленных птиц или подбирать погибших. Обилие костных остатков дроф практически во всех слоях стоянки – от верхних до нижних (см. выше) – свидетельствует о том, что появление этих птиц на южном побережье происходило достаточно часто и охватывало весь период ее существования.

Для дроф характерен значительный половой диморфизм в размерах. Соотнося величину костей (или их крупных фрагментов) дроф из Ласпи–VII с величиной соответствующих костей скелета рецентных птиц, пол которых был известен, часть костных остатков можно было

разделить на две размерные группы. Соотношение остатков от крупных и мелких особей оказалось равным 1/1,7 ($n=35$), что соответствует приблизительно двукратному превышению количества самок над количеством самцов. Это, в общем, сопоставимо с соотношением самцов и самок в современных популяциях у этого вида, для которых оно равно 1/2,5 (Исаков, Флинт, 1987). Костные остатки крупных и мелких особей отмечены во всех слоях стоянки. Учитывая, что во внегнездовой период дрофы чаще всего образуют однополые стаи, можно предположить, что в зимний период на южном побережье оказывались не отдельные стаи, перелетевшие через горы, а целые популяции.

Обращает внимание, что костные остатки дроф, кроме стоянки Ласпи–VII, обильно представлены в фауне большинства мезолитических стоянок Крыма, существование которых приходится преимущественно на ранний голоцен, когда началось послеледниковое потепление климата. В то же время в фауне стоянок эпохи палеолита и в других местонахождениях ископаемой фауны времени последнего оледенения, включая местонахождения, расположенные в пределах современной степной зоны, данный вид не был найден ни разу (рисунок). Это может свидетельствовать о том, что в позднем плейстоцене дрофа не населяла степи Крыма и, вероятно, северного Причерноморья [согласно современным данным, в Крым на зимовку прилетает значительное количество птиц северных популяций (Костин, 1983)], а появилась в этом регионе только в голоцене – после начала трансформации перигляциальных степей в степи современного типа.

Видовой состав найденных в захоронениях птиц, некоторые особенности их костных остатков, а также актуалистические наблюдения позволяют судить о сезонности попадания остатков птиц в захоронение. Например, полное отсутствие костей молодых особей свидетельствует о том, что птицы могли попадать в захоронение не в летний период. Только сизый голубь может быть причислен к птицам, встречающимся в данной местности круглогодично, а другие виды появляются здесь сезонно.

Перепел встречается в районе исследований только как сезонный мигрант. В период осенней миграции, преимущественно в сентябре, эти птицы часто образуют массовые предлетные скопления на южном побережье и являются здесь объектом интенсивной охоты. В весенний период пролетные перепела появляются на южном побережье единично и нерегулярно. Поэтому костные остатки перепелов, скорее всего, попадали в захоронение в осенний период, когда эти птицы в массе скапливались на побережье. О том, что костные остатки

дроф могли попасть в захоронение исключительно в зимнее время, уже упоминалось (см. выше).



Рис. Присутствие (черные фигуры) или отсутствие (светлые фигуры) костных остатков дроф в авифауне раннеголоценовых (кружки) и позднеплейстоценовых (квадраты) захоронений в Крыму (по: Тугаринов, 1937; Громов, 1953; Воинственский, 1967; Барышников, Потапова, 1988; Gavris, Taykova, 2004; Vremir, Ridush, 2005; А.Н. Цвелых, неопубликованные данные)

Водоплавающие птицы (гагары, поганки, утки, большой баклан) встречаются у морских берегов южного побережья Крыма преимущественно в осеннее-зимний период. Наши наблюдения в исследуемом регионе свидетельствуют, что относительно стабильные скопления водоплавающих птиц образуются здесь преимущественно в зимний период. Значительная доля остатков водоплавающих птиц, выявленных на стоянке, свидетельствует в пользу того, что древние люди специально охотились на пернатую дичь на морском побережье, а также о том, что зимовочные (или миграционные) скопления этих птиц были довольно многочисленными. Во время массовых зимовок водоплавающих ослабевшие особи часто держатся у берега и становятся легкой добычей прибрежных охотников. Нередко такие птицы оказываются на берегу после штормов. Древние обитатели стоянки могли добывать ослабленных птиц у берега или просто подбирать погибших.

Таким образом очевидно, что добыча (и соответственно накопление большинства костных остатков) дроф, перепелов и водопла-

вающих происходила в осенне-зимние сезоны. Поэтому найденные в Ласпи–VII виды птиц представляют преимущественно зимнюю и осеннюю орнитофауну прибрежной зоны южного побережья Крыма.

Литература

- Барышников Г.Ф., Потапова О.Р., 1988. Птицы среднего палеолита Крыма // Труды Зоол. ин-та АН СССР, т.182. - С.30-63.
- Бескаравайный М.М., 2008. Птицы морских берегов Южного Крыма. Симферополь: Нижняя Ореанда. - 160 с.
- Воинственский М.А., 1967. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого, вып.4. - С.4-76.
- Громов И.М., 1953. Фауна позвоночных тарденуазской стоянки Мурзак-Коба в Крыму // Мат-лы и исслед. по археологии СССР, № 39 - С.459-462.
- Костин Ю.В., 1983. Птицы Крыма. - М.: Наука. - 241 с.
- Никольский А.М., 1891. Позвоночные животные Крыма // Зап. Импер. Акад. наук, т. 68, № 4. - С.1-484.
- Телегін Д.Я., 1982. Мезолітичні пам'ятки України (IX-VI тисячоліття до н.е.). - Київ: Наукова думка. - 256 с.
- Тугаринов А.Я., 1937. Птицы Крыма времени вюрмского оледенения (по материалам раскопок крымских пещер) // Труды Советской секции международной ассоциации по изучению четвертичного периода, вып.1. - С.97-114.
- Исаков Ю.А., Флинт В.Е., 1987. Семейство Дрофиные // Птицы СССР. Куроподовые, журавлеобразные. - Л.: Наука. - С.465-502.
- Gavris G., Taykova S., 2004. Aves from Karabi-Tamchin cave // Etudes et Recherches Archeologiques de l'Universite de Liege, v.104. - P.295-297.
- Vremir M., Ridush B., 2005. The Emine-Bair-Khosar "Mega-Trap" (Ukraine) // Mitt. Komm. Quarterforsch. Osterr. Akad. Wiss., v.14.- P.255-259.

Новые данные по географической изменчивости и систематике чернобровой (*Acrocephalus bistrigiceps*) и восточной дроздовидной (*A. orientalis*) камышевок

И.М. Малых¹, Я.А. Редькин²

¹Кафедра зоологии позвоночных,

Московский государственный университет

bistrigiceps@gmail.com

²Зоологический музей

Московского государственного университета

yardo@mail.ru

New data on geographic variability and systematics of the Black-browed Reed-warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*) and Oriental Reed-warbler (*A. orientalis*). – Malykh I.M., Red'kin Ya.A. – The study is based on processing of collection specimens and is dedicated to comparative analysis of external morphological characters of the mainland and island populations of two species of *Acrocephalus* genus that are considered to be monotypic species. Size and coloration dissimilarity of the mainland birds and the birds from Sakhalin and Southern Kuril Islands (Kunashir, islands of Lesser Kuril ridge) were found for the Black-browed Reed-warbler *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860. Oriental Reed-warblers *Acrocephalus orientalis* (Temminck et Schlegel, 1874) which breed on Japanese Islands north to Hokkaido distinctly differs from the mainland populations by larger size, first of all by longer wing and bill. Therefore small mainland birds should be treated as independent subspecies *A. o. magnirostris* Swinhoe, 1860. Vagrant birds belonged by us to the nominative subspecies are known for southern Sakhalin and south Primorye.

Key words: Reed-warblers, geographic variability, systematics, taxonomy, external morphology, Far East.

На Сахалине, Курильских и Японских островах для целого ряда наземных птиц описаны эндемичные островные подвиды, отличающиеся от форм этих видов, распространенных по соседству на материке. Два вида рода *Acrocephalus*, обитающие в Восточной Азии, в том числе на юге Дальнего Востока России, до сих пор считаются монотипическими (Dickinson, 2003; Нечаев, Гамова, 2009; Kennerley, Pearson, 2010), хотя некоторые сведения о морфологической специфике их островных популяций всё же имеются (Shaw, 1936; Yamashina, 1939; цит. по: Птушенко, 1954; Nishiumi, 1998; Nishiumi et al. 2000). Целью нашего исследования является сравнительный анализ внешних морфологических признаков материковых и островных популяций чернобровой (*Acrocephalus bistrigiceps*) и восточной дроздовидной (*A. orientalis*) камышевок, основанный на обработке коллекционных материалов.

Материал и методы

В основу данного исследования были положены результаты обработки свежих коллекционных сборов сотрудников Зоологического музея МГУ (в дальнейшем изложении ЗММУ) из Забайкалья, Приморского края, островов Сахалин и Кунашир, поступившие в музей в течение последних 20 лет, дополненные изучением фондовых материалов этого и ряда других хранилищ орнитологических коллекций (табл.1).

Помимо коллекции ЗММУ, авторами были обработаны материалы по двум анализируемым видам, хранящиеся в орнитологических собраниях Зоологического института РАН (ЗИН), Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН (БПИ), Дальневосточного государственного университета (ДВГУ), Зоологического музея ННПМ НАН Украины (ЗМ НАНУ), а также Института морской геологии и геофизики Дальневосточного отделения РАН (ИМГиГ). Кроме того, свои сборы по этим видам из различных частей ареала, хранящиеся в коллекции Кировского городского зоологического музея (КГЗМ), были любезно предоставлены нам для исследования В.Н. Сотниковым.

В общей сложности были изучены окрасочные и размерные признаки 204 экземпляров *A. bistrigiceps* и 94 особей *A. orientalis* с Дальнего Востока России, а также с территорий Японии, Монголии и Восточного Китая (табл.1).

Визуальное исследование окраски оперения птиц проводилось при дневном освещении на серийных материалах. Независимо анализировалась окраска экземпляров в свежем пере (добытых в конце августа - сентябре) и в обношенном – брачном наряде (конец мая - конец июля).

Для всех особей выполнялись следующие промеры (табл.2, 4): длина крыла, вершина крыла, длина хвоста, длина цевки, длина заднего пальца и дина его когтя, а также длина клюва, его ширина и высота. Крыло измерялось линейкой при максимальном выпрямлении его на плоскости. Прочие промеры выполнялись штангенциркулем. Длина хвоста измерялась от основания центральной пары до конца крайних рулевых; цевка – от интертарзального сустава до основания среднего пальца; коготь заднего пальца – от его основания сверху; длина клюва оценивалась от переднего края ноздри до конца клюва (длина клюва от ноздри), а также по коньку клюва от заднего края рамфотеки (длина клюва от края рамфотеки), ширина клюва измерялась у его основания на уровне жестких щетинок по бокам верхней челюсти, высота клюва – на уровне заднего края ноздри. Длина вершины крыла оценивалась как расстояние от вершины 11-го махового (первого второстепенного)

до самого длинного из первостепенных маховых (3-го или 4-го). Кроме того, были использованы некоторые промеры, выполненные по свежедобытым птицам, такие как общая длина тела, размах крыльев, длина головы (измеренная штангенциркулем от затылка до конца клюва), а также вес. Из других пластических признаков оценивалась формула крыла (табл.3) – положение вершины 2-го относительно вершин других первостепенных маховых (далее ПМ).

Таблица 1

Объем проанализированного материала

Вид	Регион	Самцы	Самки	Место хранения коллекционных сборов
<i>Acrocephalus bistrigiceps</i>	Материковая часть ареала	113	21	БПИ (15), ЗМ НАНУ (25), ЗИН (33), ЗММГУ (60), КГЗМ (1)
	о. Сахалин	49	8	БПИ (3), ДВГУ (1), ЗММГУ (38), ИМГиГ (4) КГЗМ (3), ЗИН (8)
	о. Кунашир, о-ва Малой Курильской гряды	10	3	БПИ (2), ЗММГУ (7), ЗИН (4)
<i>Acrocephalus orientalis</i>	Материковая часть ареала	66	20	ЗИН (2), ЗММГУ (67), ЗМ НАНУ (17)
	о. Сахалин, Япония	8	-	ЗММГУ (3), ЗИН (4), КГЗМ (1)

Чернобровая камышевка *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860

На существование географической изменчивости у этого вида существует единственное определенное указание Й. Ямашины (Yamashina, 1939; цит. по: Птушенко, 1954). Этот автор отмечал некоторые мелкие различия окраски между экземплярами из Маньчжурии, Сахалина, Хоккайдо и Хонсю, однако в силу чрезвычайной неоднородности имевшегося материала воздержался от его таксономической оценки. На имевшемся в нашем распоряжении материале, действительно удалось установить некоторые отличия между птицами материковых популяций, Сахалина и южных Курильских островов (Кунашир и Малая Курильская гряда).

Наше сравнение окраски оперения птиц из юго-восточного Забайкалья, Восточной Монголии, Маньчжурии, Амурской области, Хабаровского и Приморского края не выявило между ними сколько-нибудь заметных отличий. Для этих популяций в целом свойственна довольно насыщенная буровато-оливковая окраска оперения верхней стороны тела, с довольно сильным развитием темного буровато-коричневого налёта на боках живота, груди и подхвостье. У птиц в

свежем пере сильно развит охристый налёт на вершинах перьев, иногда сохраняющийся в большей или меньшей степени до начала гнездового периода.

Птицы в обношенном (брачном) наряде с Кунашира и островов Малой Курильской гряды по окраске надёжно отличаются как от материковых, так и от сахалинских особей заметно более бледной серовато-оливковой окраской верхней стороны тела, а также заметно меньшим распространением и наименьшей интенсивностью буровато-охристого налёта на груди и боках нижней стороны тела. В свежем пере отличия в окраске верхней стороны тела не столь резки, поскольку маскируются интенсивным охристым оттенком на вершинах перьев, однако, даже не смотря на это, курильские птицы выглядят несколько светлее. Указанные отличия в окраске низа тела заметны значительно четче, чем у обношенных экземпляров.

Сахалинские особи близки к материковым, однако отличаются от них, напротив, более темным буроватым тоном окраски верха с меньшей интенсивностью коричнево-охристых оттенков. Темный оттенок на боках нижней стороны тела у них столь же интенсивен, как и у материковых экземпляров, однако занимает меньшее пространство. В свежем пере различия менее заметны, однако сахалинские экземпляры всё же отличаются чуть более холодным буроватым тоном окраски.

Существуют, кроме того, и размерные различия трех перечисленных группировок (табл.2). Наиболее резко, практически по всем показателям, различаются особи с материка и южных Курильских островов. Курильские птицы наиболее крупные, материковые в среднем самые мелкие. Камышевки, населяющие Сахалин, занимают промежуточное положение между ними. Все их размерные признаки перекрываются с одной стороны с материковыми, с другой стороны – с курильскими птицами. Однако выборка птиц с Сахалина достоверно отличается от материковых по таким показателям, как длина крыла и его вершины ($P < 0,001$), длина хвоста ($P < 0,01$), длина цевки ($P < 0,001$), длина клюва ($P < 0,05$), длина когтя заднего пальца ($P < 0,001$), а также по таким «прижизненным» размерам, как длина головы, размах крыльев и длина тела ($P < 0,001$). Сахалинские птицы более близки по размерам с курильскими, но достоверно мельче их по длине крыла ($P < 0,001$), длине вершины крыла и хвоста ($P < 0,05$), а также по высоте клюва ($P < 0,05$). При сравнении друг с другом отдельных выборок чернобровый камышевка из различных частей ареала на материке каких-либо отличий установить не удалось.

Таблица 2

Размеры чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps*

Размеры (мм) Самцы	Материковая часть ареала		о. Сахалин		о. Кунашир, о-ва Малой Курильской гряды	
	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)
Длина крыла	108	52.0 – 58.9 (54.8 ± 0.2)	42	55.0 – 60.0 (57.0 ± 0.2)	8	56.0 – 60.8 (58.1 ± 0.2)
Длина вершины крыла	99	9.3 – 12.9 (10.9 ± 0.3)	36	10.9 – 14.7 (12.5 ± 0.3)	8	12.4 – 14.8 (13.3 ± 0.2)
Длина хвоста	106	44.3 – 53.2 (48.4 ± 0.2)	38	45.0 – 52.4 (49.5 ± 0.2)	6	47.3 – 53.4 (50.3 ± 0.4)
Длина цевки	109	17.4 – 22.1 (20.4 ± 0.2)	48	20.0 – 23.2 (21.2 ± 0.1)	8	20.4 – 21.7 (21.2 ± 0.1)
Длина клюва от края рамфотеки	97	9.4 – 11.9 (10.9 ± 0.1)	39	10.3 – 12.2 (11.2 ± 0.1)	8	11.0 – 11.8 (11.5 ± 0.1)
Длина клюва от ноздри	97	6.3 – 8.2 (7.4 ± 0.1)	39	7.0 – 8.3 (7.5 ± 0.1)	8	7.5 – 8.1 (7.8 ± 0.1)
Ширина клюва	89	4.4 – 5.6 (5.1 ± 0.1)	37	5.0 – 6.2 (5.4 ± 0.1)	8	5.2 – 5.9 (5.5 ± 0.1)
Высота клюва	89	2.6 – 3.3 (3.0 ± 0.1)	36	2.6 – 3.4 (3.0 ± 0.1)	8	3.1 – 3.5 (3.4 ± 0.1)
Длина заднего пальца	100	6.4 – 8.8 (7.7 ± 0.2)	41	7.2 – 8.5 (7.9 ± 0.1)	8	7.2 – 8.5 (7.9 ± 0.2)
Длина когтя заднего пальца	100	5.2 – 7.1 (6.1 ± 0.2)	40	6.0 – 7.8 (6.9 ± 0.2)	8	6.3 – 7.4 (6.9 ± 0.2)
Длина головы	9	29.4 – 30.5 (29.9 ± 0.1)	20	29.8 – 32.2 (31.0 ± 0.10)	-	-
Размах крыльев	10	169.0 – 181.0 (174.0 ± 0.3)	28	165.0 – 184.0 (176.0 ± 0.4)	-	-
Длина тела	13	110.0 – 138.0 (129.7 ± 0.8)	28	123.0 – 143.0 (135.5 ± 0.4)	-	-
Вес (г)	16	8.0 – 10.5 (9.5 ± 0.2)	32	8.2 – 13.0 (9.8 ± 0.3)	8	10.3 – 11.8 (10.9 ± 0.2)
Размеры (мм) Самцы	Материковая часть ареала		о. Сахалин		о. Кунашир, о-ва Малой Курильской гряды	
	n	lim (M ± m)	n	lim (M ± m)	n	lim
Длина крыла	20	50.0 – 56.5 (53.0 ± 0.2)	8	52.0 – 59.0 (54.2 ± 0.3)	2	53.6; 54.0
Длина вершины крыла	18	8.4 – 12.6 (10.5 ± 0.3)	6	10.4 – 14.1 (11.7 ± 0.4)	2	10.7; 11.2
Длина хвоста	19	41.2 – 50.0 (46.3 ± 0.3)	8	44.5 – 51.6 (47.2 ± 0.3)	2	45.5; 46.3
Длина цевки	20	18.6 – 21.5 (19.8 ± 0.2)	8	19.6 – 21.2 (20.6 ± 0.1)	2	20.0; 21.9
Длина клюва от края рамфотеки	18	10.0 – 12.0 (10.8 ± 0.2)	6	10.3 – 11.4 (10.9 ± 0.1)	2	10.2; 10.4
Длина клюва от ноздри	17	6.5 – 7.9 (7.3 ± 0.1)	6	6.8 – 7.8 (7.4 ± 0.1)	2	6.7; 7.5
Ширина клюва	17	4.3 – 5.5 (5.0 ± 0.2)	6	4.8 – 5.5 (5.2 ± 0.1)	2	4.8; 4.9
Высота клюва	15	2.6 – 3.5 (2.9 ± 0.2)	4	2.8 – 3.1 (3.0 ± 0.1)	2	3.0; 3.1
Длина заднего пальца	18	7.0 – 8.4 (7.7 ± 0.2)	6	7.5 – 8.1 (7.8 ± 0.1)	2	7.8; 8.2
Длина когтя заднего пальца	18	5.1 – 7.0 (5.8 ± 0.2)	6	6.0 – 7.2 (6.4 ± 0.2)	2	5.9; 6.6
Длина головы	4	29.0 – 29.6 (29.3 ± 0.1)	3	30.2 – 30.4 (30.3 ± 0.01)	-	-
Размах крыльев	4	164.0 – 166.0 (165.0 ± 0.1)	5	169.0 – 180.0 (173.0 ± 0.3)	-	-
Длина тела	4	125.0 – 133.0 (127.8 ± 0.3)	5	129.0 – 133.0 (131.2 ± 0.1)	-	-
Вес (г)	3	9.2 – 12.1 (10.2 ± 0.6)	7	8.3 – 10.4 (9.1 ± 0.3)	2	9.9; 11.5

По формуле крыла (табл.3) материковые и сахалинские камышевки весьма схожи. У подавляющего большинства экземпляров вершина 2-го ПМ располагается между вершинами 6 и 7 ПМ или 7 и 8 ПМ, лишь менее чем у 10% особей 2-е ПМ оказывается длиннее или равно 6-му ПМ. У курильских особей (хотя количество проанализированных оттуда птиц очень невелико) число экземпляров, у которых 2-е ПМ больше или равно 6-му, в среднем, видимо, больше (в нашем случае составило 30%).

Таблица 3

Изменчивость формулы крыла самцов чернобровый камышевки
Acrocephalus bistrigiceps

Регион	Изменчивость формулы крыла		
	5>2>=6	6>2>7	7>=2>8
Материковая часть ареала (n=97)	5% (n=5)	66% (n=64)	29% (n=28)
о. Сахалин (n=42)	9% (n=4)	79% (n=33)	12% (n=5)
о. Кунашир (n=10)	30% (n=3)	50% (n=5)	20% (n=2)

Таким образом, проанализированный по данному виду материал по окраске и размерам распадается на три группировки, соответствующие материковой части ареала, острову Сахалин, а также популяциям островов Кунашир и Малой Курильской гряды. Уровень установленных различий, в сочетании с островной изоляцией вполне допускает выделение сахалинских и курильских птиц в самостоятельные географические расы. Вместе с тем пока остается неясным положение птиц, населяющих Японские острова, материалами с которых мы не располагали. Вследствие этого на данном этапе мы воздерживаемся от номенклатурного обозначения намеченных форм.

Восточная дроздовидная камышевка

Acrocephalus orientalis (Temminck et Schlegel, 1874)

По поводу географической изменчивости данного вида существуют некоторые сведения, однако их возможная таксономическая интерпретация ранее не приводилась. Т. Шоу (Shaw, 1936), проанализировав промеры *Acrocephalus orientalis* с острова Хонсю, Китая и Кореи, указал на то, что птицы из Китая имеют более кроткие крылья. В дальнейшем И. Нишиюми (Nishiumi, 1998), сравнив птиц из северо-восточного Китая и северной Кореи с особями с о. Хонсю, пришел к выводу, что островные камышевки имеют достоверно более длинные крылья. В дальнейшем этот же автор провел сравнительное исследование гена контрольного участка митохондриальной ДНК (mitochondrial control region), длиной в 683 пары нуклеотидов, у птиц из Японии и

особей, зимующих в Таиланде (Nishiumi et al., 2000). Экземпляры из двух сравниваемых выборок образовали две сестринские клады, различия между которыми составили 1,23%. Такие различия позволяют предполагать, что дивергенция данных популяций произошла в период около 80 тысяч лет назад.

Мы провели сравнение размерных признаков 8 экземпляров камышевок, происходящих из Японии и Сахалина, с 86 особями из материковой части ареала этого вида. В результате размерные различия в длине крыла полностью подтвердились. Удалось установить, что, при перекрытии большинства размерных показателей, островные особи в среднем крупнее материковых (табл.4). Наиболее резкие отличия отмечаются в длине крыла: у островных птиц этот показатель составляет в среднем 89,1 мм, тогда как у материковых особей среднее значение этой величины лишь 84,0 мм. Среди других промеров с высокой достоверностью ($P < 0,001$) отличаются показатели длины вершины крыла, длины хвоста, цевки, клюва, а также длины когтя заднего пальца.

Таблица 4

Размеры самцов восточной дроздовидной камышевки
Acrocephalus orientalis

Размеры (мм)	Материковая часть ареала		Япония, о. Сахалин	
	n	lim ($M \pm m$)	n	lim ($M \pm m$)
Длина крыла	66	76.1 – 86.5 (84.0 ± 0.2)	8	86.3 – 92.7 (89.1 ± 0.2)
Длина вершины крыла	57	17.2 – 22.5 (19.9 ± 0.2)	8	20.2 – 26.1 (23.8 ± 0.4)
Длина хвоста	53	65.0 – 77.7 (71.7 ± 0.3)	8	71.1 – 78.6 (73.5 ± 0.3)
Длина цевки	65	25.0 – 29.8 (27.8 ± 0.2)	8	27.4 – 30.3 (29.0 ± 0.2)
Длина клюва от края рамфотеки	62	16.8 – 21.3 (18.9 ± 0.3)	7	19.1 – 20.3 (19.5 ± 0.1)
Длина клюва от ноздри	53	10.8 – 13.8 (12.7 ± 0.1)	7	12.5 – 13.7 (13.2 ± 0.1)
Длина головы	11	42.2 – 43.8 (42.9 ± 0.1)	1	45.2
Размах крыльев	11	262.0 – 267.0 (263.0 ± 0.1)	1	277
Длина тела	14	164.0 – 201.0 (191.9 ± 0.7)	1	200
Вес (г)	12	21.3 – 28.5 (26.0 ± 0.4)	1	32.6
Длина заднего пальца	57	9.7 – 12.2 (11.1 ± 0.2)	7	9.9 – 12.0 (11.3 ± 0.2)
Длина когтя заднего пальца	57	7.5 – 9.4 (8.4 ± 0.1)	7	8.7 – 10.7 (9.8 ± 0.3)
Высота клюва	54	7.4 – 9.1 (8.1 ± 0.1)	6	7.6 – 9.2 (8.8 ± 0.2)
Ширина клюва	43	4.7 – 5.7 (5.2 ± 0.1)	6	5.2 – 6.0 (5.6 ± 0.1)

По изменчивости формулы крыла, проанализированные выборки перекрываются, однако среди островных экземпляров ($n=9$) вершина 2 ПМ, расположенная между 3 и 4 ПМ или равная вершине 4 ПМ, отмечена у 8 особей (88,9%), а у материковых птиц ($n=70$) – у 40 камышевок (57,1%). При этом вершина 2 ПМ, располагающаяся между 4 и 5 маховыми, была у 30 материковых экземпляров (42,9%) и только у одной (11,1%) островной птицы. Таким образом, можно предполагать, что особи с более острым крылом среди островных птиц встречаются чаще.

Кроме того, существуют также тонкие окрасочные отличия. Окраска верхней стороны тела островных птиц в обношенном летнем пере более оливково-серая, практически без примеси охристого оттенка. Для материковых птиц в этом наряде характерен чисто-оливковый тон с охристым оттенком, постепенно исчезающим по мере обнашивания оперения. Нижняя сторона тела у островных камышевок имеет слабый серовато-оливковый налёт на боках живота, тогда как у материковых особей даже в обношенном пере на боках живота сохраняется примесь охристого оттенка. В свежем осеннем пере отличия этих популяций выражены ещё резче. Окраска верха островных птиц имеет более холодный серовато-бурый фон, тогда как у материковых камышевок верх яркий – охристо-бурый. Бока живота и подхвостье у островных особей заметно светлее, со слабой примесью охристо-желтого тона. У материковых экземпляров эти участки покрыты интенсивным охристым налётом, а на боках живота, кроме того, имеется заметная примесь буроватого тона.

На основе всех выше перечисленных различий можно заключить, что островные и материковые восточные камышевки представляют собой две четко выраженных географических расы. Поскольку старшее название «*orientalis*» принадлежит именно японским популяциям, они должны рассматриваться в качестве номинативного подвида. Для материковых восточных камышевок удачно подходит имя «*magnirostris*», которое дал Р. Свайно (Swinhoe, 1860) птицам из Амоя (ныне Сямынь, провинция Фокиен, Китай). В описании этой формы указывается, в частности, что верхняя сторона тела птиц «сиенового или желтовато-коричневого цвета», а низ тела «сиеново-желтый». Распространена эта форма, согласно автору описания, на участке от Амоя до Шанхая. Описание окраски, детали распространения, а также явно мелкие размеры, приводимые Р. Свайно, свидетельствуют о принадлежности описанной им птицы к материковой расе. Кроме того, типичными признаками материковой формы обладает экземпляр сборов этого автора из Амоя, хранящийся в коллекции ЗИН.

Таким образом, прежде монотипический вид *A. orientalis* должен быть разделен на два подвида: *A. o. orientalis* (Temminck et Schlegel, 1874), населяющий Японские острова, и *A. o. magnirostris* Swinhoe, 1860, распространенный на материке. Обе эти расы представлены в фауне России. От Забайкалья до долины Амура и побережья Японского моря гнездится *magnirostris*. Номинативный подвид многократно отмечался на Сахалине, хотя его гнездование там до сих пор не доказано (Нечаев, 1991; Нечаев, Гамова, 2009). Кроме того, в коллекции ЗММГУ нами был обнаружен один явно залётный экземпляр самца

этой расы из Приморского края, добытый Л.О. Белопольским в 1945 г. в Суздужинском (ныне Лазовском) заповеднике.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность за предоставленную возможность работы с коллекционными материалами своих учреждений В.М. Лоскоту (отделение орнитологии Зоологического Института РАН, г. Санкт-Петербург), В.А. Нечаеву (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток), О.А. Бурковскому и М.Г. Казыхановой (Зоологический музей ДВГУ, г. Владивосток), А.М. Пекло и А.В. Ключко (Зоологический музей ННПМ НАН Украины, г. Киев), Т.М. Побережной и П.С. Ктиорову (Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, г. Южно-Сахалинск). Мы чрезвычайно благодарны В.Н. Сотникову, проводившему целенаправленные сборы *A. bistrigiceps* в Приморском крае и на Сахалине, за предоставление в наше распоряжение своих материалов по данному виду. Отдельно считаем своим долгом поблагодарить товарищей по экспедиционным поездкам в Приморский край, а также на о. Сахалин Е.А. Коблика, С.Ф. Акуликина, И.В. Ганицкого, И.В. Донченко, А.В. Микулина, М.В. Погибу и А.В. Цветкова, без активного участия которых сбор столь представительного коллекционного материала был бы невозможен.

Литература

- Нечаев В.А. 1991. Птицы острова Сахалин // Владивосток: ДВО АН СССР. - 748 с.
- Нечаев В.А., Гамова Т.В., 2009. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог) // Владивосток: Дальнаука. - 254 с.
- Портенко Л.А., 1950. Новые и редкие находки птиц на крайнем юге-востоке СССР // Докл. АН СССР. Нов. сер., т.70, № 2. - С.319-322.
- Птушенко Л.С., 1954. Род камышевка *Acrocephalus* Naumann J.A. & Naumann J.F., 1811 // Птицы Советского Союза. - М.: Сов. наука. - С.271-310.
- Dickinson E.C. (ed.), 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World // London. - 1039 p.
- Kennerley P., Pearson D., 2010. Reed and Bush Warblers // London: Chistopher Helm. - 712 p.
- Nishiumi I., 1998. Geographic variation in wing length of male Oriental Great Reed Warblers, *Acrocephalus arundinaceus orientalis* // Mem. Natn. Sci. Mus., Tokyo, v.31.- P.257-262.
- Nishiumi I., Pothiang D., Amget B. and Chimchome V., 2000. Comparison on morphology and genes of oriental great reed warblers in Thailand and Japan // Proc. of first & second Symp. on Collection Building and Natural History Studies in Asia.- Tokyo: National Sci. Museum Monographs, v.18.- P.163-170.
- Shaw T., 1936. The birds of Hopei province // Zoologia Sinica, v.15.- P.721-731.
- Swinhoe R., 1960. Ornithology of Amoy // Journal of the Asiatic Society of Bengal, Calcutta, v.29.- P.210-265.

ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПТИЦ

Механизмы коммуникации гусеобразных птиц в свете концепции биологического сигнального поля

К.В. Авилова

Московский государственный университет

им. М.В. Ломоносова

wildlife@inbox.ru

Communication mechanisms of Anseriform birds in the light of the biological signal field conception. – Avilova K.V. – The most species of ducks, especially dabbling, really became the components of the water ecosystems. The morphological investigations of their bills have revealed, besides the specialization of the filtration apparatus, the presence of the “bill tip organ”, the concentration of the mechanoreceptors at the tip of the bill under the nail. Its function today has described only in a general way. Its role in the tactile perception of the items and surfaces is yet undoubted. Besides it, the presence of the Herbst corpuscles is evidence of their sensitiveness to the water fluctuations as the passive location of the distant objects. Also in dabbling ducks the location of the own movements as reverberations from the different objects (the active location) is possible. They have to produce series of vibrations into the water in the process of the feeding. The latter form the so called “mechanical signal biological field” (after N.P. Naumov) in the environment. Such communications in the process of feeding can save time and energy. The parameters of the waves produced with the participation of the upper bill and of their reflections at the same time assimilate with helps of the receptors of the lower bill.

The wildfowl species are very social. They have to coordinate their behavior in the flocks, where they spend much time and need contacts permanently. Therefore they have worked out the unique system of communications, especially peculiar for dabbling ducks with their nocturnal mode of feeding. This system is necessary for the supporting of the minimal individual distance and optimal population density. The biological signal field of the wildfowl may have the importance for the young birds in the course of the collective experience accumulation. The permanent circulation of the information in the environment regulates the activity of birds and represents the important part of their ecological niche.

Key words: Anseriform birds, mechanoreceptors, tactile perception, bill tip organ, communications, active location.

Для птиц, наряду с акустической и зрительной ориентацией важно также восприятие механической информации, которая играет в их жизни огромную роль. Для адекватного восприятия механорецепторных стимулов необходимо такое видовое свойство, как высокая

разрешающая способность сенсорных механизмов. Это свойство, в соответствии с важностью воспринимаемой механорецепторами информации, получило особенное развитие у птиц-фильтраторов, к которым относятся многие гусеобразные.

Параллельно с преобразованием цедильного аппарата клюва у гусеобразных, успешно освоивших водную среду и фактически ставших компонентами водных экосистем, в процессе эволюции на конце челюстей под «ноготком» сконцентрировались по меньшей мере два типа специализированных к механическим и вибрационным раздражителям нервных окончаний, объединенных в механорецепторный комплекс – так называемый «концевой орган клюва». Функциональное значение этого органа до сих пор охарактеризовано лишь в общих чертах (Berkhoudt, 1980; Авилова, 1982; Gottschaldt, 1985). Представляется актуальным обсудить его роль в характерной для речных уток-фильтраторов пространственно-экологической обстановке.

Материал и методы

Кончики клювов уток фиксировали в 5% формалине. После фиксации их промывали водой. Для работы со световым микроскопом по стандартной методике изготавливали замороженные срезы толщиной 10 мкм, которые окрашивали по методу Маллори. Для электронной микроскопии образцы обезжиривали в спирте и ацетоне. После монтажа на предметных столиках, препараты сушили в лиофильной сушке НСР-2 и напыляли золотом в вакууме. После просмотра под сканирующим электронным микроскопом JEOL-JSM-50A, с препаратов изготавливали фотографии, с которыми и работали в дальнейшем. Было подробно изучено 140 образцов клювов 9 видов речных уток.

Результаты и обсуждение

Исследования, проведенные нами ранее методами световой и сканирующей электронной микроскопии более чем на 30 видах отряда гусеобразных, показали наличие концевого органа у всех без исключения видов (Авилова, 1987; Авилова, 1999, 2001). На кончике подклювья – это 3-4 ряда тонких заостренных роговых сосочков, направленных вверх и вперед (рис.1, табл.1). Под роговой оболочкой каждого сосочка сконцентрированы чувствительные к механическим стимулам инкапсулированные нервные окончания двух типов, тельца Грандри и Гербста, ориентированные во взаимно перпендикулярных направлениях.

Под ноготком надклювья симметрично расположены один - два ряда трубочек, оканчивающихся на поверхности эпидермиса овальными или продолговатыми лунками (рис.2). По внутреннему строению эти соединительнотканые трубочки сходны с сосочками подклювья.

Отличия состоят в меньшем количестве механорецепторов в каждой из них (табл.2). Таким образом, в строении органа прослеживается асимметрия, особенно характерная для речных уток (Avilova, 1987).

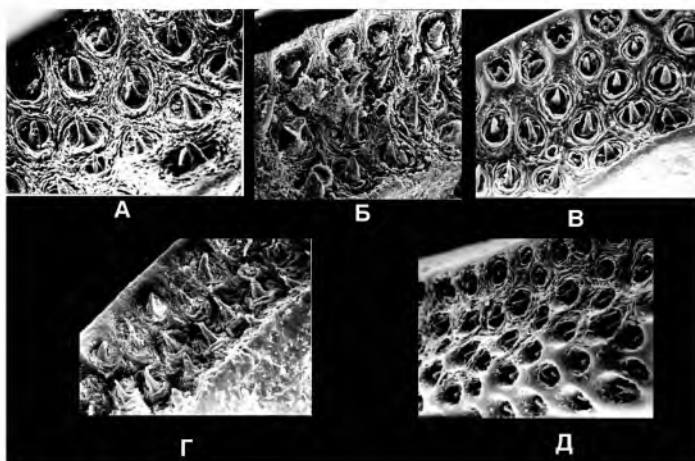


Рис. 1. Рельеф подклювья речных уток (увел.300).

А – кряква, Б – широконоска, В – чирок-свиистунок, Г – чирок-трескунок, Д – чирок-клоктунок.

The surface of the lower jaw of the dabbling ducks (magnification 300).

А – mallard, Б – spoonbill, В – green-winged teal, Г – garganey, Д – Baikal teal

У речных уток – наиболее специализированной группы, перешедшей к преимущественно фильтраторному способу сбора корма, концевой орган характеризуется большим числом (табл.1) и высокой плотностью (до 20 на квадратном миллиметре) роговых сосочков подклювья. Каждый сосочек иннервируется одним нервным волокном, отходящим от тройничного нерва. Такая высокая плотность, при наличии в каждом сосочке до 40 механорецепторных окончаний, сопровождается непропорционально большой площадью представления органа в центральной нервной системе гусеобразных (Gottshald, 1985). Разрешающая способность органа усиливается не только за счет высокой плотности, но и за счет надежной изоляции комплексов друг от друга с помощью плотной соединительной ткани и ороговевших покровов клюва. О его высокой чувствительности можно судить по подвижности роговых сосочков или колпачков подклювья, которая достигается с помощью вспомогательного аппарата, связывающего их с подлежащими структурами, содержащими инкапсулированные механорецепторы (рис.2 и 3).

Все это говорит об огромной важности тактильной информации, получаемой через осязательное поле кончика клюва. Концевой орган речных уток-цедильщиков гораздо асимметричнее, чем у представителей других групп гусеобразных, например, «морских» уток и крохалей (Avilova, 1987). Число сосочков подклювья в нем сильно превосходит число лунок надклювья (табл. 1 и 2).

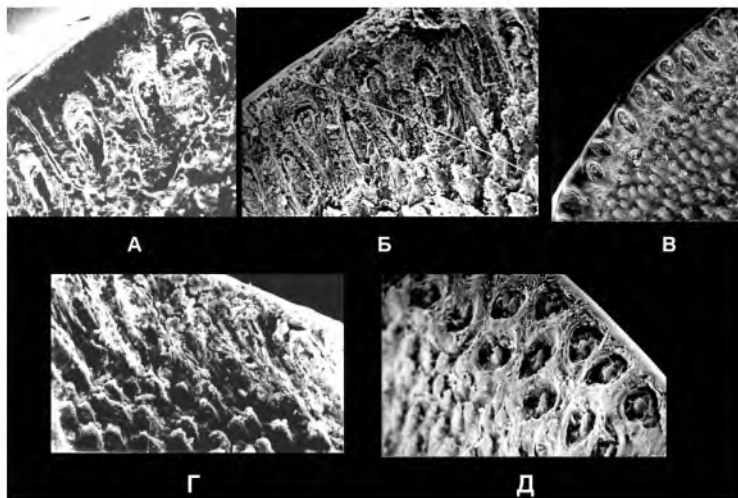


Рис.2. Рельеф надклювья речных уток (увел.300).

А – кряква, Б – широконоска, В – чирок-свистунок, Г – чирок-трескунок, Д – чирок-клоктун.

The surface of the upper jaw of the dabbling ducks (magnification 300).

А – mallard, Б – spoonbill, В – green-winged teal, Г – garganey, Д – Baikal teal

Для утиных характерно сочетание кормовых адаптаций в двух главных направлениях. Во-первых, это щипание травы, во-вторых, особенно у речных уток, сбор массового мелкого корма путем отцеживания из воды, чему способствует всасывание воды при раскрытии и закрывании погруженного клюва. Челюстной аппарат утиных еще на ранних стадиях их эволюции изменялся в сторону увеличения подвижности надклювья. Быстрому разведению челюстей наперекор сопротивлению воды способствовал ряд преобразований в мускулатуре и костных элементах челюстного аппарата. Размах же движений нижней челюсти при кормовых движениях относительно невелик. Этому способствует присутствующий у всех гусеобразных независимый контроль движений верхней и нижней челюстей (Держжинский, 2002).

Таблица 1

Количество механорецепторных комплексов
в подклювье девяти видов речных уток

The number of the mechanoreceptor complexes
in the lower bill tip organ of dabbling ducks

Вид Species	N	Среднее Mean	Мин Min	Макс Max
<i>Anas platyrhynchos</i>	26	207±6,0	124	272
<i>A. acuta</i>	23	229±6,25	180	280
<i>A. clypeata</i>	4	173±14,34	140	200
<i>A. penelope</i>	13	180±6,52	144	210
<i>A. strepera</i>	3	183±28,48	150	240
<i>A. falcata</i>	16	173±3,35	156	210
<i>A. crecca</i>	34	248±6,0	194	350
<i>A. querquedula</i>	11	174±12,06	101	240
<i>A. formosa</i>	7	314±19,84	226	365

Таблица 2

Количество механорецепторных комплексов в надклювье
девяти видов речных уток

The number of the mechanoreceptor complexes
in the upper bill tip organ of dabbling ducks

Вид Species	N	Среднее Mean	Мин Min	Макс Max
<i>Anas platyrhynchos</i>	26	40±2,89	24	56
<i>A. acuta</i>	23	32±1,0	24	44
<i>A. clypeata</i>	4	36±3,22	28	42
<i>A. penelope</i>	13	45±1,38	36	54
<i>A. strepera</i>	3	37±1,45	35	40
<i>A. falcata</i>	16	41±1,21	36	50
<i>A. crecca</i>	34	34±2,23	21	45
<i>A. querquedula</i>	11	39±6,34	26	40
<i>A. formosa</i>	7	71±7,95	36	90

Голландскими орнитологами в ходе экспериментов с применением рентгеновской киносъемки было показано, что для кряквы, типичного фильтратора, характерна высокая частота движений челюстей и языка – до 18 циклов в секунду. Кончик надклювья при каждом цикле описывает дугу, поднимаясь на 15° относительно подклювья, которое остается почти неподвижным (Zweers, 1974). Таким образом, достигается определенная асимметрия движения челюстей при

филтрации воды. Наличие большого числа рецепторных «антенн», их многорядное расположение и относительная неподвижность всего рецепторного поля подклювья в процессе кормежки позволяет предположить ведущую роль именно подклювья в приеме механических колебаний как носителя биологически значимой информации. Наоборот, учитывая небольшое число рецепторных комплексов, их расположение под «ноготком» и отсутствие «антенн», а также большую подвижность надклювья, можно сделать заключение о меньшей чувствительности и более активной роли верхней челюсти в создании серии механических колебаний водной среды. Таким образом, наблюдаемая морфологическая асимметрия находится в соответствии с функциональной.

Структуры, сходные по общему плану организации с концевым органом клюва, описаны и у других животных: рептилий, млекопитающих и насекомых. Примером конвергенции с осязательными структурами клюва гусеобразных могут служить тактильные антенны личинок стрекоз (рис.3).

О функциональном сходстве этих органов у птиц и насекомых можно косвенно судить по сходству в строении их вспомогательного аппарата, главная часть которого (кутикулярный волосок) является аналогом рогового сосочка или колпачка подклювья уток. Он подвижно сочленен с наружными покровами системой мембран и с вершиной рецепторной клетки – апикальным и трубчатым тельцем или их аналогами (рис.3 и 4). В расположении волоска по отношению к соединительной и волокнистой мембране наблюдается хорошо заметная асимметрия, обусловленная, вероятно, существованием точки равновесия, вокруг которой происходит вращение волоска (Иванов, 1973).

Отклонение волоска у личинки стрекозы (сосочка – у гусеобразных) от положения равновесия приводит к изменению положения соединительной и волокнистой мембран, имеющих разную кривизну за волоском и перед ним, что ведет к уменьшению или увеличению давления в его основании и механическим деформациям в апикальном тельце. Они в свою очередь ведут к появлению сил сжатия или растяжения, что служит адекватным механическим раздражением для рецепторов, в результате чего происходит передача внешнего воздействия к рецепторным клеткам, вызывая их возбуждение. В результате в центральные отделы нервной системы поступает информация, связанная с восприятием механических сигналов.

Чтобы охарактеризовать роль концевой органа клюва в восприятии биологически значимой информации, рассмотрим особенности поведения и экологии речных уток. Всем им свойственно преобладание филтраторного типа питания над остальными. Для кормящихся

уток характерны длительные непрерывные сеансы фильтрации с широким охватом трофического поля. При таком типе сбора корма становится понятной преимущественная всеядность, отсутствие избирательности и приуроченность этих птиц к мелководным водоемам, богатым растительными и животными кормами. Они типичные собиратели, которые редко используют преследование пищевых объектов. Известно также, что им свойственна ночная или круглосуточная трофическая активность; особенно часто речные утки кормятся в темное время. То есть птицы могут долго собирать корм, не пользуясь при этом зрением.

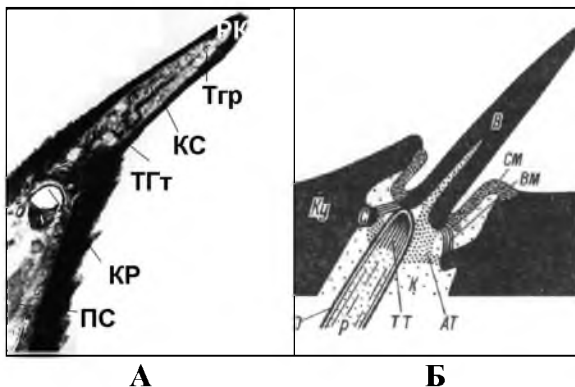


Рис.3. А – Строение концевой органа клюва кряквы (Авилова, 1999).
 РК – роговой колпачок; КС – кровеносный сосуд; ТГр – тельца Грандри;
 ТГт – тельца Гербста; КР – кровеносный синус;
 ПС – плотная соединительная ткань.

The structure of the bill tip organ in the Mallard (Avilova, 1999):
 РК – horned papilla; КС – blood vessel; ТГр – Grandri corpuscles;
 ТГт – Herbst corpuscles; КР – blood sinus; ПС – dense connective tissue.

Б – Строение осязательной антенны личинки стрекозы (Иванов, 1973).
 Ку – кутикула. Р – рецепторная клетка. Вспомогательный аппарат:
 ТТ – трубчатое тельце; АТ – апикальное тельце; ВМ – волокнистая
 мембрана; В – чувствительный волосок; СМ – соединительная мембрана;
 КО – кутикулярная оболочка.

The structure of the tactile antenna in the dragon-fly (Ivanov, 1973).
 Ку – cuticle; Р – receptor cell. Auxiliary apparatus: ТТ – tubular body;
 АТ – apical body; ВМ – fibrous membrane; В – sensitive hair;
 СМ – connective membrane; КО – cuticle cover

Стайность – универсальный, регулярный и устойчивый тип социальной организации гусеобразных. Общение происходит при со-

вместной жизни самок и утят, в однополых стаях селезней и холостых самок, на зимовках в общих скоплениях. Стая – тот тип сообщества, в котором гусеобразные проводят практически всю жизнь, за исключением коротких периодов, связанных с появлением птенцов. К проявлениям повышенной коммуникабельности относятся такие явления, как образование пары в стае еще до проявления территориальности, образование плотных гнездовых поселений, пространственная сегрегация полов у уток, перемешивание и объединение выводков (Иваницкий, 2003).

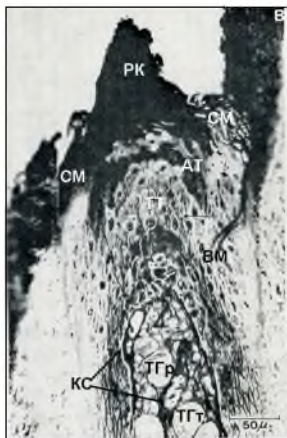


Рис. 4. Сагиттальный срез вершины механорецепторного комплекса подклювья кряквы (из: Berkhoudt, 1980). Обозначения как на рис.3 А и Б.

The sagittal section of the top of the mallard bill tip organ. Marks as on the fig.3 А, Б

Расплывчатость границ индивидуальных территорий часто обуславливает постоянную свободу пространственного размещения особей (Зарубина, 2003). Распределение птиц и их группировок упорядочивается нецентрализованной (без определенного лидера) системой управления, которая базируется на внутривидовых средствах коммуникации. Все это создает предпосылки для развития специфической системы сигнализации. Она необходима как для поддержания минимальной индивидуальной дистанции, так и для сохранения оптимальной плотности популяции.

Взаимное тяготение, стимулирующее постоянные контакты, может быть дополнительным аргументом в пользу необходимости выработки гусеобразными специального механизма восприятия таких контактов. В пределах своего индивидуального пространства все птицы обладают определенной информацией о местности, соседях, ресурсах, убежищах, хищниках, контролируя обстановку органами чувств (Иваницкий, 1989). Они широко используют зрение и слух. У гусеобразных в определенных условиях, в частности – в темноте, в водной среде, в условиях плохой видимости, акустическая информация может

дополняться или заменяться специфическими механорецепторными сигналами.

Роль концевой органа клюва в контактной осязательной рецепции, необходимой при непосредственном анализе пищевых объектов, несомненна. Наличие в этом органе также виброрецепторов говорит о чувствительности клюва уток и к колебаниям, создаваемым внешними объектами, т.е. об их пассивной локации. У многих видов водных животных, кроме того, есть и активная локация, способность к восприятию отраженных колебаний, произведенных самим животным (Айрапетьянц, Константинов, 1974). В этом случае наблюдается опосредованная передача информации, когда сигналами служат не сами элементы поведения животного, а предметы, подвергшиеся с его стороны определенному воздействию.

Более того, возможна и комплексная передача информации, объединяющая два описанных типа – непосредственный и опосредованный (в данном случае пассивный и активный). В таких случаях информационное значение имеют действия животных в сочетании с их результатами, объединяя коммуникативные и познавательные аспекты (Фабри, 1975). Структура и расположение концевой органа клюва, с учетом кормового поведения и социальности, позволяет предположить наличие подобного механизма и у речных уток. В процессе коллективной пищедобывательной деятельности, занимающей у них, как правило, весьма продолжительное время в условиях плохой видимости, в воде создается сложная система механических колебательных возмущений – биологическое сигнальное поле.

Концепция биологического сигнального поля, как один из принципов внутренней организации вида и связей между популяциями, была предложена Н.П. Наумовым (1972, 1975, 1977, 1979). Он писал: *«Сигнальное биологическое поле можно понимать как упорядоченную совокупность изменения организмами исходных физических и химических характеристик мест их обитания, выступающих как совокупность сигналов или система связей, сплачивающих животных в более или менее тесные группы с согласованным поведением»* (Наумов, 1977, с.107).

Развивая эти взгляды, И.А. Шилов отметил способность животных насыщать местообитания информацией, как неотъемлемую характеристику биоценоза: *«В биогеоценологических отношениях имеет значение не только прямое воздействие животных на среду, но и информационный фон, создаваемый ими и играющий специфическую роль в числе других свойств биогеоценоза»* (Шилов, 1977, с.140). При этом он подчеркивал, что организмы, занимающие в биоценозах опре-

деленные экологические ниши, существуют не как самостоятельные единицы, а в форме надорганизменных биологических систем – популяций. Единая система функциональных взаимодействий позволяет популяции чутко реагировать на изменения условий обитания, прежде всего, изменением поведения особей. Это достигается в первую очередь благодаря непрерывному информационному обмену, существующему в форме сигнальных полей различной модальности, среди которых тактильная занимает у некоторых видов, очевидно, особое место.

Благодаря разному восприятию получаемой и продуцируемой визуальной, акустической и механической информации и, соответственно, разным реакциям на нее, популяция выступает как информационно-структурированная система. На основе информации, циркулирующей в популяции, реализуются поведенческие реакции, ведущие к поддержанию ее оптимальной плотности и включающиеся в действие при повышении или понижении плотности популяции. Это повышает ее целостность и устойчивость к негативным воздействиям извне и служит важной составляющей популяционного гомеостаза (Шилов, 1999).

Создание сигнального поля – свойство насыщать среду информацией, сохраняющей свое биологическое значение в течение некоторого времени после того, как она была продуцирована (Розенберг и др., 1999; Никольский, 2003). Биологические сигнальные поля – это всегда совокупность различных оптических, акустических, иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в той или иной среде организмами.

К выделенным Н.П. Наумовым (1977) модальностям, или составляющим сигнального поля – топографической, ольфакторной, визуальной, акустической – нужно добавить и механическую, распространяемую в водной среде обитания. Механическое поле, как и акустическое, обеспечивает координацию поведения и единство реакций индивидов. Механические возмущения водной среды часто имеют ненаправленный характер. Они скорее являются метками в пространстве, за ними не обязательно следует реакция приемника. Такие метки могут играть роль паролей, катализаторов или стоп-сигналов (И. Никольский, 1976).

Объем и актуальность передаваемой информации возрастает для животного вместе с уменьшением срока существования сигнала от топографической модальности к акустической и визуальной (Поярков, 2005). Механическая информация, как наполнение относительно короткоживущего колебательного возмущения среды, должна обладать, таким образом, относительно высокой информационной мощностью, относясь к содержательно емкому типу коммуникаций. Дополни-

ные оттенки, повышающие ценность, ей придает общий биоценотический контекст, в котором взаимодействуют особи одной популяции.

Параметры отраженного сигнала, создаваемого движениями надклювья кормящихся уток, воспринимаются в первую очередь виброрецепторами концевого органа подклювья птиц, служащими приемником информации. Производство сигнала непосредственно в процессе отцеживания корма из воды минимизирует затраты энергии и времени на коммуникации и обеспечивает птиц информацией о взаимном расположении в самых уязвимых для них ситуациях, когда они не могут осматриваться и прислушиваться.

Высокая специализация концевого органа клюва не могла не породить гипотез о его роли в рецепции и ориентации птиц. Мнение голландских орнитологов об этой структуре касается только непосредственного контактного анализа предметов или поверхностей, соприкасающихся с клювом (Berkhoudt, 1980), но практически не затрагивает дистантного восприятия вибраций, которые могут нести самую разную информацию. Это может быть пассивная локация возмущений, созданных партнерами или привлекательными (или опасными) посторонними объектами, а также активная локация отраженных колебаний, произведенных самой птицей и насытивших среду дополнительной, не менее важной информацией.

Дополняя друг друга и перекрываясь, эти источники формируют важную часть биологического сигнального поля в популяции речных уток-фильтраторов, а возможно – и в сообществе, которое состоит из нескольких близких видов. Все это создает условия для непрерывного мониторинга окружающей обстановки в пределах индивидуального пространства популяции или ее части (парцеллярной группировки, выводка и т.п.).

Крайней степенью стайности у речных уток выступают чрезвычайно плотные скопления чирков-клектунов (*Anas formosa*) – «рой». Характерно, что концевой орган клюва этого вида отличается симметрией и несет подвижные концевые «сенсиллы», в отличие от других речных уток, как на кончике подклювья, так и на кончике надклювья (рис.1 и 2). Возможно, это связано с потребностью в большом объеме механической информации, по сравнению с другими утиными, что вызвано в свою очередь необходимостью постоянно поддерживать особенно короткую дистанцию.

Информационная среда популяции может рассматриваться как механизм накопления и обобщения индивидуального опыта (Наумов, 1973). Такой опыт имеет огромное значение для популяций, оказавшихся в постоянно меняющихся условиях, как, например, трансфор-

мированная и, особенно, урбанизированная среда обитания. Усваиваясь через поведение подражания, этот опыт обеспечивает птицам быстрое закрепление в городском пространстве. Биологическое сигнальное поле, влияя на среду обитания и поддерживая постоянные взаимные контакты, важно и для усвоения коллективного опыта молодыми птицами. Известно, что сигнально обогащенная среда необходима для развития сенсорных систем и поведения в целом (Наумов, 1977; Мешкова, Федорович, 1995).

Постоянно циркулирующая в среде обитания информация упорядочивает и канализирует активность животных. На всех уровнях популяционных взаимодействий коммуникации особей обеспечивают при участии специфического группового сигнального биологического поля, создаваемого и воспринимаемого птицами в качестве неотъемлемого компонента их экологической ниши.

Последовательно анализируя, фильтруя и отсеивая как «шум» ненужную информацию, животные превращают внешние сигналы окружающей среды во внутренний образ, осуществляя процесс интериоризации (Розенберг и др., 1999). В этом образе, возникшем в ходе восприятия сигнального поля, находят отражение как поступившие извне фоновые сигналы, так и сигналы, созданные самими донорами и прошедшие определенную трансформацию. Видимо, в психологии реципиентов они играют не меньшую роль, чем поступившие по другим каналам данные о пище, опасности, партнерах и т.п.

К.Э. Фабри (1976, с.11) писал по этому поводу: *«Дистантное восприятие дает животному лишь поверхностную сигнальную информацию. Отражение же собственных действий, собственного поведения, направленного на объекты окружающего мира, дает животному наиболее полноценную информацию об этом мире».*

Это положение органично дополняет как концепцию биологического сигнального поля Н.П. Наумова, так и теорию популяционного гомеостаза И.А. Шилова, и в полной мере может быть применено к специфическим особенностям коммуникации птиц отряда гусеобразных.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность моим учителям по кафедре зоологии позвоночных: Николаю Павловичу Наумову, Игорю Александровичу Шилову, Николаю Николаевичу Карташеву, Феликсу Яновичу Дзержинскому, Курту Эрнестовичу Фабри, а также коллегам, собиравшим материал для исследования и участвовавшим в обсуждении статьи: В.Н. Калякину, П.С. Томковичу, Н.Д. Пояркову, Т.Б. Голубевой, А.Б. Поповкиной, В.Н. Чернышеву.

Литература

- Авилова К.В., 1982. О ранее неизвестном способе ориентации водоплавающих птиц // Зоол. журн., т.62, № 7. - С.1099-1101.
- Авилова К.В., 1999. Осознательный аппарат клюва гусеобразных. 1.Общий очерк // Казарка: Бюл. Раб. группы по гусям и лебедям Вост. Европы и Сев. Азии, вып.5. – С.20-36
- Авилова К.В., 2001. Эволюция механорецепторных систем надклювья и подклювья в отряде гусеобразных. // Проблемы изучения и охраны гусеобразных птиц Вост. Европы и Сев. Азии: Тез. докл. I совещ. 25-27 января 2001 г. - М.: МГУ.- С.6.
- Айрапетянц Э.Ш., Константинов А.И., 1974. Эхолокация в природе. - Л.: Наука. - С.1-512.
- Дзержинский Ф.Я., 1982. Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн., т.62, № 7. - С.1030-1041.
- Зарубина Т.А., 2003. Пространственно-этологическая структура популяций водоплавающих птиц на примере водоемов ГЭС РАН. // Курсовая работа каф. зоологии позвоночных. - Рук. А.Б. Поповкина. - Рукопись.
- Иваницкий В.В., 1989. Индивидуальное пространство у птиц. Структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоол. журн., т.68, № 4.- С.83-93.
- Иваницкий В.В., 2003. Социальная организация гусеобразных. Базовые принципы и основные направления эволюции // Казарка: Бюл. Раб. группы по гусеобразным Сев. Евразии, вып.8. - С.101-124.
- Иванов В.П., 1973. Тонкое строение механорецепторных волосков насекомых. // Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Отв. ред. О.В.Ильинский. - Л.: Наука. - С.140-146.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю., 1996. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде.- М.: Аргус.- С.1-225.
- Наумов Н.П., 1972. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика.- М.: Высшая школа. - С.301-364.
- Наумов Н.П., 1975. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц) // Зоол. журн., т.54, № 6. - С.832-847.
- Наумов Н.П., 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи совр. териологии.- М.: Наука. - С.93-108.
- Наумов Н.П., 1979. Вопросы эволюционной экологии. // Бюлл. МОИП, отд. биол., т.84, № 6. - С.15-25.
- Никольский А.А., 2003. Концепция биологического сигнального поля как экологическая проблема. К 100-летию со дня рождения выдающегося русского эколога Наумова Н.П. // Актуальные проблемы экологии и природопользования, вып.3. - С.94-99.
- Никольский И.Д., 1976. Биоакустическое сигнальное поле как фактор в приспособительном поведении животных // Экология, № 2. - С.14-18.
- Поярков А.Д., 2005. Биологическое сигнальное поле как метатегория коммуникативных процессов. // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Мат-лы науч. конф. 4-8.10.2005.- М.: КМК. - С.201-203.

- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б., 1999. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии.- Самара: Изд-во Самарского науч. центра РАН. - С.1- 396.
- Фабри К.Э., 1975. Типы передачи информации у животных и корни человеческих форм общения // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. - М.: МГУ. - С.140-141.
- Фабри К.Э., 1976. Основы зоопсихологии. Изд-во МГУ. М.: - С.1-286.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. - М.: Изд-во МГУ. - С.1-263.
- Шилов И.А., 1999. Экология.- М.: Высшая школа. - С.1-548.
- Avilova K.V., 1987. The structure and development of mechanoreceptor complexes in Anseriform birds as shown by SEM // Proceedings of the International Symposium on Mechanoreceptors, 11-15.08.1987, Prague, Czechoslovakia. - P.357-360.
- Berkhoudt H., 1980. The morphology and distribution of cutaneous machanoreceptors (Herbst and Grandry corpuscles) in bill and tongue of the Mallard (*Anas platyrhynchos* L.) // Netherlands journal of zoology, 30 (1). - P.1-34.
- Gottschaldt K.M., 1974. The physiological basis of tactile sensibility in the beak of geese // J. Comp. Physiol., vol.A-95. N1.- P.29-47.
- Gottschaldt K.-M., 1985. Structure and function of avian somatosensory receptors // In: A.S. King & J. McLelland (eds.). Form and function in birds, v.3.- London: Academic Press.- P.375-461.
- Zweers, G.A., 1974. Structure, Movement, and Myography of the Feeding Apparatus of the Mallard (*Anas Platyrhynchos* L.) a Study in Functional Anatomy // Netherlands Journal of Zoology, v.24, № 4. - P.323-467.

Некоторые особенности мускулатуры и связочной системы задних конечностей мезозойской зубатой птицы гесперорниса (*Hesperornis regalis* Marsh, 1872)

А.В. Зиновьев

Тверской государственный университет
m000258@tversu.ru

On some peculiarities of hindlimb muscles and ligaments of Mesozoic toothed bird *Hesperornis* (*Hesperornis regalis* Marsh, 1872). – Zinoviev A.V. – Partial reconstruction of hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* based on the fossil and extant comparative anatomical material is provided. Possessing a combination of morphological features characteristic for modern loons and grebes *Hesperornis regalis* was somewhat closer to loons in an overall hindlimb anatomy. The acetabular foramen indicates that femoral head of *Hesperornis* had more restricted excursion in acetabulum in comparison to modern Aves. The development of femoral retractors *m. iliofemoralis* and *m. caudofemoralis* exceeded that of modern foot-propelled diving birds, showing greater protractive forces, applied to the femur during the propulsive stroke. The origin of intermedial and lateral portions of *m. gastrocnemius* reached in *Hesperornis* its maximum, extending proximally beyond *trochanter major* and migrating on the cranial surface of the femur. Ligaments of the knee joint, which show typical avian morphology, allowed a high degree of inward-outward rotation of the tibiotarsus, which has been held close to the body and more likely was enclosed in the thickly feathered skin of the body wall. Flexion-extension movements in the knee-joint were highly reduced by action of well-developed *mm. flexores cruris*, *m. iliofibularis*, postacetabular portion of *m. iliotibialis lateralis*, and *m. femorotibialis medialis*. Intertarsal joint of *Hesperornis* possessed high degree of rotational freedom. In this way it resembled that of loons, showing loon-like manner of tarsometatarsal movements. This loon-like manner, however, was combined with grebe-like movements of toes, which undoubtedly had asymmetrical lobes. *Hesperornis regalis* has chosen its own independent way of mastering the underwater locomotion, which led to the appearance of what became the most specialized avian foot-propelled diver ever known.

Key words: myology, syndesmology, muscles, ligaments, hind limbs, underwater foot-propelled locomotion, *Hesperornis*, loons, grebes

Гесперорнис (*Hesperornis*) принадлежит к отряду Hesperornithiformes, объединяющему компактную группу морских зубатых птиц позднего мела, ныряющих и плавающих с помощью задних конечностей. Начиная с момента открытия в штате Канзас в 1870 году (Marsh, 1872a, b), гесперорнис был объектом многочисленных публикаций. Монография Отниела Марша (Marsh, 1880), предваряемая несколькими работами того же автора (Marsh, 1873, 1875a, b, 1876, 1877), дала первое подробное описание скелета меловой птицы с рядом функциональных интерпретаций. Марш отметил сходство скелета гесперорни-

са со скелетом поганки, предполагая, что мускулатура и подводное передвижение этих птиц должно было быть схожим, равно как и до- быча – рыба. Подавляющее большинство поздних авторов согласились с этими выводами и занимались главным образом выяснением родствен- ных связей гесперорнисов (Shufeldt, 1890; Thompson, 1890; Helm, 1891; Marsh, 1897; Martin et al., 1980; Cracraft, 1982; Houde, 1987; Wit- mer, Martin, 1987; Padian, Chiappe, 1998). Много работ было посвящено описанию новых видов рода и близких родственников гесперорниса (обзор см. Zinoviev, 2011). Лишь немногие работы содержали функ- циональный анализ скелетных элементов меловой ныряющей птицы (Stolpe, 1932, 1935; Gingerich, 1973; Bühler et al., 1988; Богданович, 2003; Naples, Martin, 2004, 2008; Reynaud, 2005, 2006). Настоящая статья подводит итог наших двухлетних исследований в области реконструк- ции мускульно-связочного аппарата и функционального анализа задних конечностей гесперорниса (Zinoviev, 2009, 2010, 2011; Зиновьев, 2010).

Правила реконструкции

При реконструкции мускулатуры и связочного аппарата геспе- рорниса мы пользовались несколькими правилами:

1. Суставные поверхности указывают на положение и особенно- сти движения костей конечностей друг относительно друга. В особен- ности это актуально для так называемых конгруэнтных суставов, ка- кими являются тазобедренный, плюснофаланговые и межфаланговые. Коленный и интертарзальный (не всегда) суставы неконгруэнтны. Конгруэнтность в них достигается связками и хрящами; реконструк- ция последних позволяет судить о характере движений в неконгруэнт- ных суставах.

2. Неровности на костях (бугорки, бугристости, борозды) указы- вают на место крепления мускулов, их сухожилий и связок. Несмотря на то, что места непосредственного крепления мышц и их тонких апо- невров не всегда хорошо различимы, они, тем не менее, дают общее представление о положении мускулов и степени их развития. Напро- тив, связки и сухожилия обычно оставляют заметные следы на костях, богатые шарпеевыми волокнами (Hoyte, Enlow, 1966; Haines, Mohuid- din, 1968; Jones, Boyde, 1974; Benjamin, Ralphs, 1998; Hurov, 1986). Во- локнистый хрящ может формировать участки сухожилий, проходящие поверх гладких поверхностей костей и показывать наличие мускульно- связочных комплексов (Hutchison, 2002).

3. Положение и степень развития реконструируемых мускулов должны соответствовать предполагаемым локомоторным потребностям.

4. Гомология не должна переоцениваться. Хотя гомология меж- ду мускулами задних конечностей гесперорниса и современных птиц

(в особенности гагар и поганок) не раз предлагалась в свете современных знаний об эволюции птиц (Chinsamy et al., 1998; Mayr, Clarke, 2003), мускулатура возможных предков также должна учитываться (см. дискуссии о гомологии и эссенциализме в Hutchinson, 2001).

5. Сходные функциональные результаты могут быть достигнуты с использованием разных морфологических структур. Сходство между костями тазового пояса и конечностей гесперорниса, гагар и поганок не является доказательством их более близкого родства, как было предложено Джоэлом Крэкрафтом (Cracraft, 1982). Высокая степень конвергенции (или параллелизма) должна ожидаться в случае сходных адаптаций.

6. Сходство костно-мышечной системы задних конечностей указывает на сходное их использование, в том числе у ископаемых и современных птиц, ныряющих и плавающих с помощью задних конечностей.

Основные адаптации пояса и тазовых конечностей гесперорниса к подводному плаванию с помощью задних конечностей

Адаптации к подводному плаванию у гесперорниса, как и у современных птиц со сходной локомоцией, выражаются в ряде структурных перестроек:

- 1) Узкий и овальный в сечении таз снижает сопротивление воды при подводном передвижении.
- 2) Короткие и «расставленные» бедра располагают конечности вдоль боков тела, позволяя выносить стопу в гребке над его уровнем.
- 3) Удлиненные тибиотарзусы относят интертарзальные суставы к концу тела, делая гребные движение стопы более эффективными.
- 4) Удлинение проксимального конца тибиотарзуса за счет увеличенных ротулярного отростка и коленной чашечки обеспечивают больше места для мощных флексоров и экстензоров цевки, увеличивая длину их сокращения.
- 5) Латеральная сдавленность и укорочение цевки снижает сопротивление воды при ее ретракции.
- 6) Сопротивление воды при ретракции стопы уменьшается за счет ротации пальцев, снабженных лопастями.

Некоторые особенные черты мускулатуры и связочной системы задних конечностей гесперорниса

Подробное описание мускулатуры и связочной системы задних конечностей гесперорниса дается в одной из наших работ (Zinoviev, 2011). В настоящей статье мы хотели обратить внимание на особенности, наиболее ярко иллюстрирующие специфику локомоторной адаптации этой меловой зубатой птицы.

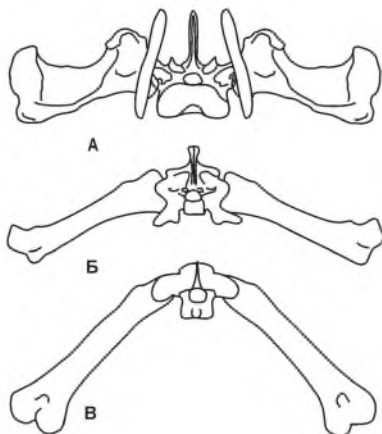


Рис.1. Вид спереди на таз гесперорниса *Hesperornis regalis* (А), краснозобой гагары *Gavia stellata* (Б) и большой поганки *Podiceps cristatus* (В), показывающий положение бедренных костей.

Б и В – по: Курочкин, 1968. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011

Anterior view on pelvi of *Hesperornis regalis* (A), Red-throated Loon *Gavia stellata* (B) and Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* (C) showing the position of femora.

B and C, after Kurochkin, 1968. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

Тазобедренный сустав

Положение противовертлуга, который, в совокупности с ацетабулюмом, формирует суставную поверхность для бедренной кости, указывает на позицию бедренной кости гесперорниса. Она была направлена латерально, а не краниовентрально, как у гагар и поганок (рис.1). Подобное ее положение сочеталось с меньшей экскурсией головки бедренной кости в ацетабулюме, что выразилось во вторичном почти полном закрытии foramen acetabularis.

Тазовая мускулатура (рис. 2, 3, 4).

Тазовая мускулатура, как правило, лучше всего может быть реконструирована на ископаемом материале. Мускулы этого отдела оставляют заметные следы на тазовых и бедренной костях, а также на тибиотарзусе и малой берцовой кости. Для гесперорниса удалось реконструировать десять мускулов и их комплексов. Хорошим развитием отличался комплекс подвздошно-вертельных мускулов, начинающийся на *ala preacetabularis ilii*. *M. iliofemoralis internus*, *m. obturatorius lateralis* и *m. obturatorius medialis* находились в сходном с таковым у гагар положении, однако плечо последнего мускула относительно бед-

ренной кости было больше у гесперорниса. Несмотря на то, что *m. iliofemoralis externus* сильно редуцирован у современных птиц, отсутствует у поганок и мал у гагар, его наличие у гесперорниса прослеживается по месту крепления на большом вертлуге. Большую поверхность постацетабулярной части таза занимали хорошо развитые *m. ischiofemoralis*, *m. iliofemoralis* + *m. caudofemoralis* и *mm. puboischiofemorales*. *Mm. flexores cruris lateralis et medialis* были развиты, однако, как у гагар и поганок, добавочная часть латерального сгибателя голени у гесперорниса, по всей видимости, отсутствовала. Наличие *m. iliofibularis* прослеживается по его месту крепления на малой берцовой кости, а также по отпечаткам лент сухожильной петли на бедренной кости и тибиотарзусе (рис.5). Как минимум, две порции *m. iliotibialis lateralis* были развиты – преацетабулярная и постацетабулярная. Обе важны при гребных движениях и также хорошо развиты у гагар и поганок. Хотя начало *m. ambiens* у гесперорниса реконструировать не представляется возможным, этот мускул у него присутствовал и типичным для современных птиц образом огibal коленный сустав, прободая коленную чашечку.

Мускулатура бедра (рис. 3, 4, 5).

Бедренная мускулатура, отвечающая за движение в коленном суставе, как правило, хуже развита у плавающих под водой с помощью задних конечностей птиц, поскольку движения в коленном суставе у них сильно ограничены (Куручкин, 1968). У гесперорниса подобное состояние достигает своего максимума; его бедро наиболее укорочено и сплюснуто в переднезаднем направлении. Это значительно сократило место начала *m. femorotibialis externus* и *m. femorotibialis internus*. Достаточное место осталось только для *m. femorotibialis medius*, который начинался почти на всей краниальной поверхности бедренной кости.

Коленный сустав (рис. 5, 6А).

Коленный сустав гесперорниса напоминал таковой современных птиц и, в частности, был ближе к таковому поганок. Характерные для сустава крестовидные связки, наряду с менисками и рядом других связок, обеспечивали помимо всего прочего ротационную (пронация-супинация) свободу тибиотарзуса.

Мускулатура голени (рис. 4, 5).

Реконструкция мускулатуры голени затруднена по причине ограниченности места для начала мускулов на бедре и тибиотарзусе. Мускулы, зачастую, не начинаются по отдельности, а делят общие апоневрозы. К счастью, эти апоневрозы оставляют следы крепления на

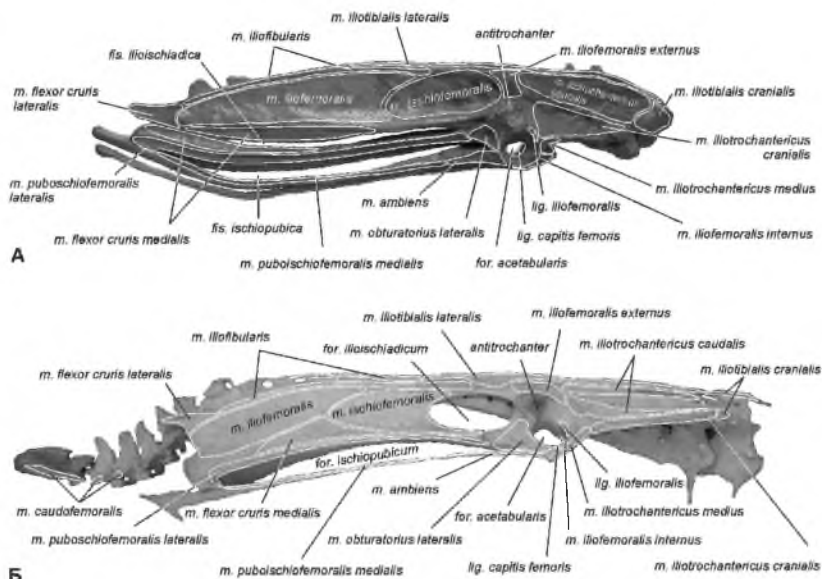


Рис. 2. Таз *Hesperornis regalis* (А) и *Gavia stellata* (Б) с обозначенными креплениями мускулов. Сокращения: AMB, m. ambiens; CF, m. caudofemoralis; FCL, m. flexor cruris lateralis; FCM, m. flexor cruris medialis; IC, m. iliotibialis cranialis; IF, m. iliofbularis; IFE, m. iliofemoralis externus; IFI, m. iliofemoralis internus; IL, m. iliotibialis lateralis; ILF, m. iliofemoralis; ISF, m. ischiofemoralis; ITCD, m. iliotrochantericus caudalis; ITCR, m. iliotrochantericus cranialis; ITM, m. iliotrochantericus medius; OL, m. obturatorius lateralis; PIFL, m. puboischiofemoralis lateralis; PIFM, m. puboischiofemoralis medialis; antitr., antitrochanter; for. acet., foramen acetabularis; fis. ilioisch., fissura ilioischiadica; fis. ischiopub., fissura ischiopubica; for. ilioisch., foramen ilioischiadicum; for. ischiopub., foramen ischiopubicum; l.c.f., lig. capitis femoris; l.i.f., lig. iliofemoralis. Крепления мускулов у гагары по: Вилкокеу (Wilcox, 1952). Не в масштабе. По: Zimoviev, 2011.

Pelves of *Hesperornis regalis* (A) and *Gavia stellata* (B) showing muscular attachments. Abbreviations: AMB, m. ambiens; CF, m. caudofemoralis; FCL, m. flexor cruris lateralis; FCM, m. flexor cruris medialis; IC, m. iliotibialis cranialis; IF, m. iliofbularis; IFE, m. iliofemoralis externus; IFI, m. iliofemoralis internus; IL, m. iliotibialis lateralis; ILF, m. iliofemoralis; ISF, m. ischiofemoralis; ITCD, m. iliotrochantericus caudalis; ITCR, m. iliotrochantericus cranialis; ITM, m. iliotrochantericus medius; OL, m. obturatorius lateralis; PIFL, m. puboischiofemoralis lateralis; PIFM, m. puboischiofemoralis medialis; antitr., antitrochanter; for. acet., foramen acetabularis; fis. ilioisch., fissura ilioischiadica; fis. ischiopub., fissura ischiopubica; for. ilioisch., foramen ilioischiadicum; for. ischiopub., foramen ischiopubicum; l.c.f., lig. capitis femoris; l.i.f., lig. iliofemoralis. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. Not to the scale. After Zimoviev, 2011.

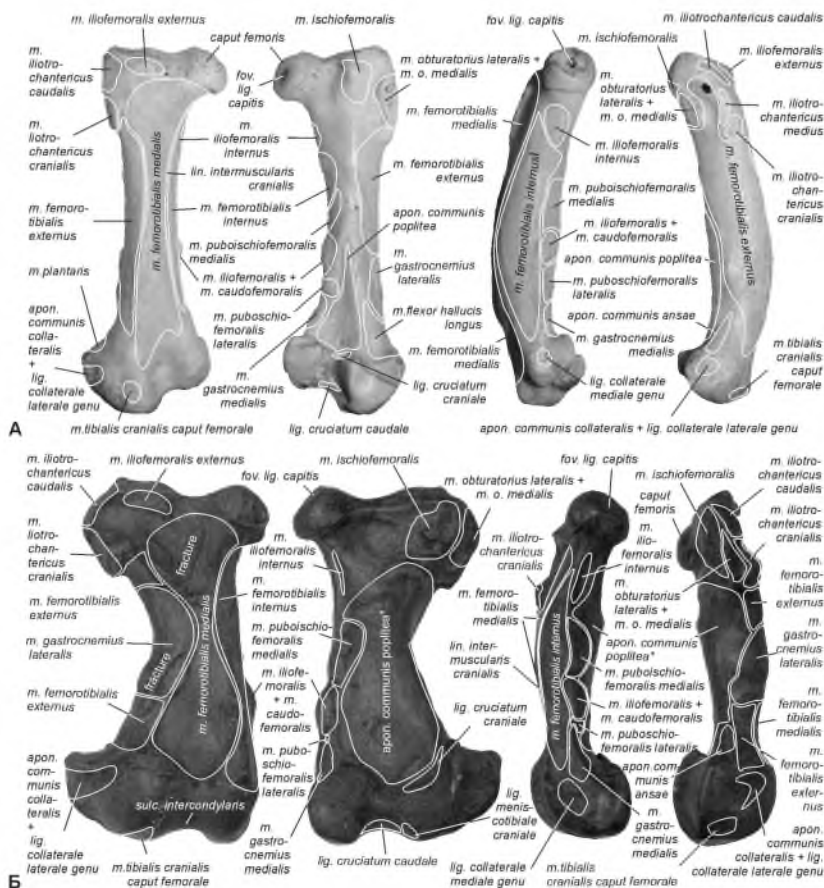


Рис. 3. Правые бедренные кости *Gavia arctica* (А) и *Hesperornis regalis* (Б) краниально, каудально, медиально и латерально, показывающие крепление мышц. Сокращения: ACA, aponeurosis communis ansae; ACC, aponeurosis communis collateralis; ACP, aponeurosis communis poplitea; ACP*, aponeurosis communis popliteus, расширенный у *Hesperornis*; FTE, m. femorotibialis externus; FTI, m. femorotibialis internus; FTM, m. femorotibialis medialis; GI, m. gastrocnemius intermedius; GL, m. gastrocnemius lateralis; GM, m. gastrocnemius medialis; OM, m. obturatorius medialis; PLA, m. plantaris; TCF, m. tibialis cranialis caput femorale; c.f., caput femoris; f.l.c., fovea ligamenti capitis; fr., fracture; l.cr.cr., lig. cruciatum craniale; l.cr.cd., lig. cruciatum caudale; l.c.l.g., lig. collaterale laterale genu; l.c.m.g., lig. collaterale mediale genu; l.i.c., linea intermuscularis cranialis; l.mt.cr., lig. meniscotibiale craniale; s.i.c., sulcus intercondylaris. Крепления мускулов у гагары по: Вилкоксу (Wilcox, 1952). Остальные сокращения см. на рис. 2. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Right femora of *Gavia arctica* (A) and *Hesperornis regalis* (B) in cranial, caudal, medial and lateral aspects showing muscular attachments. Abbreviations: ACA, aponeurosis communis ansae; ACC, aponeurosis communis collateralis; ACP, aponeurosis communis poplitea; ACP*, aponeurosis communis popliteus expanded in *Hesperornis*; FTE, m. femorotibialis externus; FTI, m. femorotibialis internus; FTM, m. femorotibialis medialis; GL, m. gastrocnemius intermedius; GL, m. gastrocnemius lateralis; GM, m. gastrocnemius medialis; OM, m. obturatorius medialis; PLA, m. plantaris; TCF, m. tibialis cranialis caput femorale; c.f., caput femoris; f.l.c., fovea ligamenti capitis; fr., fracture; l.cr.cr., lig. cruciatum craniale; l.cr.cd., lig. cruciatum caudale; l.c.l.g., lig. collaterale laterale genu; l.c.m.g., lig. collaterale mediale genu; l.i.c., linea intermuscularis cranialis; l.mt.cr., lig. meniscotibiale craniale; s.i.c., sulcus intercondylaris. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. For other abbreviations see Fig. 2. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

костях, позволяя восстановить сухожильный каркас мускулатуры голени. Пользуясь последней разработкой в этом направлении (Зиновьев, 2003), удалось доказать у гесперорниса наличие всех семи начальных общих апоневрозов, характерных для современных птиц (рис. 5).

Важные для гребных движений стопы мускулы, разгибающие и сгибающие конечность в интертарзальном суставе, были отлично развиты у гесперорниса и начинались не только на упомянутых общих апоневрозах, но и на удлинённых ротулярном отростке и коленной чашечке. Последние предоставляли место для начала краниальных волокон m. tibialis cranialis и m. extensor digitorum longus, мускулов, игравших важную роль в ретракции стопы. Мощные протракторы стопы также использовали краниальное удлинение тибиотарзуса: на латеральной поверхности увеличенной коленной чашечки начинались волокна m. fibularis longus, в то время как от её медиальной поверхности брали начала волокна медиальной головки m. gastrocnemius. Икроножный мускул был особенно хорошо развит у гесперорниса. Его латеральная часть, помимо типичного начала на aponeurosis communis ansae, распространялась проксимально на латеральную и краниальную поверхности бедренной кости – уникальная черта, не встречающаяся у современных птиц. Гесперорнис обладал хорошо развитым подколенным мускулом, а также слабым подошвенным. Почти целиком на тибиотарзусе и малой берцовой кости начинался m. flexor digitorum longus, в то время как m. flexor hallucis longus, бравший начало на aponeurosis communis poplitea, был, по-видимому, слаб, принимая в виду слабое развитие первого пальца у гесперорниса. На наличие m. fibularis longus, следы начала которого на тибиотарзусе сохранились плохо, указывает строение интертарзального сустава гесперорниса.

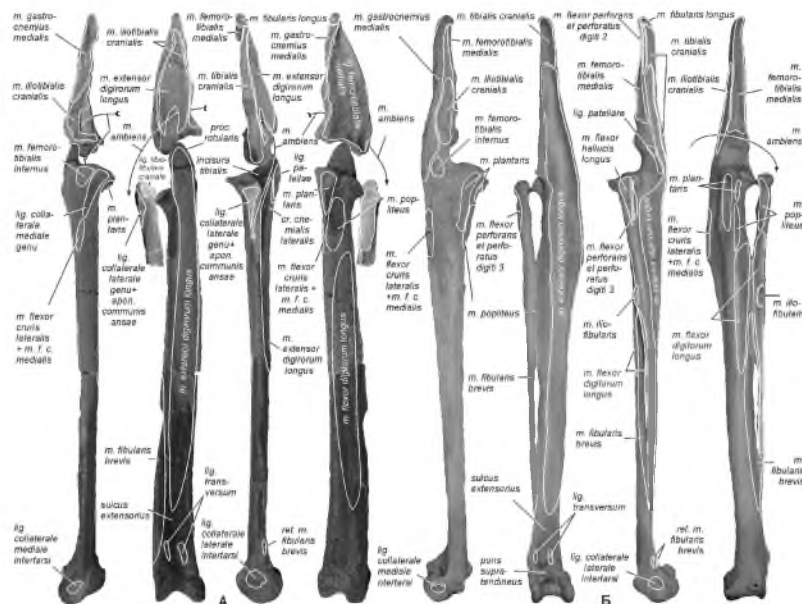


Рис. 4. Правый тибиятарзус и коленная чашечка *Hesperornis regalis* (А) и *Gavia arctica* (Б) медиально, краниально, латерально и каудально, показывающие крепление мышц (коленная чашечка на рис. А дана в зеркальном отражении). Сокращения: EDL, m. extensor digitorum longus; FB, m. fibularis brevis; FL, m. fibularis longus; FPP2, m. flexor perforans et perforatus digiti 2; FPP3, m. flexor perforans et perforatus digiti 3; GM., m. gastrocnemius medialis; PLA, m. plantaris; POP, m. popliteus; TC, m. tibialis cranialis pars tibiotarsalis; c.c.l., crista cnemialis lateralis; i.t., incisura tibialis; l.c.l.i., lig. collaterale laterale intertarsi; l.c.m.i., lig. collaterale mediale intertarsi; l.p., lig. patellae; l.t., lig. transversum; p.r., proc. rotularis; r.i.f., retinaculum m. fibularis brevis; s.e., sulcus extensorius. Крепления мускулов у гагары по Вилкоксу (Wilcox, 1952). Остальные сокращения см. на предыдущих рисунках. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Right tibiotarsus and patella of *Hesperornis regalis* (A) and *Gavia arctica* (B) in medial, cranial, lateral and caudal aspects showing muscular attachments (patella in A is given in mirror view). Abbreviations: EDL, m. extensor digitorum longus; FB, m. fibularis brevis; FL, m. fibularis longus; FPP2, m. flexor perforans et perforatus digiti 2; FPP3, m. flexor perforans et perforatus digiti 3; GM., m. gastrocnemius medialis; PLA, m. plantaris; POP, m. popliteus; TC, m. tibialis cranialis pars tibiotarsalis; c.c.l., crista cnemialis lateralis; i.t., incisura tibialis; l.c.l.i., lig. collaterale laterale intertarsi; l.c.m.i., lig. collaterale mediale intertarsi; l.p., lig. patellae; l.t., lig. transversum; p.r., proc. rotularis; r.i.f., retinaculum m. fibularis brevis; s.e., sulcus extensorius. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. For other abbreviations see previous figures. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

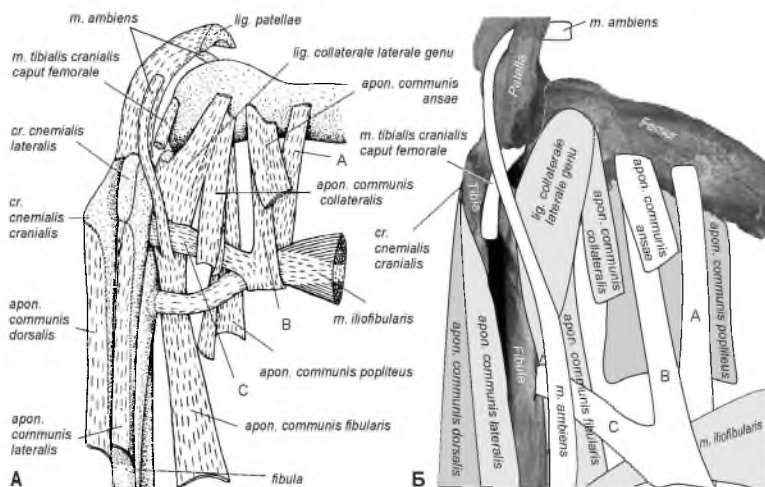


Рис. 5. Левые коленные суставы *Columba livia* (А) и *Hesperornis regalis* (Б) с общими начальными общими апоневрозами мышц голени (бедренная кость и тибия-тарзус в случае Б даны в зеркальном изображении). А – по: Зиновьев, 2003.

В случае Б верхняя часть коленной чашечки удалена. Сокращения: ACF, aponeurosis communis fibularis; ACL, aponeurosis communis lateralis; cr.cn.l., crista cnemialis lateralis; l.p., lig. patellae; F, femur; Fi, fibula; T, tibia; P, patella; A, проксимальная, B, латеральная и C, дистальная ветви ansa m. iliofibularis. Остальные сокращения см. на предыдущих рисунках.

Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Left knee joints of *Columba livia* (A) and *Hesperornis regalis* (B) showing aponeuroses originales communes musculorum cruris (femur and tibia in B are given in mirror view). A, after Zinoviev, 2003. In B, upper part of patella is removed. Abbreviations: ACF, aponeurosis communis fibularis; ACL, aponeurosis communis lateralis; cr.cn.l., crista cnemialis lateralis; l.p., lig. patellae; F, femur; Fi, fibula; T, tibia; P, patella; A, proximal, B, lateral and C, distal branches of ansa m. iliofibularis. For other abbreviations see previous figures.

Not to the scale. After Zinoviev (2011).

Интертарзальный сустав (рис. 6Б).

Суставные поверхности тибия-тарзуса и цевки, участвующие в образовании сустава, не конгруэнтны. Это указывает не только на наличие больших менисков, обеспечивавших эту конгруэнтность, но и на значительную свободу пронации-супинации в суставе. Этим интертарзальный сустав гесперорниса отличается от такового поганок, у

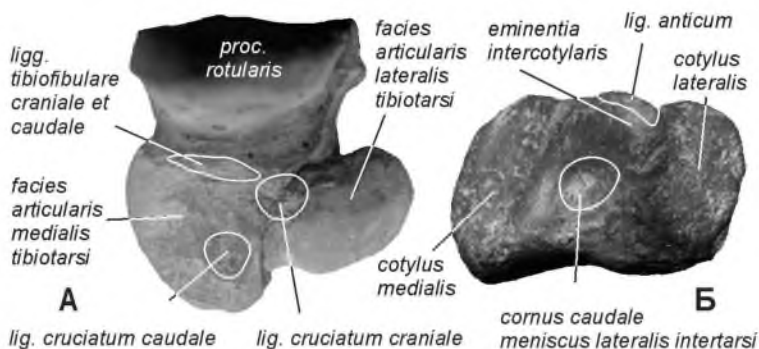


Рис. 6. Проксимальные суставные поверхности правых тибиотарзуса (А) и цевки (Б) *Hesperornis regalis* с местами крепления связок. Сокращения: l.tf.cr., lig. tibiofibulare craniale; По: Zinoviev, 2011.

Proximal joint surfaces of right tibiotarsus (A) and tarsometatarsus (B) of l.tf.cr., lig. tibiofibulare craniale; For other abbreviations see previous figures.
After Zinoviev, 2011.

которых костные поверхности сустава конгруэнтны, и близок к интертарзальному суставу гагар. Сходство довершается наличием lig. anticum, отсутствующей у поганок. Эта связка стабилизирует интертарзальный сустав при супинации цевки, обеспечиваемой m. fibularis brevis (Зиновьев, 2000). С интертарзальным суставом связан тибиаальный хрящ, который крепился у гесперорниса к треугольной области на задней поверхности проксимального конца цевки (рис. 7).

Мускулатура стопы (рис. 7).

К мускулатуре стопы принадлежат мускулы, начинающиеся на цевке и крепящиеся к пальцам. Эти мускулы обычно слабы у птиц, поскольку пальцы снабжаются более мощными мускулами, начинающимися на бедре и тибиотарзусе. На цевке гесперорниса оставили следы четыре мускула. M. extensor brevis digiti 4 необычно хорошо развит, что связано с увеличением четвертого пальца стопы гесперорниса. Степень развития другого мускула четвертого пальца, m. abductor digiti 4, в целом соответствует таковой у гагар и поганок. По следам на цевке можно судить также о наличии у гесперорниса m. extensor digitorum brevis medialis и m. adductor digiti 2.

Обсуждение

Мускулатура и связки задних конечностей гесперорниса, в сочетании со скелетом, показывают замечательную смесь черт, характерных для современных птиц, плавающих под водой при помощи задних конечностей, поганок и гагар. Укороченные и сплюснутые бедра гесперорниса были направлены в стороны в большей степени, чем у современных аналогов. Несмотря на сильную ограниченность движений в тазобедренном суставе, бедро гесперорнисов могло двигаться, участвуя в гребных движениях конечностей. Мощная ретракция бедра обеспечивалась хорошо развитыми *mm. puboischiofemorales* и *m. iliofemoralis*. *M. caudofemoralis*, также принимавший участие в ретракции бедра, обеспечивал помимо этого движение хорошо развитого хвоста. Сильные тазовые мускулы *mm. iliopsoas*, *m. ischiofemoralis*, *m. iliofemorales externus et internus* и *mm. obturatores* контролировали тазобедренный сустав, противостоя побочной ротации, возникавшей при работе протракторов и ретракторов бедра. Связки коленного сустава обеспечивали ротационную свободу тибиятарзуса, который лежал вдоль боковой стенки тела и был заключен, вероятнее всего, под кожу, ее покрывающую. Сгибание-разгибание в коленном суставе было крайне ограничено, частично за счет действия хорошо развитых *mm. flexores cruris*, *m. iliofibularis* и постацетабулярной части *of m. iliotibialis lateralis*, и, частично, за счет *m. femorotibialis medialis*, крепившегося ко всей задней поверхности удлиненной коленной чашечки. Удлинение коленной чашечки и ругозного отростка тибиятарзуса позволило увеличить размеры и экскурсию важных для гребных движений стопы мускулов голени – экстензоров и флексоров цевки. Крайняя степень развития *m. gastrocnemius* выразилась в уникальной миграции его латеральной части проксимально и краниально по бедренной кости. Интертарзальный сустав гесперорниса обладал свободой, обеспечивавшей вращение цевки вокруг продольной оси. Этим он напоминал соответствующий сустав гагар. Гагароподобное движение цевки сочеталось с поганкообразной ротацией пальцев, отороченных лопастями. В отличие от поганок и ископаемого бапторниса, гесперорнисы имели тенденцию к последовательному увеличению четвертого пальца, достигшего максимального развития у *Hesperornis mengeli* (Martin, Lim, 2002) и *H. rossicus* (Panteleyev et al., 2004).

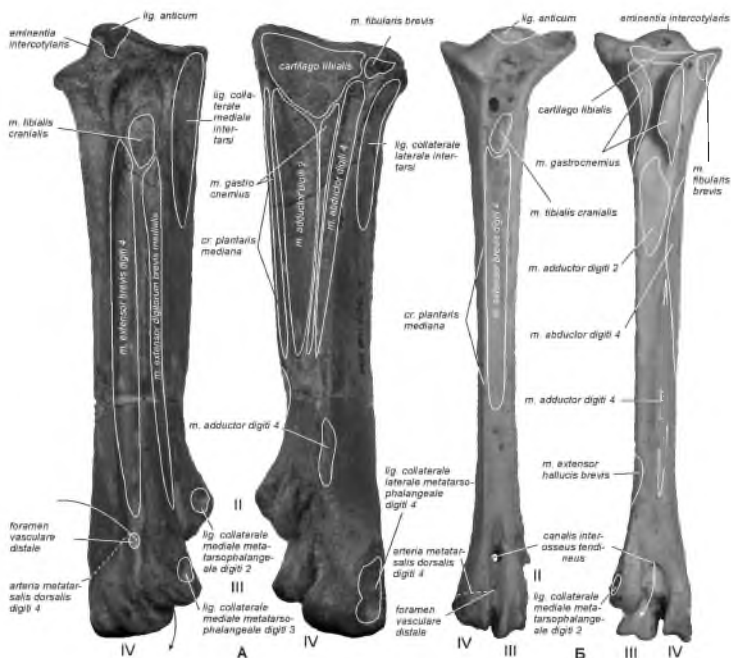


Рис. 7. Правые цевки *Hesperornis regalis* (А) и *Gavia arctica* (Б) тыльно и плантарно с местами крепления мышц. Сокращения: ABD4, m. abductor digiti 4; ADD2, m. adductor digiti 2; ADD4, m. adductor digiti 4; EBD4, m. extensor brevis digiti 4; EDBM, m. extensor digitorum brevis medialis; EHB, m. extensor hallucis brevis; G, m. gastrocnemius; a.m.d.4, branch of arteria metatarsalis dorsalis to the fourth toe; c.i.t., canalis interosseus tendineus; c.p.m., crista plantaris mediana; c.t., cartilago tibialis; e.i., eminentia intercotylaris; f.v.d., foramen vasculare distale; l.a., lig. anticum; l.c.m.mph.2, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 2; l.c.m.mph.3, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 3; II, III, IV, metatarsalia. Крепления мускулов у гагары по Вилкоксу (Wilcox, 1952). Остальные сокращения см. на предыдущих рисунках. Не в масштабе. По: Zinoviev, 2011.

Right tarsometatarsi of *Hesperornis regalis* (A) and *Gavia arctica* (B) in cranial and plantar aspects showing muscular attachments. Abbreviations: ABD4, m. abductor digiti 4; ADD2, m. adductor digiti 2; ADD4, m. adductor digiti 4; EBD4, m. extensor brevis digiti 4; EDBM, m. extensor digitorum brevis medialis; EHB, m. extensor hallucis brevis; G, m. gastrocnemius; a.m.d.4, branch of arteria metatarsalis dorsalis to the fourth toe; c.i.t., canalis interosseus tendineus; c.p.m., crista plantaris mediana; c.t., cartilago tibialis; e.i., eminentia intercotylaris; f.v.d., foramen vasculare distale; l.a., lig. anticum; l.c.m.mph.2, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 2; l.c.m.mph.3, lig. collaterale mediale metatarsophalangeale digiti 3; II, III, IV, metatarsalia. Muscular attachments of *Gavia* after Wilcox, 1952. For other abbreviations see previous figures. Not to the scale. After Zinoviev, 2011.

Заключение

Сходные адаптации нередко приводят к появлению сходных морфологических черт. Гагары и поганки – хороший пример появления такого сходства у филогенетических отдаленных групп, независимо выработавших похожие адаптации к передвижению под водой при помощи задних конечностей. Как показывают исследования, подобный опыт уже существовал во второй половине мелового периода, когда, комбинируя черты, впоследствии «взятые на вооружение» гагарами и поганками, гесперорнис нашел свой, третий путь освоения водных пространств.

Литература

- Богданович И.А., 2003. Морфологические аспекты филогении Hesperornithidae (Ornithurae, Aves) // Вестник зоологии, т.37, № 6. - С.65-71.
- Зиновьев А.В., 2000. Функция короткого малоберцового мускула (m. fibularis brevis) у птиц и механизм стабилизации интертарзального сустава // Зоол. журнал, т.79, № 11. - С.1337-1343.
- Зиновьев А.В., 2003. Начальные общие апоневрозы мышц голени как ключевой объект в миологии задней конечности птиц // Орнитология, вып.30.- С.132-135.
- Зиновьев А.В., 2010. Некоторые особенности связочно-мышечной системы задних конечностей гесперорниса (*Hesperornis regalis*, Hesperornithiformes, Aves) в связи с адаптацией к нырянию // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл. - Оренбург: Изд-во ОГПУ. - С.135.
- Курочкин Е.Н., 1968. Локомоция и морфология задних конечностей плавающих и ныряющих птиц. – Дисс. ... канд. биол. наук. - М.: Палеонтологический институт. - 256 с.
- Benjamin M., Ralphs J.R., 1998. Fibrocartilage in tendons and ligaments - an adaptation to compressive loads // Journal of Anatomy, v.193, no.4. - P.481-494.
- Bühner P., Martin L.D., Witmer L.M., 1988. Cranial kinesis in the Late Cretaceous birds *Hesperornis* and *Parahesperornis* // Auk, v.105, no.1. - P.11-122.
- Chinsamy A., Martin L.D., Dobson P., 1998. Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas // Cretaceous Research, v.19, no.2. - P.225-233.
- Cracraft J., 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Systematic Zoology, v.31, no.1. - P.35-56.
- Cracraft J., 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Systematic Zoology, v.31, no.1. - P.35-56.
- Gingerich P.D., 1973. Skull of *Hesperornis* and early evolution of birds // Nature, v.243. - P.70-73.
- Haines R.W., Mohiuddin A., 1968. Metaplastic bone // J. of Anatomy, v.103. - P.527-538.
- Helm F., 1891. On the affinities of *Hesperornis* // Nature, v.43, no.1112. - P.368.

- Houde P., 1987. Histological evidence of the systematic position of *Hesperornis* (Odontornithes: Hesperornithiformes) // Auk, v.104, no. 1. - P.125-129.
- Hoyle D.A.N., Enlow D.H., 1966. Wolff's law and the problem of muscle attachment on resorptive surfaces of bone // American Journal of Physical Anthropology, v.24, no.2. - P.205-214.
- Hurov J.O., 1986. Soft-tissue bone interface: how do attachments of muscles, tendons and ligaments change during growth? A light microscopic study // Journal of Morphology, v.189, no.3. - P.313-325.
- Hutchinson J.R., 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology, v.133, no.64. - P.1051-1086.
- Jones S.J., Boyde A., 1974. The organization and gross mineralization patterns of the collagen fibers in Sharpey fibre bone // Cell and Tissue Research, v.148.- P.83-96.
- Marsh O.C., 1872a. Discovery of a remarkable fossil bird // Annals and Magazine of Natural History. 4th Series, v.9. - P.326.
- Marsh O.C., 1872b. Preliminary description of *Hesperornis regalis*, with notices of four other species of Cretaceous birds // American Journal of Science. 3rd Series, v.3. - P.360-365.
- Marsh O.C., 1873. Fossil birds from the Cretaceous of North America // American Journal of Science. 3rd Series, v.5, no.27. - P.229-231.
- Marsh O.C., 1875a. Odontornithes, or birds with teeth // American Naturalist, v.9, no.12. - P.625-631.
- Marsh O.C., 1875b. On the Odontornithes, or birds with teeth // American Journal of Science. 3rd Series, V.10, no.59. - P.403-408.
- Marsh O.C., 1876. Notice of new Odontornithes // American Journal of Science. 3rd Series, v.11. - P.509-511.
- Marsh O.C., 1877. Characters of the Odontornithes, with notice of a new allied genus // American Journal of Science. 3rd Series, v.14. - P.85-87.
- Marsh O.C., 1880. Odontornithes, a monograph on the extinct toothed birds of North America // Report of the United States Geological Exploration of the Fortieth Parallel, v.7. - P.1-201.
- Marsh O.C., 1897. The affinities of "Hesperornis" // Nature, v.55, no.1432. - P.534.
- Martin L.D., Lim J.-D., 2002. New information of the hesperornithiform radiation // Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution. - Beijing: Science Press. - P.113-124.
- Martin L.D., Naples V.L., 2008. Mandibular kinesis in Hesperornis // Oryctos, v.7.- P.61-65.
- Martin L.D., Stewart J.D., Whetstone K.N., 1980. The origin of birds: structure of the tarsus and teeth // Auk, v.97, no.1. - P.86-93.
- Mayr G., Clarke J.A., 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // Cladistics, v.19, no.6. - P.527-553.
- Naples V.L., Martin L.D., 2004. Mandibular Kinesis in *Hesperornis* // Proc. 6th Intern. Meet. Soc. Avian Paleont. Evol. - Paris: Sci. Press. - P.46.
- Padian K., Chiappe L.M., 1998. The origin and early evolution of birds // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, v.73, no.1. - P.1-42.

- Panteleyev A.V., Popov E.V., Averianov A.O., 2004. New record of *Hesperornis rossicus* (Aves, Hesperornithiformes) in the Campanian of Saratov Province, Russia // Paleontological Research, v.8, no.2. - P.115-122.
- Reynaud N.F., 2005. Functional morphology of the hindlimbs of *Hesperornis regalis*: a comparison with modern diving birds // 2005 Salt Lake City Annual Meeting of Geological Society of America Abstracts with Programs. - Salt Lake City, Utah, v. 37, no. 7. - P.133.
- Reynaud N.F., 2006. Hind limb and pelvis proportions of *Hesperornis regalis*: a comparison with extant diving birds // Journal of Vertebrate Paleontology, v.26, No.3 Suppl. - P.115A.
- Shufeldt R.W., 1890. On the affinities of Hesperornis // Nature, v.43, no.1104. - P.176.
- Stolpe M., 1932. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel // Journal of Ornithology, v.80, no.2. - P.161-247.
- Stolpe M., 1935. *Colymbus, Hesperornis, Podiceps*: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität // Journal of Ornithology, v.83, no.1. - P.115-128.
- Thompson D., 1890. On the systematic position of *Hesperornis* // Studies at the Museum of Zoology at University College, Dundee, v.1, no.10. - P.1-15.
- Wilcox H.H., 1952. The pelvic musculature of the loon, *Gavia immer* // American Midland Naturalist, v.48, no.3. - P.513-573.
- Witmer L.M., Martin L.D., 1987. The primitive features of the avian palate, with special reference to Mesozoic birds // Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, v.99. - P.21-40.
- Zinoviev A.V., 2009. Notes on hindlimb myology and syndesmology of *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // J. of Vertebrate Paleontology, v.29, no.3. Suppl. - P.207A.
- Zinoviev A.V., 2010. Cretaceous foot-propelled bird *Hesperornis*: its own way // Materialien zum wissenschaftl. Seminar der Stipendiaten der Programme "Michail Lomonosov II" und "Immanuel Kant II" 2009/2010.- Moscow: DAAD.- S.212-216.
- Zinoviev A.V., 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology, v.9, no.1. - P.65-84.

Летние скопления крупных пернатых хищников, и проблема оценки их численности

Е.А. Брагин¹, Т. Катцнер², А.Е. Брагин³

¹*Кустанайский государственный пединститут,
Наурзумский госзаповедник, Казахстан*
naurzum@mail.ru;

²*Университет Западной Вирджинии, США*
todd.katzner@mail.wvu.edu;

³*Ростовский биосферный заповедник, Россия,*
Runestone@yandex.ru

The summer concentrations of large blrds of prey and problem of their number estimation. – Bragin E.A., Katzner T., Bragin A.E. – Ratio between breeding and non-breeding parts in the bird popullations is one of the problematic questions in demography. In the absense of the solid territorial links an application of the traditional methods of count based on visual registration of birds, turns out as a little efficient way. Application of genetic methods for identification of non-breeding eagles using DNA in community at roosting sites has allowed to estimate percent of non-breeding individuals of the Imperial Eagle in the steppe area with scattered forest patches in Kustanay Region of Kazakhstan as 60%.

Key words: eagles, population, roosting site, non-breeding part, genetic methods.

У крупных видов птиц с продолжительным жизненным циклом и поздним наступлением половой зрелости значительную часть популяций составляют не размножающиеся особи (Паевский, 1985). Однако почти все современные оценки численности основаны исключительно на данных учетов гнездовых территориальных особей. Такая ситуация характерна и для оценок численности хищных птиц, в частности орлов. Лишь в немногих работах приводятся данные о соотношении размножающихся и не размножающихся птиц. Так, в Шотландской популяции беркута (*Aquila chrysaetos*) доля молодых птиц – juvenalis (около 1 года) и неполовозрелых – immature (от 18 месяцев до 4 лет) была определена на основе летней встречаемости в 34% (Watson, 1997). Близкие цифры доли холостых особей – 35% для беркута во Франции и 32% для кафрского орла (*Aquila verreauxi*) – приводятся в обзоре В.А. Паевского (1985), однако эти цифры относятся, вероятно, в большей мере к не размножающимся взрослым птицам.

Главная проблема оценки численности не участвующей в размножении части популяции – молодых, неполовозрелых и не имеющих территории взрослых (adult/pre-adult) заключается в отсутствии их привязки к постоянным территориям. Даже о местах их летнего пре-

бывания информация очень часто отсутствует или ее крайне мало. Считается, что неполовозрелые особи орлов и крупных падальщиков широко кочуют в пределах ареала в поисках доступных кормовых ресурсов, и в местах их обилия могут образовывать временные скопления. Происходят ли эти кочевки по каким-то определенным маршрутам, закрепленным на генетическом уровне, или носят случайный характер, всецело определяемый внешними факторами, тоже не ясно.

Сложность представляют учеты и неполовозрелых хищников в местах концентрации из-за их диффузного характера и высокой подвижности самих птиц, перемещающихся в пределах большей или меньшей территории. Между тем динамика численности популяций, на которой фокусируются многие исследования, является производным поло-возрастного состава, уровня смертности в различных возрастных группах и скорости обновления популяции. Причем временной разрыв между накоплением тех или иных изменений указанных параметров и их проявлением в форме изменений гнездовой численности напрямую зависит от продолжительности жизни конкретного вида и возраста наступления половой зрелости. Для крупных хищников этот разрыв, вероятно, значителен. К тому же надо иметь в виду, что какое-то время локальная популяция может сохранять численность за счет подпитки из соседних, более благополучных географических популяций.

Из изложенного следует два вывода. Представления о состоянии того или иного вида/популяции, основанные на учетах территориальных птиц, не совсем верно отражают их реальную численность. Мониторинг гнездовых популяций дает информацию о тренде изменений численности, причины которых проявлялись в течение продолжительного предшествующего отрезка времени. Поэтому принимаемые мероприятия в практике охраны редких видов могут быть уже запоздалыми и малоэффективными.

Материал и методы

Постоянный мониторинг гнездовых популяций крупных хищников (орел-могильник *Aquila heliaca*, беркут *Aquila chrysaetos*, степной орел *Aquila nipalensis*, орлан-белохвост *Haliaeetus albicila*) проводится в Наурзумском заповеднике и в сопредельных районах с 1978 г. В 1990-е годы были обследованы все крупные лесные массивы и получены данные о размещении и численности гнездовой популяции могильника на всей территории распространения островных лесов в Кустанайской области.

С середины 1990-х годов для изучения популяции орла-могильника в Наурзуме проводилось мечение молодых птиц радиопередатчиками, позднее – крылометками, а с 1998 г. были привлечены

методы идентификации особей по ДНК. В качестве генетического материала используются перья. Их образцы ежегодно брались у 90-95% птенцов, выросших в гнездах на всех трех лесных участках заповедника, и у 100% взрослых территориальных птиц, под гнездами которых и у ближайших к ним присад собирали выпавшие перья – в первую очередь маховые и рулевые, а также крупные покровные перья. В отдельные годы дополнительный материал собирали также в лесных массивах – Аманкарагай, Казанбасы и в колках по восточному склону Тургайского плато.

Для выявления уровня филлопатрии и других демографических параметров в 2003 г. были проведены небольшие сборы материала в местах скоплений неполовозрелых птиц в Наурзумском бору, а затем эти сборы продолжили в 2004-2006 гг. В 2004 г. перья собирали в Наурзумском бору в четырехкратной повторности с 5-дневными перерывами (6, 11, 16 и 21 июля). Общий объем составил 1822 образца. В 2005 г. сборы были расширены и включили 885 перьев из Наурзума, 3397 – со склонов плато Кизбeltaу и 387 перьев собрано под присадами на склонах Восточно-Тургайского плато. Сборы 2006 г. составили 2602 образца: 1419 из Наурзума и 1183 с Кизбeltaу. Обработку и анализ материалов 2003 и 2004 гг. провела Д. Рудник (США).

Результаты

Местоположение скоплений, факторы их определяющие и время существования. Постоянные места скоплений неполовозрелых орлов известны в районе Наурзумского заповедника с 1978 г. Одно из них локализовано на территории Наурзумского бора, второе – в 45-50 км к югу на северо-западных склонах останцевого плато Кизбeltaу. В 1990-е годы еще два места обнаружены в 30-35 км от двух предыдущих на склонах Восточно-Тургайского плато, а во второй половине 2000-х годов небольшие скопления регистрировали также в Сыпсыне и Терсекском бору.

Наурзумское скопление занимает участок в центральной части массива. Его площадь и локализация за годы наблюдений несколько раз менялись, возможно, в связи с проходившими пожарами. До середины 1990-х годов орлы концентрировались в нескольких группах старых сосен по краю обширной остепненной прогалины на площади около 0,5 км². Позже они переместились на участок, где после пожара сформировались редкостойные сосняки. Занимаемая ими площадь составляла здесь примерно 1,7-2,0 км². К концу 2000-х годов скопление несколько сместилось и стало более диффузным. Следует особо отметить, что на внешних опушках массива, где располагаются гнездовые участки могильников, неполовозрелые птицы встречались исключи-

тельно редко. К югу от бора ландшафты представлены типчаково-полынными и полынными степями с плотными поселениями желтого суслика (*Spermophilus fulvus*).

На останцовом плато Кизбeltaу скопление локализовано в основном на его северо-западном склоне, вдоль верхней кромки которого на протяжении 3 км тянутся редкие березовые и осинового колки (здесь же располагаются 2 гнездовых участка могильников). Сами склоны, крутизной до 45-50°, в верхней части местами до 60°, на большей части голые или покрыты редкой растительностью. Превышение над расстилающейся внизу равниной составляет около 80 метров. Внизу располагаются комплексные степи, включающие типчаково-ковыльковые, типчаково-полынные, чернополынные и коклековые ассоциации. Эти равнины характеризуются наиболее высокой плотностью поселений желтого суслика.

Условия расположения двух небольших скоплений на склонах Восточно-Тургайского плато аналогичны Кизбельскому с той лишь разницей, что склоны здесь более пологие, а перепад высот не превышает 60 м.

Несмотря на имеющиеся различия, все эти районы объединяет три условия. Во-первых, – приуроченность к крупным массивам плотных поселений желтого суслика. Здесь это основной кормовой объект, как орлов, так и орланов.

Второе условие – наличие деревьев (присад), удобных и безопасных для ночевки и дневного отдыха. В лежащих южнее степях и полупустынях, где суслики столь же многочисленны, неполовозрелые могильники или орланы не встречались ни разу за все годы работ

Третье условие – наличие водоемов в виде котлованов, расположенных в нижней части склонов, и плесов реки Наурзум-карасу южнее Наурзумского бора. В жаркое время орлы регулярно пьют воду и, более того, охлаждаются у воды или прячутся под кустарниками.

На склонах плато Кизбeltaу существенную роль для орлов играют, видимо, также формирующиеся над ними воздушные потоки.

Продолжительность и сроки существования скоплений определяются активностью и численностью основного вида жертв – желтого суслика (на Терсекском участке – сурка). Формируются они в конце апреля - начале мая, что совпадает с началом выхода на поверхность молодых сусликов, и распадаются в конце июля - начале августа, с залеганием сусликов в спячку. Общая продолжительность существования скоплений составляет 2,5-3 месяца.

Структура скоплений и численность. В Наурзумском бору в скоплениях в период наблюдений фиксировались почти исключительно орлы-могильники в возрасте от 1 до 4-5 лет и лишь в отдельные

годы среди поднимавшихся орлов выделялись орланы-белохвосты. В Терсеке, Сыпсыне и на восточных склонах Тургайского плато фиксировались только орлы-могильники.

Кизбельское скопление всегда было поливидовым. Основу его составляют орел-могильник и степной орел. Ежегодно наблюдаются орланы-белохвосты, иногда в довольно большом числе. Из других видов отмечались беркуты, большие подорлики (*Aquila clanga*) и черные коршуны (*Milvus migrans*). Регулярно в числе 2-5 особей встречаются неполовозрелые черные грифы (*Aegypius monachus*), а 30 июня 2010 г. вместе с 37 грифами отмечено 9 белоголовых сипов (*Gyps fulvus*). Соотношение могильников и степных орлов по годам существенно изменялось. В 1978, 1986, 2010 и 2011 гг. доминировали степные орлы, составлявшие около 55-67% наблюдавшихся птиц. Возможно, эти изменения связаны с локальными перемещениями могильников после пожаров. Крупные пожары, уничтожавшие большую часть древесной растительности на склонах Кизельтау, проходили в 1977, 1985, в конце 1990-х годов, в 2009 и 2010 гг. Характерно, что в 2010 и 2011 гг. неполовозрелые могильники отмечались по всей территории Наурзумского бора и в южной части Терсекского бора.

Как показал опыт, визуальные наблюдения и учеты орлов в крупных лесных массивах мало применимы. В Наурзумском бору в местах скоплений орла-могильника одномоментно регистрировалось не более 37 птиц. Общая численность не размножающейся части его популяции на основании этих наблюдений оценивалась в 50-60 особей (Bragin, 2000; Брагин, 2006).

В июне - июле 2004 г. максимальное число наблюдавшихся в скоплении птиц включало 21 орла-могильника и 1 орлана-белохвоста. Генетический анализ собранных перьев дал совершенно неожиданный результат – было идентифицировано 287 особей орла-могильника, 16 орланов-белохвостов и 4 беркута (Rudnick et al., 2008), всего – 307 особей. Это в 14 раз больше того, что наблюдалось, и в 5 раз больше экспертных оценок, сделанных на основании визуальных наблюдений. Хотя по обилию линных перьев можно было ожидать, что наблюдавшиеся птицы – это лишь малая часть отдыхающих здесь орлов.

Открытые ландшафты Кизельтау и высокая точка наблюдений позволяют оценивать общий размер скоплений с большей достоверностью. Но всё же и здесь значительная часть птиц в дневное время находится у котлованов с водой и в степи на местах охоты, не попадая в учеты. В таблице 1 представлены данные учетов, полученные в 2004-2011 гг. Данные за 2010 и 2011 гг. включают и птиц, учтенных у котлованов. В аномально жарком и сухом 2010 г. там было отмечено более 40% всех степных орлов.

Таблица 1

Число учтенных хищных птиц в скоплении Кизбeltaу
The number of Birds of Prey counted in Kizbeltau in 2004-2011

Дата	Степной орел	Орел-могильник	Орлан-белохвост	Беркут	Черный коршун	Черный гриф	Белоголовый сип	ВСЕГО
29.06.2004	7	43	4	1	1	1	-	57
02.06.2005	9	35	5	1				50
23.06.2006	2	12	2	-	-	2	-	26
11.06.2009	12	32	7	-	3	-	-	54
23.07.2009	8	27	1	1	-	1	-	38
27.05.2010	101	24	10	-	-	-	-	134
17.06.2010	67	25	13	-	-	7	1	113
30.06.2010	14	15	5	-	-	37	9	82
08.07.2011	91	28	12	1	-	4	-	135

Огромное количество линных перьев в колках на склонах Кизбeltaу говорит о значительно большей численности птиц, по сравнению с данными учетов. Это совершенно очевидно, если взять среднее число перьев – 3,8, приходившееся на одну идентифицированную особь при анализе материалов из Наурзумского скопления, и соотнести с 3397 перьями, собранными на Кизбeltaу в 2005 г. С учетом того, что ДНК было выделено только из 63,7% перьев (1161 от 1822), получается 569 особей. Из них, в соответствии с долей в учетах 2005 г., на орла-могильника приходится 398. Рассчитанная аналогичным образом (по неполным сборам) численность могильника в Наурзумском скоплении в 2005 г. дает цифру в 138 особей.

Возникает вопрос: остаются ли орлы весь сезон в одном и том же скоплении или перемещаются от одного к другому, иначе в последнем случае прямое сложение числа птиц дает завышенную оценку. В 2009 г. один из могильников, помеченных крылометками, был зарегистрирован 26 мая в Сыпсыне, а 11 июня – в 80 км на Кизбeltaу. Но другая птица в 2010 г. дважды, 27 мая и 30 июня, отмечалась на Кизбeltaу.

Высокую подвижность орлов показывают материалы генетического анализа. В первой партии перьев, собранных 6 июля 2004 г., было идентифицировано 169 особей орла-могильника, во второй (11 июля) – 137, из них 55 новых, в третьей (16 июля) – 157, в том числе 47 не были зарегистрированы ни в первой, ни во второй партиях. В четвертой (21 июля) идентифицировано 80 птиц в том числе 16 новых. Таким образом, каждые 5 дней наурзумская группировка обновлялась в сред-

нем на 31,6%. С учетом этого фактора общая численность неполовозрелых могильников может быть определена здесь в 367 особей.

Таким образом, южная часть степной зоны, на границе распространения лесной растительности, является местом летнего пребывания большого числа молодых и неполовозрелых орлов-могильников. В местах их отдыха и ночевки формируются постоянные крупные скопления, включающие также степных орлов, орланов-белохвостов и в небольшом числе другие виды. Применение генетических методов идентификации показало, что традиционные методы учетов не позволяют оценивать реальную численность таких скоплений. Анализ данных 2004-2005 гг. и их интерпретация по Наурзумскому и Кизильскому скоплениям дает цифру в 367 особей.

В островных борах и колковых лесах, разбросанных среди сухих степей Кустанайской обл. на площади около 32000 км², в настоящее время известно 105 участков гнездования орла-могильника. Общая численность гнездовой популяции оценивается в 120-130 гнездовых пар, т.е. 240-260 взрослых птиц, а с неполовозрелыми птицами – 607-627 особей. То есть, не участвующая в размножении часть популяции составляет около 60% ее численности.

Проведенные исследования показывают, что методы генетической идентификации являются уникальным инструментом для изучения различных вопросов демографии, биологии и поведения крупных пернатых хищников. Наибольшую эффективность они могут принести при долгосрочных исследованиях, превышающих период наступления половой зрелости у объекта изучения.

Литература

- Брагин Е.А., 2006. Пространственная структура популяции орла могильника в Тургайском природном регионе (Казахстан) // Мат-лы III Международ. орнитол. конф. «Совр. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии». - Улан-Удэ. - С.42-44.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. - М.: Наука. - 287 с.
- Bragin E.A. 2000. On the Demography of the Imperial Eagle *Aquila heliaca* in Kazakhstan // R.D. Chancellor, B.-U. Meyburg, eds./ Raptors at Risk. WWGBP / Hancock House. - P.409-413.
- Rudnick J.A., Katzner T.E., Bragin E.A., Rhodes O.E. Jr., DeWoody J.A., 2005. Using naturally shed feathers for individual identification, genetic parentage analyses, and population monitoring in an endangered Eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) population from Kazakhstan // Mol. Ecol., v.14.- P.2959-2967.
- Rudnick, J.A., Katzner, T.E., Bragin, E.A. & DeWoody, J.A., 2008. A non-invasive genetic evaluation of population size, natal philopatry, and roosting behavior of non-breeding eastern imperial eagles (*Aquila heliaca*) in central Asia // Conserv. Genet., v.9. - P.667-676.
- Watson J., 1997. The Golden Eagle. - London: T. & D. Poyser. - 374 p.

Оценка трофических жизненных форм у птиц методами кластерного и факторного анализа

А.Г. Резанов, А.А. Резанов

Московский городской педагогический университет,

Институт естественных наук,

RezanovAG@mail.ru; RezanovAG@ins.mgpu.ru

Assessment of bird trophical life forms by methods of clustering and factor analysis. – Rezanov A.G., Rezanov A.A. – Some trophical life forms of 11 species of Corvidae (Passeriformes) were selected by methods of clustering and factor analysis. They are: 1) tree-bushes (Siberian Jay, Common Jay, Nutcracker, Azure-winged Magpie), 2) terrestrial: with taking of food items from surface of land (Carrion Crow, Jackdaw) and by dragging them (Rook, Chough, Raven), and 3) intermediate group – tree-land (Magpie and Alpine Chough). Factor analysis was the most adequate method for classification of life forms of Corvidae.

Key words: trophical life forms, Corvidae, factor and cluster analysis.

В основу классификации жизненных форм (ЖФ) или биоморф в пределах той или иной группы животных могут быть положены разные критерии, в том числе способы добывания пищи (Гиляров 1989). Под способом добывания пищи, а точнее под *кормовым методом*, мы понимаем поведенческую последовательность, осуществляемую фуражиром в пределах конкретного пространства, в которой за стадией разыскивания корма следует его добывание (Резанов 1996).

Вероятно, самое первое упоминание (4 век до н.э.) о ЖФ птиц мы находим в труде Аристотеля «История животных» (Аристотель, 1996), в котором упоминаются стрижи и ласточки как птицы, добывающие насекомых в воздухе. Начиная с середины 20 века понятие ЖФ птиц, выделенных на основе их *кормового поведения*, вводится в орнитологическую литературу. Г.П. Дементьев (1954; 2-е изд. 2008) выделял в качестве ЖФ животных арктических, лесных, горных, пустынных. При этом Г.П. Дементьев указывал на постоянство способов питания птиц (т.е. кормовых методов – А.Р.), что, как мы считаем, является основой и гарантией наличия стабильных во времени и пространстве трофических ЖФ. М.А. Мензбир (1927; цит. по: Дементьев, 2008) называл это явление «параллелизмом», отмечая, что «влияние местных причин объясняет иногда однообразные изменения, распространяющиеся на целые группы животных».

Большинство работ этого направления посвящено частным ЖФ, выделенным в пределах избранных групп птиц (Юдин, 1951; Кокшайский, 1990; Вахрушев, 1991; Иваницкий, 1991; Давыгора, 1998; Реза-

нов, 2009а,б; Резанов А.Г., Резанов А.А., 2010; Резанов, Ларичев, 2011). В частности, понятие трофической ЖФ активно использовал Н.В. Кокшайский (1990), выделяя такие ЖФ как «ястреб», «канюк», «шилоклювка» и пр. Разработаны также различные общие классификации ЖФ птиц (Шульпин, 1940; Познанин, 1950, 1978; Резанов, 2009в) и классификации ЖФ в пределах конкретных систематических групп (Шапошников, 1952, 1962), составленные на основе их кормового поведения.

Выделение ЖФ у птиц осуществляется, как правило, на интуитивном уровне, на основе общего впечатления исследователя от внешнего облика (морфологического оснащения), экологии и поведения вида. Мы предлагаем метод выделения трофических ЖФ птиц при помощи кластерного и факторного анализов (Резанов, 2000, 2009а,б; Резанов, Резанов, 2010; Резанов, Ларичев, 2011).

Материал и методы

В качестве модельной группы, рассматриваемой для оценки адекватности методов статистического анализа в выделении ЖФ, использовано разнородное по составу семейство *Corvidae* (Passeriformes). Для анализа были выбраны соответственно 14 (Резанов, 2000) и 11 видов (наст. исследование), явно относящихся по своим эколого-поведенческим особенностям к разным ЖФ: *Garulus glandaris*, *Perisoreus infaustus*, *Nucifraga caryocatactes*, *Cyanopica cyanus*, *Pyrrhocorax graculus*, *P.pyrrhocorax*, *Pica pica*, *C.corax*, *C.monedula*, *C.frugilegus*, *C.corone*.

Для создания базы данных по кормовым методам избранных видов птиц использованы многочисленные литературные источники (Зарудный, 1888; Холодковский, Силантьев, 1901; Cornish, 1947; Podmore, 1948; Tully, 1951; Дементьев, Гладков, 1954; Trelfa, 1954; Hugh, 1955; Roberts, 1955; Благодослов, 1960; Пославский и др. 1964; Иноземцев, 1965; Ткаченко, 1966; Иванов, 1969; Holyoak, 1972; Гаврин, 1974; Голованова, 1974; Goodwin, 1976; Hughes, 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983; Лановенко, Кашкаров, 1984; Амеличев, 1989; Бондарев, Реуцкий, 1989; Водолажская, Наумова, 1989; Климов, Сазонтов, 1989; Кныш, 1989; Комаров, 1989; Хохлов, 1989; Хохлов, Тельпов, 1989; Шевченко, 1989; Tichon, 1989; Rolando, Patterson, 1993; Cramp et al. 1994; Фетисов 1999; Delestrade 1995; Волковская, Курдюков, 2003; Березовиков, 2004, 2009а,б; Заболотный, 2004; Лысенков и др. 2004; Прокофьева, 2004; Кузнецов, 2005; Андреев, 2006; Митропольский, 2007; Фадеева, 2007; Мельников, 2008; Морошенко, 2008; Домбровский, 2009 и др., а также наблюдения авторов (Резанов, 1984, 2002,

2006, 2007а-г; 2008а-в; 2009г; Резанов, Резанов, 2009), проведенные в различных регионах Европейской России от Кольского полуострова до Кавказа, в Непале, Шри-Ланке, на побережье Охотского моря и др. При выделении ЖФ врановых мы использовали различные подходы.

Подход 1 – *Анализ цифровых последовательностей (закодированных кормовых методов) без учёта оценки их встречаемости.* По 14 видам врановых птиц, на основе данных цифрового кодирования их кормовых методов (Резанов, 2000), составлена матричная таблица, учитывающая наличие соответствующих цифровых показателей, описывающих тот или иной кормовой метод. Матрица данных обработана с использованием методов кластерного и факторного анализов (Программа Statistica 6.0).

Подход 2 – *Анализ избранных кормовых методов по оценке их встречаемости.* Данный подход основан на анализе оценок встречаемости избранных кормовых методов в кормовых репертуарах анализируемых видов. Для анализа были выбраны распространённые группы кормовых методов, являющиеся характеристиками кормового поведения этих видов. Разработана дифференцированная балльная шкала оценки встречаемости кормовых методов в кормовом арсенале вида: фоновый (отмечен во все сезоны) кормовой метод – 10 баллов; обычный (как минимум в определённые сезоны) – 5 баллов; редкий – 1 балл; необычный – 0,5-0,1 балла. При сомнениях в точной оценке встречаемости того или иного метода, мы ставили его в условную промежуточную категорию и присваивали ей соответствующий балл. Например, не очень обычный метод получал оценку в 3-4 балла и т.п. Использовать в анализе максимальное разнообразие видов врановых и всех известных для них кормовых методов мы посчитали нецелесообразным по причине того, что по ряду видов нет возможности даже приблизительно оценить долю участия используемых кормовых методов в спектре их кормового поведения (особенно в пределах обширного ареала!).

Для оценки принадлежности врановых птиц к различным ЖФ были выбраны только такие виды, по кормовому поведению которых имеются сопоставимые массивы информации. По ранее проанализированным видам (Резанов, 2000) такая информация была представлена неравномерно. Больше всего данных по кормовым методам собрано по вороне (*Corvus corone* в анализе рассмотрен как вид, в составе которого существуют подвиды *C. corone corone* и *C. corone cornix*) (порядка 75 кормовых методов), галке (более 40), грачу (порядка 40), сороке (более 50) и некоторым другим.

Для нового анализа было выбрано 11 видов, принадлежащих к 7 родам, по которым в нашем распоряжении была необходимая информация. Кормовые методы, имеющие незначительные различия (например, сбор корма с земли, с травы и пр. при наземной кормёжке), были объединены в группы кормовых методов. Проанализированы распространённые кормовые методы (раздельно 18 и 12) или их группы, составляющие основу спектра кормового поведения.

Результаты

Подход 1. На основе данных по цифровому кодированию кормовых методов была построена дендрограмма и схема ординации по 14 видам врановых птиц (Резанов, 2000). В семействе на основе различий и сходства в кормовых методах наиболее четко выделены следующие кластеры: «сойка – кукушка» с присоединением к ним кедровки (древесно-кустарниковая ЖФ), «клушица – альпийская галка», «ворон – пустынный ворон». Отмеченные кластеры прослеживаются и в филогенетических схемах семейства (Goodwin, 1976). В общий кластер вошли «сорока – галка – грач – ворона».

Однако подобное разделение (за исключением выделения древесно-кустарниковой ЖФ), нам не кажется удачным, поскольку при данном подходе не учтена встречаемость кормовых методов (т.е. степень их обычности или редкости). Сорока несколько выбивается из общего кластера за счёт сравнительно высокой доли древесно-кустарниковой кормёжки, но не входит в древесную ЖФ, поскольку у неё велика доля наземной кормёжки. Также не совсем очевидно положение грача, в кормовом поведении которого преобладает наземная кормёжка с использованием клевков долбяще-роющего типа. По-видимому, это результат того, что анализу удалось подвергнуть только качественную (разнообразие кормовых методов), а не количественную (частота встречаемости кормовых методов) сторону кормового поведения. По чёрной и серой вороне представлен самый информативный пласт по кормовым методам, что автоматически ставит их в особое положение, не сравнимое ни с каким другим видом.

Несколько иную картину дал факторный анализ. На схеме древесная группа птиц (кукушка, кедровка, сойка) крайне растянута, а сорока оказалась в группе с грачом, клушицей и альпийской галкой. Тем не менее, по оси фактора 2 (при отрицательных значениях фактора 1) очевидно, что возрастает значение кормёжки в древесно-кустарниковом ярусе. Нахождение галки в группе птиц, часто использующих долбление грунта, говорит о том, что схемы, построенные без учёта степени встречаемости того или иного кормового метода, изна-

чально заключают в себе подобно рода неточности (или даже ошибки). Степень «кормовой» монолитности группы оценена по непараметрическому коэффициенту конкордантности Кенделла (Kendall Concordance). Как и ожидалось, у *Corvidae* коэффициент соответствия по кормовому поведению ($K = 0,08787$) оказался в несколько раз ниже, чем в монофилетических семействах.

Подход 2. Рассмотрено 11 палеарктических видов врановых птиц и проанализирована встречаемость 18 и 12 кормовых методов, выделенных на основе оценки пространственного положения (среда, субстрат) фуражера и потенциального пищевого объекта при его разыскивании и добытии. Порядок обозначения сред (L – наземная; H – водная; A – воздушная): 1) среда нахождения фуражера при поиске корма, 2) среда сближения фуражера с добычей (атаки добычи), 3) среда нахождения фуражера во время взятия пищевого объекта и 4) среда нахождения пищевого объекта в момент его взятия фуражиром.

I. Наземные кормовые методы (LLLL). А) Пешая охота.

1) Собираение пищевых объектов с поверхности субстрата (с грунта, с травы и пр.); 2) Пешая охота – активное преследование мобильных наземных пищевых объектов; 3) Использование отбрасывающих движений клювом; 4) Использование зондирования грунта: долбление и разрывание клювом; 5) Выдёргивание ростков (т.е. закреплённых пищевых объектов); 6) Сопровождение землеобрабатывающей и уборочной техники; 7) Добывание корма на мелководье – с/из подводного грунта (LLLL) или из воды (LLH – наземно-водные кормовые методы). **Б) Кормёжка на травянистой растительности.** 8) Расклёвывание початков, корзинок подсолнухов и пр.; **В) Кормёжка на древесно-кустарниковой растительности.** 9) Добывание ягод, срывание шишек; 10) Долбление ветвей и добывание беспозвоночных.

II. Высматривание добычи с присады и пикирование на землю (LALL). 11) Пикирование с присады на землю;

III. Взлёты с присады (LAAA). 12) Схватывающий полёт с присады за насекомыми; 13) Взлёт с присады и длительное воздушное преследование пролетающих птиц.

IV. Высматривание добычи во время поискового полёта (AALL, AAHH, AHHH). 14) Облёт авто- и ж.д. магистралей в поисках сбитых животных; 15) Поисковый полёт над сушей и снижение (пикирование и пр.); 16) Поисковый полёт и взятие добычи (клювом, лапами) при снижении или пикировании в воду.

V. Воздушная охота (AAAA). 17) Воздушная охота за насекомыми во время их массового лёта; 18) Воздушная охота на птиц (активное преследование воздушной добычи).

При анализе 12 групп кормовых методов (часть методов объединена) не рассмотрены №№ 7, 8, 11, 13. Анализ по 18 и 12 кормовым методам врановых птиц дал сходные результаты, что позволяет использовать в качестве исходной информации разумный минимум. На основе матрицы данных по встречаемости у врановых птиц кормовых методов составлена таблица коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (табл.1) и схемы, показывающие трофические ЖФ врановых (рис.1-2).

Таблица 1

Корреляции (по непараметрическим коэффициентам Спирмена)
между видами врановых птиц по кормовым методам

	Cc	Cf	Cm	Ccor	Gg	Nc	Pi	Pica	Cy	Pp	Pg
Cc	1,00	0,83	0,85	0,86	0,44	0,42	0,08	0,61	0,36	0,68	0,57
Cf	0,83	1,00	0,69	0,60	0,23	0,37	-0,12	0,41	0,27	0,53	0,36
Cm	0,85	0,69	1,00	0,70	0,59	0,37	0,25	0,72	0,41	0,42	0,42
Ccor	0,86	0,60	0,70	1,00	0,36	0,32	0,05	0,51	0,24	0,68	0,64
Gg	0,44	0,23	0,59	0,36	1,00	0,83	0,84	0,96	0,90	0,43	0,44
Nc	0,42	0,37	0,37	0,32	0,83	1,00	0,75	0,80	0,97	0,66	0,59
Pi	0,08	-0,12	0,25	0,05	0,83	0,75	1,00	0,69	0,86	0,34	0,41
Pica	0,61	0,41	0,72	0,51	0,96	0,80	0,69	1,00	0,83	0,47	0,42
Cy	0,36	0,27	0,42	0,24	0,90	0,97	0,86	0,83	1,00	0,59	0,56
Pp	0,68	0,53	0,42	0,68	0,43	0,66	0,34	0,47	0,59	1,00	0,93
Pg	0,57	0,36	0,42	0,64	0,44	0,59	0,41	0,42	0,57	0,93	1,00

Обозначения: **Gg** – *Garulus glandaris*; **Pi** – *Perisoreus infaustus*; **Nc** – *Nucifraga caryocatactes*; **Cy** – *Cyanopica cyanus*; **Pg** – *Pyrrhocorax graculus*; **Pp** – *P. pyrrhocorax*; **Pica** – *Pica pica*; **Ccor** – *C. corax*; **Cm** – *C. monedula*; **Cf** – *C. frugilegus*; **Cc** – *C. corone* и *C. cornix*

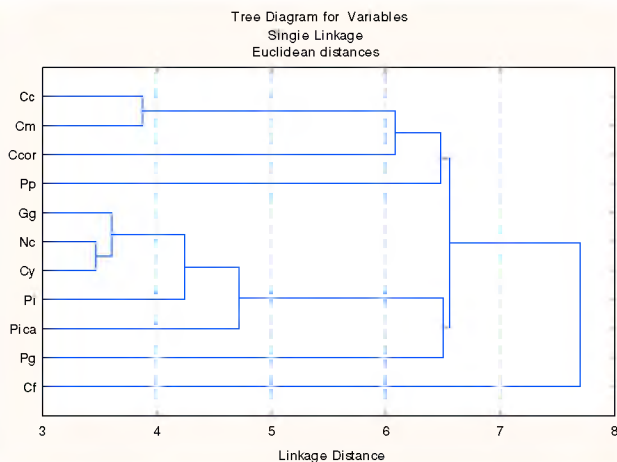


Рис. 1. Дендрограмма сходства 11 видов Corvidae по кормовым методам (обозначения – см. табл.1)

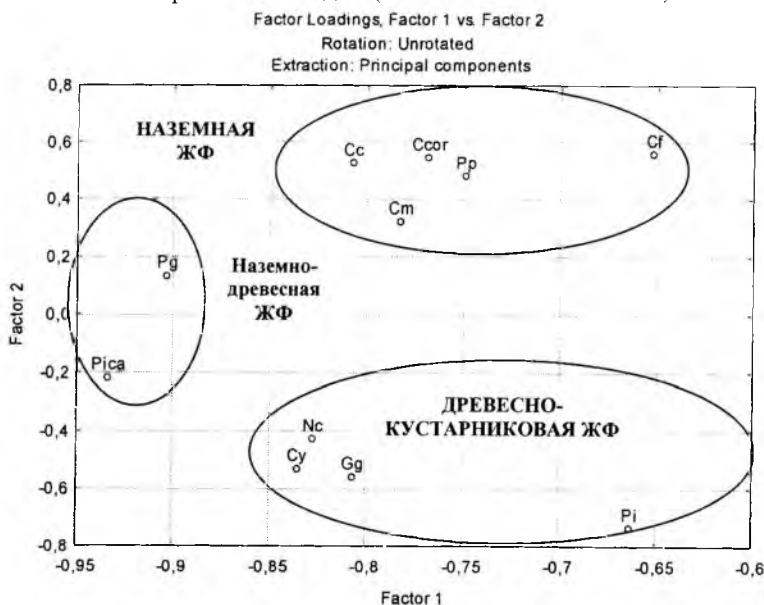


Рис. 2. Жизненные формы врановых птиц, выделенные методом факторного анализа (обозначения см.: табл.1)

На рис. 2 представлена ординация ЖФ рассматриваемых видов врановых. При росте Фактора 1 в отрицательном диапазоне Фактора 2 отмечается возрастание роли древесно-кустарниковой кормёжки (*Древесно-кустарниковая ЖФ*) в ряду голубая сорока, кедровка, сойка, кукушка. При росте Фактора 1 в положительном диапазоне Фактора 2 в ряду наблюдается возрастание тенденции к использованию долбления при наземном разыскивании корма (*Наземная ЖФ*); максимум у грача. В целом, рост Фактора 2 показывает увеличение тенденции к наземному сбору корма. Сорока и альпийская галка занимают промежуточное положение между «наземной» и «древесно-кустарниковой» ЖФ – это *наземно-древесная ЖФ*. Таким образом, было выделено 3 самостоятельные ЖФ.

Анализ табл.1 показывает определённые расхождения по степени сходства между видами врановых птиц, если сравнивать их с результатами кластерного и факторного анализов (рис.1-2). Так, ожидаемые сильные корреляции среди долбящих и роющих видов (грач,

клушица, ворон) не подтверждаются. Грач больше коррелирует с вороной (0.83), чем с клушицей (0.53) и вороном (0.60). Клушица больше коррелирует (0.93) с филогенетически близким видом – альпийской галкой. По древесным же видам показатели корреляций соотносятся со схемой, полученной с использованием факторного анализа.

Обсуждение

Кормясь в пределах сходных местообитаний, находящихся иногда в удалённых друг от друга географических регионах, различные виды птиц нередко демонстрируют сходное (конвергентное) кормовое поведение, направленное на добывание массовых доступных пищевых объектов (Поливанов, 1957; Attwood, 1979; Baillon, Cormier, 1992; Резанов, 1996 и др.). Массовый доступный корм, особенно наземный, как правило, не предусматривает сложных кормовых методов, и птицы добывают его при помощи простейших приёмов, не требующих какой-то специализации. Однако при близком рассмотрении «сходное» поведение птиц, принадлежащих к разным ЖФ, при добывании массовых пищевых объектов оказывается не совсем одинаковым. Так, на побережье Каспия массовый корм – бокоплавов (*Pontogammarus* spp.) – в зоне набегания волн добывали не только специализированные на этом песчанки (*Calidris alba*), но и перевозчики (*Actitis hypoleucos*) и другие кулики, но особенности их кормового поведения при этом различались (Резанов, 1979). Совершенно очевидно, что «песчанка» и «перевозчик» – это различные ЖФ куликов.

Ожидаемую картину показал анализ встречаемости кормовых методов воробьинообразных птиц, кормящихся на горных потоках Кавказа, Гималаев, Карпат (Резанов, 2009б). Методом кластерного анализа были выделены ЖФ горихвостки (*Phoenicurus*, *Chaimarornis*, *Rhyocornix*), трясогузки (*Motacilla* spp.), оляпки (*Cinclus* spp.) и веерохвостки (*Enicurus* spp.). В целом, всех их можно отнести к генеральной ЖФ «птиц горных потоков». Также была проведена оценка ЖФ 6 видов хищных птиц (Falconiformes) среднего размера: *Hieraaetus fasciatus*, *H. pennatus*; *Buteo buteo*, *B. rufinus* и *Aquila clanga*, *A. pomarina* (Резанов, Ларичев, 2011). Цифровые коды кормовых методов (всего 52) были обработаны при помощи кластерного анализа, с учётом показателя их встречаемости в спектре кормового поведения анализируемых видов. Получено 49 вариантов дендрограмм, в 12 из которых (24,5%) отмечено полное соответствие ЖФ, выделенных на основе кормового поведения («канюки», «подорлики», «ястребиные орлы»), их положению в системе класса птиц.

Наиболее общим ЖФ птиц присваиваются названия, основанные на особенностях их кормового поведения, по группе фоновых кормовых методов, например, пешие охотники, древолазы и пр. Частным ЖФ даются названия по названию известного рода - например, ЖФ ястреба, канюка, горихвостки, трясогузки и пр. Виды, принадлежащие к таким частным ЖФ, входят, как правило, в состав одного и того же рода. Исключения довольно редки – например, колибри (Apo-diformes, Trochilidae) и нектарницы (Passeriformes, Nectarinidae), принадлежащие к разным отрядам птиц, но явно относящиеся к одной ЖФ группы нектароядных птиц. Но даже в пределах ЖФ «колибри», можно выделить ЖФ собственно «колибри», добывающих нектар при «зависании» у цветка, и ЖФ «нектарниц», добывающих нектар с посадкой на цветонос, околоцветник или ближайшую ветку; «зависать» нектарницы могут только на короткое время. Также филогенетически не родственны птицы из ЖФ «грифов» (Falconiformes и Cathartiformes); даже в традиционной системе они принадлежали, как минимум, к разным семействам.

В пределах «филогенетических» ЖФ форм (пеночка *Phylloscopus*, славка *Sylvia*, камышевка *Acrocephalus* и т.п.) принципиальных различий (для выделения видовых ЖФ) в их кормовом поведении, по-видимому, нет. Естественно, что у близких видов птиц существуют различия на уровне последовательностей выполнения и продолжительности тех или иных кормовых манёвров (Хлебосолов, 2005). Но в рассматриваемом контексте не совсем ясно насколько подобные признаки можно рассматривать как ключевые, чтобы классифицировать эти виды в качестве самостоятельных ЖФ.

Заключение

Морфологическое оснащение анализируемых видов врановых представляется более чем достаточным для проявления самых разнообразных форм кормового поведения. Вероятно, по этой причине при выделении ЖФ у врановых, мы не получаем столь заметных внешних различий, как, например, в ряду ЖФ дроздовых, часто совпадающих с определёнными родами (*Turdus*, *Saxicola*, *Oenanthe* и др.). Основные различия ЖФ врановых в значительной степени обусловлены не экстерьерными признаками видов (их морфологическим оснащением), а их поведенческими особенностями.

При построении дендрограмм, ряд кластеров даёт конкретные ЖФ (например, древесно-кустарниковую), в то время как другие кластеры показывают только принадлежность к конкретному роду (клушица и альпийская галка) или объединяет в себе исключительно близ-

кие виды (ворон и пустынный ворон). Совершенно очевидно, что для выделения и оценки ЖФ анализируемых видов врановых наиболее адекватным оказался метод факторного анализа, дающий в системе декартовых координат чёткую пространственную локализацию трофических ЖФ.

Построение дендрограмм на основе кормового поведения видов не претендует на подмену филогенетических схем. Одна из причин такой несовместимости – конвергентность кормового поведения птиц, в силу которой большинство специалистов не считает возможным учитывать признаки кормового поведения в качестве одних из основных при построении филогенетических схем. Указанные схемы демонстрируют, прежде всего, роль кормового поведения в формировании биоморф у птиц и отражают результаты параллельной эволюции. Но признаки кормового поведения могут быть использованы в филогенетических построениях отдельных групп птиц. Так, с использованием данных ДНК-гибридизации, морфологии и кормовых манёвров построена филогенетическая схема тиранновых мухоловок Нового Света (Tyranidae) и мухоловок Старого Света (Monarchidae, Muscicapidae, Platystoridae) (Corbin, 2008). Морфология в значительной степени обуславливает характер локомоций при разыскивании и добывании пищи. В частности, показано, что некрупные клювы и длинные ноги мухоловок ассоциированы с их нахождением на присаде и атакой добычи в приземном слое или на земле, а крупные клювы и короткие ноги – с атакой добычи с высоких открытых присад.

Конвергенция ли кормового поведения приводит птиц, принадлежащих к удалённым друг от друга систематическим группам, к определённому морфо-биологическому сходству или же на основе морфо-биологического оснащения вида в соответствующих условиях проявляются его кормовые методы? Вопрос о приоритете морфологии или функции всё же остаётся открытым.

Литература

- Амеличев В.Н., 1989. Особенности зимнего питания сороки в городе // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Ч.2.- Липецк. - С.160-161.
- Андреев А.В., 2006 [1982]. Зимняя экология кукши *Perisoreus infaustus* и кедровки *Nucifraga caryocatactes* на крайнем северо-востоке Сибири // Рус. орнитол. журн. 15 (309) - С.111-123.
- Аристотель, 1996. История животных. - М.: Академия. - 528 с.

- Березовиков Н.Н., 2004 [1995]. Кормовое поведение ворона *Corvus corax* на озере Маркаколь в осенне-зимний период // Рус. орнитол. журн. 13 (259). – С. 394-395.
- Березовиков Н.Н., 2009а. О питании сороки *Pica pica* виноградом на дачных участках Алма-Аты // Рус. орнитол. журн., 18 (509). – С.1541-1542.
- Березовиков Н.Н., 2009б. О поедании сороками *Pica pica* головастика среднеазиатской жабы *Bufo pewzowi* // Рус. орнитол. журн. 18 (465). – С. 280-281.
- Благосклонов К.Н., 1960. Птицы Кандалакшского заповедника и окрестностей беломорской биологической станции Московского университета // Тр. Кандалакшского зап-ка, вып.2. – Мурманск. – С.5-111.
- Бондарев Д.В., Реуцкий Н.Д., 1989. Сорока в дельте Волги // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах, ч.3.- Липецк. – С. 9-11.
- Водолажская Т.И., Наумова Е.Ф., 1989. Размещение и численность врановых г. Казани // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах, ч.2. – Липецк. – С.158-159.
- Волковская Е.А., Курдюков А.Б., 2003. Необычно высокая концентрация хищных птиц-мышеедов зимой 2001/2002 годов в Южном Приморье // Рус. орнитол. журн. 12 (208) - С. 3-16.
- Гаврин В.Ф., 1974. Семейство Вороновые - Corvidae // Птицы Казахстана, т.5. - Алма-Ата: Наука. – С.41-120.
- Гиляров М.С., гл.ред. 1989. Жизненная форма // Биологический энциклопедический словарь: М.: Энциклопедия. – С.201.
- Голованова Э.Н., 1974. Методика оценки сельскохозяйственного значения птиц на примере грача // Мат-лы 6 Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2.- М.: МГУ. – С.317-318.
- Дементьев Г.П., 2008 [1954]. Замечания о виде и некоторых сторонах видообразования в зоологии // Рус. орнитол. журн. 17 (422). – С.851-866.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., 1954. Птицы Советского союза., т.5, - М.: Советская наука. – 803 с.
- Домбровский К.Ю., 2009. Воздушная охота галки *Corvus monedula* // Рус. орнитол. журн 502 (18). – С.1353- 1354.
- Заболотный Н.Л., 2004 [1995]. О попытке сороки *Pica pica* отловить летучую мышь // Рус. орнитол. журн. 13 (255). – С.251.
- Зарудный Н.А., 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края. – СПб. – 333 с.
- Иванов А.И., 1969. Птицы Памиро-Алая. - Л.: Наука. – 448 с.
- Иноземцев А.А., 1965. Особенности питания врановых птиц в Подмосковье // Орнитология, вып.7. – С.309- 307.

- Климов С.М., Сазонтов А.Г., 1989. О биоценотической и хозяйственной роли сороки в Центральном Черноземье // Врановые птицы в естеств. и антропогенных ландшафтах, ч.3. – Липецк. – С.52-55.
- Кныш Н.П., 1989. О зимнем питании и кормовом поведении сороки в лесостепных ландшафтах Сумской области // Врановые птицы в естеств. и антропогенных ландшафтах, ч.3. – Липецк. – С.44-46.
- Кокшайский Н.В., 1990. Птицы Перу. - М.: Наука. -303 с.
- Комаров Ю.Е., 1989. Распространение и биология врановых в горных районах Осетии // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах, ч.2. - Липецк. – С.91-94.
- Кузнецов А.В., 2005 [2002]. Поведение орланов-белохвостов *Haliaeetus albicilla* и врановых в условиях весенней бескормицы в Дарвинском заповеднике // Рус. орнитол. журн. 14 (293). – С.646- 647.
- Лановенко Е.Н., Кашкаров Д.Ю., 1984. Оценка биоценотической и хозяйственной значимости врановых птиц в Узбекистане // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых. - М.: МОИП. – С.15-18.
- Лысенков Е.В., Спиридонов С.Н., Константинов В.М., Лапшин А.С., 2004. Экология и биоценотическое значение врановых птиц Мордовии. – Саранск - Улан-Удэ. – 230 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий, т 2. - Л.: ЛГУ. – 504 с.
- Мельников Ю.И. 2008., Кормовое поведение чёрной вороны *Corvus corone* и серебристой чайки *Larus argentatus* при совместной кормёжке на свежевспаханных полях // Рус. орнитол. журн. 17 (438). – С.1323-1332.
- Митропольский О.В., 2007. Ареал и численность обыкновенного ворона на Мангышлаке (Казахстан) и влияние на них антропогенных факторов // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. - М.-Ставрополь. – С.79-83.
- Морошенко Н.В., 2008[1989]. Сезонные миграции и зимовки врановых в южном Прибайкалье // Рус. орнитол. журн. 17 (437). - С.1318–1319.
- Познанин Л.П., 1978. Экологические аспекты эволюции птиц. - М.: Наука. – 147 с.
- Поливанов В.М. 1957. Местные популяции у птиц и степень их постоянства // Труды Дарвинского гос. зап-ка, вып.4.- Вологда.- С.79-155.
- Пославский А.Н., Постников Г.Б., Самарин Е.Г., 1964. О зимовках птиц в Северном Прикаспии и на Мангышлаке // Охотничьи птицы Казахстана.- Алма-Ата. – С.157-180.

- Прокофьева И.В., 2004. Сравнение рационов и кормового поведения сороки *Pica pica* и галки *Corvus monedula* в гнездовое время // Рус. орнитол. журн. 13 (258). – С.327-335.
- Резанов А.Г., 1979. Характер кормодобывательной деятельности ржанкообразных в период осенней миграции и зимовки // Новые проблемы зоол. науки, ч.2. – Ставрополь. – С.327-328.
- Резанов А.Г., 1984. О хищничестве серых ворон // Экология, биоэкологическое и хозяйственное значение врановых птиц. - М.: МОИП. – С.175-177.
- Резанов А.Г., 1996. Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // Рус. орнитол. журн. 5, 1/2. - С.53-63.
- Резанов А.Г., 2000. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. - М.: Издат-школа. – 224 с.
- Резанов А.Г., 2002. Воздушная охота галок *Corvus monedula* и озерных чаяк *Larus ridibundus* // Рус. орнитол. журн., вып.179. – С.245-246.
- Резанов А.Г., 2006. Серые вороны *Corvus cornix* кормятся плодами рябины, подвешиваясь вниз головой // Рус. орнитол. журн., вып.309. – С.130-131.
- Резанов А.Г., 2007а. Кормовое поведение [серой вороны] // Константинов В.М. ред., 2007. Серая ворона (*Corvus cornix* L.) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (проблемы синантропизации и урбанизации). - М.: МПГУ. – С.169-193.
- Резанов А.Г., 2007б. Добывание серой вороной *Corvus cornix* корма из воды // Рус. орнитол. журн., 16 (352). – С.460-461.
- Резанов А.Г., 2007в. Оценка разнообразия кормового поведения галки (*Corvus monedula*) // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. - М.-Ставрополь. – С.199-202.
- Резанов А.Г., 2007г. Серая ворона *Corvus cornix* использует «топанье» для добывания дождевых червей // Рус. орнитол. журн., 16 (366). – С.896-898.
- Резанов А.Г., 2007д. К вопросу о филогенетической значимости признаков кормового поведения у птиц // Problemele actuale ale protecției și valorificării durabile a diversității lumii animale. Materialele Conf. a VI-a a Zool. Din Rep. Moldova. – Chișinău. – С.53-54.
- Резанов А.Г., 2008а. О воздушной охоте грача за насекомыми // Рус. орнитол. журн. 19 (422). – С.873.

- Резанов А.Г., 2008б. Серые вороны *Corvus cornix* кормятся вишнями, подвесившись вниз головой// Рус. орнитол. журн. 17 (449). – С.1554-1555.
- Резанов А.Г., 2008в. Историко-географический анализ «следования за плугом» у птиц // Рус. орнитол. журн. 17 (410). – С.499-513.
- Резанов А.Г., 2008г. О возможности использования признаков кормового поведения в систематике птиц //Вестник МГПУ, № 2(24). Серия «Естественные науки». - М.: - С.53-59.
- Резанов А.Г., 2009а. Кормовое поведение и жизненные формы у птиц // Экология, эволюция и систематика животных.- Рязань.- С.342-343.
- Резанов А.Г., 2009б. Сравнительный анализ кормового поведения птиц горных потоков // Животный мир горных территорий. - М.: КМК. - С.450-454.
- Резанов А.Г., 2009в. Принципиальная схема классификации птиц на основе их кормовых методов // Рус. орнитол. журн. 18 (457). – С.31-53.
- Резанов А.Г., 2009г. Кормовое поведение [грача] //Константинов В.М. ред., 2009. Грач (*Corvus frugilegus* L.) в антропогенных ландшафтах Палеарктики. - М.: МПГУ. – С.244-265.
- Резанов А.Г., Егорова А.К., 2005. Серая ворона *Corvus cornix* атакует чёрного стрижа *Apus apus* в воздухе // Рус. орнитол. журн. 14 (293). – С.628-629.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2009. О синантропизации альпийской галки *Pyrrhocorax graculus* // Рус. орнитол. журн. 18 (491). – С.1026-1029.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2010. Кормовое поведение и жизненные формы у врановых птиц // Орнитология в Сев. Евразии. – Оренбург: Изд-во ОГПУ. – С.263.
- Резанов А.Г., Ларичев Т.С., 2011. Использование метода цифрового кодирования кормового поведения для оценки жизненных форм и систематического родства избранных видов хищных птиц// Вестник МГПУ, № 1(7). Сер. «Естеств. науки».- М.: МГПУ.- С.45-59.
- Ткаченко В.И., 1966. Птицы Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. зап., вып. 6. Ставрополь. - С.145- 230.
- Фадеева Е.О., 2007. Экология грача (*Corvus frugilegus* L.) в антропогенных ландшафтах Окско-Донского междуречья. - М.: КМК. - 200 С.
- Фетисов С.А., 1999. Заметки по летней орнитофауне Невельского района Псковской области // Рус. орнитол. журн. 8 (78). – С.3-19.
- Хлебосолов Е.И., 2005. Кормовое поведение как видовая характеристика птиц // Зоол. ж. 84, вып. 1. – С.54- 62.
- Холодковский Н.А., Силантьев А.А., 1901. Птицы Европы. - С.- Петербург. – 636 С.

- Хохлов А.Н., 1989. Врановые на виноградниках Ставропольского края // Врановые в естественных и антропогенных ландшафтах, ч.3. – Липецк. – С.56-59.
- Хохлов А. Н., Тельпов В.А., 1989. Клушица на Ставрополье // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах, ч.3. – Липецк. – С.32-33.
- Шапошников Л.К., 1952. Опыт классификации птиц (отряд кулики) на основе их питания // Докл. АН СССР, т.84, № 6. – С.1257 – 1260.
- Шапошников Л.К., 1962. Эколого-морфологические исследования и систематика куликов // Орнитология, вып. 5, М.: – С.426- 430.
- Шевченко В.Л., 1989. Современное распространение и численность врановых птиц в Северном Прикаспии // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах, ч. 2. – Липецк. – С.38-40.
- Шульпин Л.М., 1940. Орнитология (Строение, жизнь и классификация птиц). - Л.: Наука. - 556 с.
- Attwood R., 1979. An unusual concentration of predators at Tea Tree Gully // S. Austral. Ornithol., v. 28. – P.82.
- Baillon F., Cormier J.-P., 1992. Comportement des oiseaux face a la pullulation de *Schistocerca gregaria* au Senegal (hiver 1988-1989) // Oiseau et Rev. Fr. Ornithol., v. 62. – P.348-351.
- Corbin C.E., 2008. Foraging ecomorphology within North American flycatchers and a test of concordance with southern African species // J. Ornithol., v.149. – P.83-95.
- Cornish A.V., 1947. Jackdaws hawking flying ants // British Birds, v. 40. – P.115.
- Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J., 1994. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic, v.VIII. Crows to Finches. - Oxford Univ. Press. – 899 p.
- Delestrade A., 1995. Impact of human activity on foraging flocks and populations of the Alpine Chough *Pyrrhocorax graculus* // *Avocetta* N 19. – P.189-193.

Освоение птицами урбанизированных ландшафтов Европейской части России

И.И. Рахимов, Е.Л. Лыков, В.М. Храбрый*

*Казанский Федеральный университет,
Калининградский областной институт развития образования,
Зоологический институт РАН*
rakhim56@mail.ru; e_lykov@mail.ru; khrabry@zin.ru

Populations of birds in urban landscapes of the European part of Russia. – Rakhimov I.I., Lykov E.L., Khrabry V.M. – An overview of research on bird populations in urban landscapes of the European part of Russia is presented. The recent data on species composition and characteristics of the city avifaunas are given. In cities of west regions (Kaliningrad, St. Petersburg) and east ones (Kazan, Naberezhnye Chelny, etc) bird population indicators, character of territory colonization and bird penetration into urban habitats are considered. City avifaunas were analyzed according to peculiarities of bird feeding and nesting, territory use and habitat fidelity.

Key words: urbanized landscape, anthropogenic ecosystems, urban biotopes, urban avifauna, synanthropic species.

Городские территории представляют собой сложное ландшафтное образование, возникшее в результате длительного взаимодействия природно-климатических условий с социально-экономическими особенностями региона при активном воздействии антропогенных факторов. Городская или урбанизированная экосистема представляет собой одну из форм антропогенно-трансформированных экосистем. Мозаичность городских биотопов создает экологические ниши, которые занимают видами, относящимися к различным систематическим и экологическим группам.

Материал и методика

Материалом для анализа послужили результаты исследований на территории городов запада и востока Европейской части России. Это Санкт-Петербург, Калининград и города Среднего Поволжья – Казань, Набережные Челны и др. Наблюдения проводились авторами на протяжении многих лет с использованием общепринятых методик. Авифауна городов анализировалась по различным параметрам: характеру питания, гнездования, использования территории, биотопической привязанности. Каждое направление отражает многообразие адаптаций к условиям среды, т.е. то, что мы определяем понятием "экологи-

* Данная работа публикуется в авторской редакции (прим. ред.)

ческая ниша". Городская территория, представляющая результат сложного взаимодействия комплекса организмов и среды обитания, рассматривается как сложная экологическая система с присущими ей особенностями.

Для теоретического обоснования выдвинутых положений и для рассмотрения проблемы формирования орнитокомплекса городской экосистемы использовались работы К.Н. Благосклонова (1980), А.А. Вахрушева (1984), Д.В. Владышевского (1975), И.М. Гани (1975), Н.А. Гладкова и А.К. Рустомова (1965), Ю.А. Исакова (1984), Б. Клауснитцера (1990), А.С. Мальчевского (1969) и др.

Результаты и их обсуждение

Городская экосистема представляет собой результат сложного взаимодействия комплекса организмов (растения, грибы, микроорганизмы, животные и человек) со средой их существования. Следует согласиться с мнением, что городская экосистема – это функциональная система, не имеющая четкого пространственного разграничения, содержащая и связывающая компоненты, обладающие разной территориальной протяженностью (Мазинг, 1984). Городская, или урбанизированная экосистема представляет собой одну из форм антропогенно-трансформированных экосистем. Это реально существующее, поддерживаемое деятельностью человека сообщество с определенным видовым составом организмов и своеобразием связей его компонентов, зависящее от комплекса физико-географических и социально-экономических условий территории.

Проведенный эколого-фаунистический анализ авифауны городов Европейской части России показал наличие и сохранение многих биотических связей, характеризующих различные экологические группы птиц внутри данной экосистемы. Все входящие в орнитокомплекс виды до определенной степени сохраняют свои основные экологические характеристики и занимают экологические ниши, соответствующие им в естественных экосистемах.

На основании анализа гнездовой фауны городов Санкт-Петербурга, Калининграда, Казани, Набережных Челнов выделено 5 экологических группировок. В качественном отношении доминирует группа околотовных и водоплавающих птиц, однако эта группа не должна рассматриваться как господствующая в условиях урбанизированной среды. Большинство видов находят здесь временные места обитания и гнездятся очень диффузно, в зависимости от имеющихся подходящих условий. Как правило, они гнездятся на открытых, не застроенных периферийных участках города и не обладают большой

численностью. Например, колонии чаек, имеющих на побережье Невской губы, чирки-трескунки на водных объектах Калининграда или колонии ласточек береговушек в городской черте Казани.

Следующая по объему группа – птицы, гнездящиеся открыто на деревьях, уступает в числе видов предыдущей, однако по своему удельному весу в городских биотопах эта группа занимает одно из первых мест, а некоторые виды доминируют не только в городских парках и лесопарках, но и на территориях города с бедной растительностью.

Довольно обширная группа птиц, гнездящихся на земле или невысоко над землей, также не может претендовать на высокое место в городских биотопах. Большинство видов данной группы постепенно исчезает из этих границ, наиболее многочисленными являются пеночка-весничка и пеночка-трещетка, численность которых в некоторых парках, например в Санкт-Петербурге, достаточно велика.

Группа птиц-дуплогнезdnиков характерна для городских парков и очень разнородна по своей гнездовой численности. За исключением большой синицы, лазоревки, мухоловки-пеструшки и скворца, все виды малочисленны или же гнездятся в ограниченном числе и не ежегодно.

Видовое разнообразие птиц города зависит от ряда условий, в том числе возраста города, его площади, биотопического окружения. Субъективным условием является изученность фауны. Сравнение орнитофауны и степень ее изученности в ряде от молодых к старым столичным городам, несомненно, выше у последних. Научный потенциал специалистов, орнитологов и научные школы позволяют проводить целенаправленные и регулярные исследования в городах с историческим прошлым. Так, Набережные Челны – современный молодой город на востоке Татарстана по площади и численности населения превосходит Калининград, а по степени изученности фауны значительно уступает ему. В пределах административных границ Калининграда за период исследований установлено пребывание 167 видов, а гнездится 116 видов птиц, относящихся к 36 семействам и 14 отрядам. В Набережных Челнах на сегодня отмечено около 90 видов птиц, и исследования фауны находится на начальных этапах.

Иная ситуация в Санкт-Петербурге и Казани. В пределах границ Санкт-Петербурга, например, за все годы наблюдений отмечен 251 вид птиц, из них на гнездовании найдено 157 видов (78 неворобьиных, 79 воробьиных), относящихся к 11 отрядам и 30 семействам, что составляет более 80% гнездовой фауны Санкт-Петербургской области. В г. Казани отмечено 192 вида, составляющие 65,0% от всей фауны птиц республики Татарстан. Авифауна объединяет представителей 16 отря-

дов и 41 семейства. Наибольшее количество видов из отряда воробьинообразных (85 видов). Гнездование установлено для 103 видов.

По характеру пребывания птиц в городах выделено 5 групп: оседлые, прилетающие на гнездование, зимующие, пролетные и залетные. В городах с холодными и снежными зимами (Казань, Санкт-Петербург) для 28-35 видов отмечена оседлость. Они составляют около 16-22% от всей авифауны города. Прилетающие в период гнездования виды составляют большинство, что обусловлено зонально-географическими условиями городов северной половины Европейской части России, фауна которой, в целом, является перелетной. По типу биотопической привязанности виды относятся к 5 экологическим комплексам: лесному, лесоопушечному, полевому, околородному, синантропному. Доминирующее положение занимает лесоопушечный комплекс – 35-40% (табл.1).

По основному объекту питания птицы городов делятся на следующие трофические группы: насекомоядные, растительноядные, плотоядные и всеядные. Усредненные показатели основных экологических групп птиц исследованных городов представлены в таблице 1.

В городах орнитокомплексы поддерживают свою специфичность по отношению к конкретной территории и сохраняют фауну и население птиц на протяжении многих лет. Так, на старых городских кладбищах Санкт-Петербурга, Казани и Калининграда длительное время сохраняются орнитокомплексы с относительно постоянным видовым составом и структурой населения как следствие стабильных во времени условий среды обитания.

Однако деятельность человека играет существенную роль в регуляции численности птиц (например, целенаправленное уничтожение или охрана отдельных видов), но при изменении условий среды вступают в действие естественные механизмы поддержания численности. Так, относительно высокое благосостояние населения России в 1970-1980-е годы, многочисленные потери пищевых продуктов при транспортировке и переработке, подкормка птиц людьми послужили причиной резкого повышения численности голубей, врановых, воробьев, скворцов в городах, что совершенно нехарактерно для периода экономического спада 1990-х годов. Уменьшение корма для птиц на городских свалках в эти годы привело к резкому снижению численности синантропных видов и, в целом, отразилось на авифауне городов. Популяции городских птиц «скорректировали» свою численность в связи с изменением пищевых ресурсов среды.

Таблица 1

Экологические группы птиц в фауне городов Европейской части России

Экологические группы	Количество видов
По характеру пребывания	
Оседлые виды	28-35
Перелетные, прилетающие на лето	60-182
Зимующие	7-25
Залетные	38-42
Пролетные	34-44
Экологические комплексы	
Лесной	32-102
Лесоопушечный	61-118
Полевой	17-28
Околоводный	56-78
Синантропный	10-13
Трофические группы	
Насекомоядные	82-156
Зерноядные	48-55
Всеядные	5-8
Растительоядные	9-18
Хищники	4-24
Рыбоядные	8-22
Ярусы добывания пищи	
Крона деревьев	27-58
Кустарники	26-38
Земля	80-88
Воздух	8-9
Вода	25-28
Стволы деревьев	8-10
Крона-земля	2-3
Ярусы гнездования	
Наземники	32-48
Кронники	22-38
Кустарниковые	21-56
Дуплогнезdnики	12-16
Норники	2-3
Антропогенные укрытия	8-15

Важнейшая особенность формирующихся сообществ птиц в антропогенной экосистеме – это их малая устойчивость к внедрению новых видов (Элтон, 1960). В этой связи антропогенная экосистема может служить моделью для изучения механизмов устойчивости и, в определенной степени, является примером интразональных местообитаний. Интразональные биотопы богаче видами, так как в них находят

подходящие условия более разнообразные, в том числе и менее специализированные виды, которым характерна меньшая зависимость от зональных границ (Чернов, 1984). В таблице 1 эту группу составляют многочисленные пролетные и залетные виды, представляющие определенный резерв потенциальных видов для города. Так, за последнее столетие на территории Калининграда в современных границах произошли значительные изменения в видовом составе птиц. Во второй половине XX – начале XXI в. появилось 30 новых гнездящихся видов, большинство из которых гнездится постоянно. Это лебедь-шипун, вяхирь, сизый голубь, сойка и некоторые другие.

Кроме таких экологических условий, как обеспеченность пищей и возможность для размножения, в жизни большинства животных огромное значение имеют и другие формы использования территории. Городская среда характеризуется своим особым пространственным и временным размещением животных. Не все виды животных могут сразу приспособиться к условиям городской среды и поэтому держатся от городов на некотором удалении. Отличительной особенностью этой среды является обилие экотонов – переходных, промежуточных зон между различными биотопами. По мнению Д.А. Криволуцкого (1971), экология города по сути является экотональной экологией. Неоднородность местообитаний обеспечивает разнообразие внутри сообщества. В городе, представляющем собой мозаику местообитаний, состоящую из различных биотопов, наблюдается большое видовое разнообразие птиц. Биотопы, находясь по соседству, создают пограничные зоны, содержащие в себе элементы двух соседних местообитаний. Видовой состав и плотность населения птиц здесь значительно превышает эти показатели в естественных экосистемах. Лишь в экосистемах достаточно крупных городов можно наблюдать до 200 видов птиц, которые размещаются с плотностью до 1500-2000 ос./км², что не встречается ни в одной из естественных экосистем.

Соответствие между организмами и средой нередко проявляется в сходстве строения и образа жизни организмов, обитающих в сходных условиях, но принадлежащие к различным филогенетическим линиям (т.е. к различным ветвям эволюционного дерева). Это сходство может быть не только внешним, конвергентным, но может охватывать и другие аспекты жизни организмов, и есть веские основания утверждать, что соответствие между организмами и средой иногда, быть может, проявляется не столько в бросающемся в глаза внешнем сходстве, сколько в сходстве трофическом, в том, чем животные питаются и кто питается ими (Рут, 1967).

Урбанизированные экосистемы различных географических областей характеризуются определенными особенностями авифауны и не содержат сходных таксономических списков. Авифауна городов Южной Азии совершенно непохожа на авифауну городов Центральной Европы, в них редко можно отыскать сходство. Виды-космополиты, встречающиеся очень широко в городах разных континентов и расселяющиеся именно по антропогенным ландшафтам, свидетельствуют о возникновении устойчивой связи отдельных видов с городской средой обитания. Расселение ряда видов птиц по урбанизированным экосистемам – относительно недавно возникшее явление, которое прослеживается на больших пространствах в течение небольшого периода времени и которое нельзя сравнить ни с одним из известных естественных процессов по скорости и результатам изменений (Формозов, 1981; Паевский, 1985). В Европейской части России такой пример наглядно показывает кольчатая горлица, которая за относительно короткий срок расселилась на больших пространствах (Благосклонов, 1978). Если в конце 1970-х годов на Средней Волге она единично встречалась в Самаре, Саранске, то к концу 1990-х годов уже отмечалась во всех областях и республиках Волго-Камского края.

Орнитокомплекс городской экосистемы формируется из видов, свойственных региональной фауне. Современная фауна городов Европейской части России сложилась в результате длительного исторического процесса, в соответствии с зональными особенностями региона, и отражает естественный процесс становления ландшафтов региона.

По типу происхождения авифауна урбанизированных экосистем исследованных городов состоит из видов, характерных для лесной полосы Европейской части России: европейских, широко распространенных транспалеарктов и сибирских. Как отмечают М. Бигон и др. (1989, с.17), «условия прошлого – фильтр, через который некоторые сочетания признаков просочились в настоящее; но организмы адаптированы к условиям нынешним лишь постольку, поскольку последние обычно сходны с условиями прошлыми..... они являют собой живые следствия собственного прошлого».

Городские экосистемы создают благоприятные условия для обитания, питания и гнездования птиц, что ведет к их синантропизации. Для синантропных видов антропогенную среду обитания следует рассматривать как комплекс различных местообитаний, к которым должны быть адаптированы виды с определенными жизненными потребностями. Оценивая городские территории с точки зрения их приемлемости для обитания, можно условно выделить три группы птиц, которые отражают характер синантропизации: 1) виды, для которых

условия антропогенных ландшафтов, в целом, не подходят, и они избегают соседства с человеком; 2) толерантные виды, способные в условиях урбанизированных экосистем выносить отклонения факторов среды от оптимальных для них значений; 3) виды синантропы.

Синантропными стали не все виды авифауны городов, а лишь ее незначительная часть. Так, для большинства городов России – это сизый голубь, кольчатая горлица, черный стриж, галка, деревенская и городская ласточки, домовый и полевой воробьи и еще три-четыре вида, популяции которых обитают в городских экосистемах. Особенности экологии этих видов связаны с трансформированными территориями, и их пребывание во многом зависит от человека. В табл.2 представлены данные по наиболее типичным видам птиц города.

В ходе проведенных исследований по выявлению степени синантропизации четырех видов птиц – чибиса, вяхиря, сороки и черного дрозда – в Калининграде выявлена отчетливая тенденция к освоению городской среды обитания, которая у последних двух видов заметно ослабевает в направлении с запада на восток.

Таблица 2

Эколого-фаунистические характеристики
наиболее массовых видов птиц города

Виды	Экологический комплекс	Трофическая группа	Ярус питания	Ярус гнездования
Голубь сизый	синантроп	зерноядный	земля	антропоген. укрытия
Воробей домовый	синантроп	зерноядный	земля	антропоген.укрытия
Стриж черный	синантроп	насекомояд.	воздух	антропоген.укрытия
Воробей полевой	синантроп	зерноядный	земля	антропоген.укрытия
Галка	синантроп	всеядный	земля	антропоген.укрытия
Грач	синантроп	всеядный	земля	крона
Ласточка городская	синантроп	насекомояд.	воздух	антропоген.укрытия
Скворец обыкновен.	синантроп	насекомояд.	земля	дуплогнезд.
Трясогузка белая	околоводный	насекомояд.	земля	дуплогнезд.
Щегол	лесоопушечный	зерноядный	кустарник	крона
Синица большая	лесоопушечный	насекомояд.	кустарник	дуплогнезд.
Ворона серая	синантропный	всеядный	земля	крона
Пеночка зеленая	лесоопушечный	насекомояд.	крона	земля
Сорока обыкновен.	лесоопушечный	всеядный	земля	крона
Горихвостка обыкновен.	лесоопушечный	насекомояд.	крона	дуплогнезд.
Коноплянка	лесоопушечный	зерноядный	кустарник	кустарник
Яблিক	лесоопушечный	зерноядный	земля	крона
Славка серая	лесоопушечный	насекомояд.	кустарник	кустарник
Дрозд рябинник	лесоопушечный	зерноядный	земля	крона
Ласточка деревенская	синантроп	насекомояд.	воздух	антропоген.укрытия

Наблюдения, проведенные в Татарстане, подтверждают, что на востоке Европейской России эти виды еще далеки от синантропизации. Так, в городах запада России у вяхиря, сороки, черного дрозда можно констатировать широкий спектр мест гнездования, более высокую плотность городской популяции по сравнению с природной, использование при строительстве гнезд материалов антропогенного происхождения, равнодушие к человеку, гнездование в центре города и широкое распространение по территории города. У черного дрозда в условиях Калининграда, кроме того, отмечается возрастание внутривидовой агрессии. В Калининграде, как и во многих других городах Европы, у черного дрозда наблюдается ослабление миграционной активности вплоть до регулярных зимовок, что может служить еще одной особенностью, характеризующей его переход к городскому образу жизни. Этого нельзя сказать о вяхире, который остался мигрирующим видом. Однако за последние 70-75 лет удлинись сроки его массового пролета в период как весенней, так и осенней миграции.

Логично предположить, что появление новых черт в биологии и поведении птиц в урбанизированных экосистемах может привести к некоторым морфологическим изменениям. Но материалов, подтверждающих это предположение, пока нет. Н.Н. Дроздов (1967) считает, что вызванных деятельностью человека, прочно закрепленных генетических изменений в строении птиц произойти еще не могло. Работы некоторых исследователей в этом направлении дают только предварительные результаты и не позволяют сделать однозначных выводов. Известны факты достоверных различий особей городских и диких популяций по некоторым анатомическим показателям, случаи альбинизма (Ильенко, 1960; Рахилин, 1960; Brook, 1965; Доржиев, 1985). Последний факт привлекает внимание в силу своей заметности. Наиболее частые случаи альбинизма отмечены у домового воробья, галки, грача, серой вороны. Наибольшее число случаев отмечено для домового воробья. В последние годы все чаще встречаются галки с измененной окраской оперения. В антропогенных условиях отмечены случаи аномального разрастания клюва. Разнокачественность может служить причиной возникновения полиморфизма – наличия в пределах одного вида резко отличных по облику особей и характеризующиеся особенностями поведения, размножения, питания.

Одним из направлений работы был сравнительный анализ орнитофауны городов Европейской России. Влияние географического положения города на видовой состав птиц рассматривали с использованием индекса видового сходства Жаккара. Индекс показал наибольшее сходство орнитофауны Калининграда с орнитофауной городов Поль-

ши и меньшее сходство – с орнитофауной Москвы, Санкт-Петербурга, Казани. Закономерно, что с увеличением расстояния и сменой ландшафтной зоны, видовое сходство достоверно уменьшается. На основании наших данных и обширных данных литературы при использовании монографии «Птицы в европейских городах» было установлено, что представители, например, подотряда куликов и трех рассматриваемых семейств (голубиных, дроздовых и врановых) в условиях Европы показали разную связь с урбанизированными местообитаниями. Эта связь различалась также и между разными популяциями одного вида в различных точках ареала. У одних видов степень вхождения в урбанизированный ландшафт имеет зональный характер, у других он не был выявлен. В городах Европы отчетливая тенденция к освоению урбанизированной среды, ослабевающая в направлении с запада на восток, была отмечена у 5 из 25 видов: вяхиря, сойки, черного дрозда, певчего дрозда и зарянка. У всех этих видов общий ареал распространения и ареал урбанизированных популяций не совпадает.

В целом процесс синантропизации в наибольшей степени характерен для орнитофауны стран Центральной и Западной Европы. Калининград располагается в переходной зоне на границе густонаселенных и относительно мало освоенных территорий. Поэтому одни виды (вяхирь и черный дрозд), которые на территории Европы имеют отчетливую тенденцию к освоению урбанизированной среды в направлении с запада на восток, колонизировали трансформированные местообитания Калининграда и гнездятся там с высокой численностью. Другие виды (как сойка, певчий дрозд и зарянка) пока еще не освоили урбанизированные местообитания Калининграда, как это отмечается в городах Центральной и Западной Европы. Для городов Татарстана указанные виды могут быть отнесены к крайне редким для городских биотопов.

Анализ данных литературы позволил предположить, что Кенигсберг (ныне Калининград) и прилежащие города бывшей Восточной Пруссии стали центром формирования урбанизированной популяции рябинника в Европе*.

Таким образом, на основе этих данных можно еще раз подтвердить идею об универсальности процесса синантропизации городских популяций в разных точках ареала. С другой стороны, несмотря на общие закономерности процесса, на локальном уровне в ряде случаев просматриваются значительные различия в скорости и интенсивности освоения городских местообитаний, причина которых часто не имеет

* Данный тезис, без фактических данных и литературных ссылок, выглядит недостаточно обоснованным (прим. ред.)

однозначного объяснения. Продолжившиеся в будущем исследования на других городских территориях в совокупности с уже имеющимися данными по ряду городов должны дать ответы на поставленные вопросы.

Заключение

Процесс заселения и освоения птицами антропогенных территорий (синантропизация) и формирование орнитоценоза городской экосистемы подчиняется следующим основным закономерностям:

1. Городские экосистемы состоят из видов, обладающих широкой экологической пластичностью, которая обеспечивает им возникновение адаптаций к новым и меняющимся условиям. Наиболее благоприятно сочетание трофической и топической эврибионтности.

2. В каждой экологической группе птиц, связанной с определенным биотопом, отличающейся характером питания, гнездования и другими особенностями биологии птиц, существует один-два вида, жизненные потребности которых в наибольшей степени удовлетворяются в условиях антропогенных ландшафтов.

3. Сохранение в черте городов участков естественных местообитаний ускоряет вхождение в городскую экосистему многих видов, населяющих эти территории. Они служат буферными, переходными зонами для большинства потенциальных синантропов.

4. Освоение городской территории идет по биотопам – аналогам природных местообитаний, сохраняющим свойства естественных экосистем. Осваиваются микростанции, физиономически сходные с материнскими нишами. Многие виды первоначально заселяют парки, городские кладбища и лишь затем жилые кварталы. Территория современных городов включает в себя большие площади лесопарков, полей, акватории крупных рек. Эти биотопы служат своеобразными переходными зонами при заселении города многими видами.

5. Внедрение в антропогенный ландшафт, как известно, происходит чаще у границ ареала, более трудных для жизни вида. В Палеарктике это происходит, преимущественно, на северных и северо-восточных границах ареалов. В краевых частях ареала часто наблюдается нарушение стереотипа гнездования. Периферическая часть области гнездования характеризуется мозаичным распределением населения вида, меньшим уровнем обилия, более скачкообразным характером кривых динамики обилия. Условия здесь менее оптимальны, чем в центральных частях. На территории Среднего Поволжья примером подобного вхождения вида на границе ареала является горихвостка

чернушка*.

6. Деятельность человека оказывает влияние на качественный и количественный состав авифауны. Наблюдаются колебания численности, связанные с антропогенными факторами, хозяйственной деятельностью человека, в результате которых одни виды могут увеличивать численность или резко ее сокращать.

Таким образом, на изменение условий существования под действием антропогенных факторов птицы реагируют либо сокращением (или увеличением) своей численности, либо путем соответствующей адаптации поведения, начиная от незначительных его изменений и кончая появлением новых экологических форм (птицы синантропы). Новые формы поведения приводят к изменению характера распространения и численности птиц. Все указанные механизмы освоения орнитокомплексами урбанизированных местообитаний и, в целом, характер функционирования городской экосистемы свидетельствуют о формировании своеобразной системы живых организмов на антропогенно трансформированной территории.

Литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т.- М.: Мир. - 667 с., 477 с.
- Благосклонов К.Н., 1980. Авифауна большого города и возможности ее преобразования // Экология, география и охрана птиц. - Л. - С.144-155.
- Благосклонов К.Н., 1978. Кольчатая горлица в Европейской части России // География и экология наземных позвоночных, вып.3. - Владимир.- С.3-7.
- Вахрушев А.А., 1984. Сегрегация экологических ниш у городских птиц // Птицы и урбанизированный ландшафт. - Каунас.- С.32-34.
- Владышевский Д.В., 1975. Птицы в антропогенном ландшафте - Новосибирск: Наука.- 198 с.
- Ганя И.М., 1975. Влияние антропогенных факторов на орнитофауну Молдавии // Экология птиц и млекопитающих Молдавии.- Кишинев. - С.39-63.
- Гладков Н.А., Рустамов А.К., 1965. Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов // Совр. пробл. орнитологии (IV Всесоюз. орнитол. конф.).- Фрунзе: Илим. - С.111-156.

* Европейская горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros gibraltariensis*) появилась в Среднем Поволжье в XX в., будучи уже типичной городской формой. Она "вошла" в украинские и российские города, расселяясь из Западной Европы, где уже давно сформировала особую урбанизированную популяцию. А границы ареалов *Ph. o. ochruros* и *Ph. o. phoenicuroides*, обитающих в естественных ландшафтах, проходят очень далеко от Среднего Поволжья и сейчас относительно стабильны. Поэтому эти формы не могли послужить источником заселения городов Поволжья (прим. ред.).

- Доржиев Ц.З., 1985. Сроки размножения и особенности экологии и поведения сизых и скалистых голубей в предгнездовой и на начальных стадиях репродуктивного периода // Экология и население птиц. - Иркутск. - С.29-68.
- Дроздов Н.Н., 1967. Фауна и население птиц культурных ландшафтов // Орнитология, вып.8. - С.3-46.
- Ильенко А.И., 1960. О явлении альбинизма среди воробьев г. Москвы // Охрана природы и озеленение, вып.2. - М. - С.72-74.
- Исаков Ю.А., 1984. Изменение структуры населения птиц в процессе роста городов // Птицы и урбанизированный ландшафт.- Каунас.- С.61-64.
- Клауснитцер Б., 1990. Экология городской фауны. - М.: Мир.- 246 с.
- Кривошницкий Д.А., 1971. Современные представления о жизненных формах животных // Экология, № 3.- С.19-25.
- Мазинг В.В., 1984. Экосистема города, ее особенности и возможности оптимизации // Экол. аспекты городских систем.- Минск. - С.181-191.
- Мальчевский А.С., 1969. История орнитофауны парка Лесотехнической академии им. С.М. Кирова (Ленинград) и некоторые вопросы микроэволюции. - Вопросы экологии и биоценологии, вып.9.- Л.: Изд-во ЛГУ.- С.5-22.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. - Л.: Наука.- 285 с.
- Рахилин В.К., 1960. Сизый голубь города Москвы // Охрана природы и озеленение, вып.2. - М. - С.79-85.
- Формозов А.Н., 1981. Проблемы экологии и географии животных. - М.: Наука.- 351 с.
- Чернов Ю.И., 1984. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филогенез. - М.: Наука.- С.5-23
- Brook R.K., 1965. An albino Brood of *Pycnonotus barbatus* // Bulletin of the British ornithologists club, vol.85, N 6. - P.114-115.
- Root R., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher // Ecological Monographs, N 37. - P.317-350.

Модель влияния хищника и других факторов на изменение плотности гнездования

И.П. Градов, А.В. Малашкин

Московский Институт Электроники и Математики

malashkin_a_v@mail.ru, iliax@yandex.ru

Model of influence of a predator and other factors on the change of breeding bird density. – Gradov I.P., Malashkin A.V. – The computer simulation of interaction of predators and their victims has been created. Possible influence of predators on breeding bird density is shown for various parameters.

Key words: computer model, colony of birds, predator, victim, density of nesting, prognostication.

Изучение эволюционных процессов является одной из главных задач в орнитологии, поскольку понимание принципов развития видов позволяет более продуманно оценивать их будущие перспективы в зависимости от влияния разных природных или антропогенных факторов. Одним из таких факторов является хищничество, причём в качестве хищника может выступать как животное, так и человек. Хищничество является одним из основных рычагов, определяющих регуляцию численности организмов в природе.

Взаимосвязь хищника со своими жертвами может проявляться на разных стадиях онтогенеза птиц: хищник может поедать яйца в период гнездования, может поедать птенцов, ещё не приспособленных к жизни, а может охотиться и за взрослыми особями. Всё зависит как от размеров самого хищника, так и от размеров объекта его нападения. В свою очередь у птиц выработаны свои способы защиты от угроз со стороны хищников. Одним из таких способов является изменение плотности гнездования.

Существуют два основных типа гнездования. В первом случае птицы стремятся селиться как можно плотнее друг к другу, во втором, наоборот, – как можно дальше. Каждый тип имеет свои преимущества и недостатки при защите от хищников. В природе существует также гнездование с очень малой плотностью, так называемое "супердисперсное гнездование", когда гнездящиеся пары находятся вне визуального и акустического контакта между собой.

Для того чтобы проверить и более детально изучить взаимосвязь между хищничеством и плотностью гнездования, была разработана компьютерная модель, имитирующая эволюционное развитие колонии птиц. Основу модели составляют следующие характеристики:

- Модель территории – представляет из себя прямоугольную область, определяемую исходными параметрами.
- Модель времени – рассматриваются временные периоды, в течение которых кладки яиц или птенцы, ещё не покинувшие гнезда, подвергаются угрозе нападения со стороны хищников. Остальное время года нами не моделируется, но компенсируется за счёт реализации основных элементов модели: естественная (болезни, возраст) и неестественная (например, отстрел птиц) смертность жертв, объединение жертв в пары, поиск места для гнездования и создание новых гнёзд.
- Модель хищника – перед началом моделирования задаётся ряд параметров, определяющих набор признаков хищника: степень потребности хищника в пище, размер поля зрения хищника и среднее расстояние его перемещений. Помимо вышеуказанных параметров, имеется возможность задавать общее количество хищников в имитационной модели. Следует отметить, что количество хищников остаётся неизменным в течение всей работы модели. Это допущение приемлемо по нескольким причинам:
 1. Хищники по своей природе очень строго охраняют свои кормовые территории и не пускают на них чужаков.
 2. Спад численности жертв не влечёт за собой уменьшение количества хищников, поскольку рассматриваемые в модели жертвы не являются единственным элементом в рационе хищника. К тому же моделируемый период – лишь небольшая часть от календарного года.
- Модель жертвы – создаётся на основе исходных данных: средняя продолжительность жизни, средняя величина кладки яиц, периоды созревания потомства, процент гибели жертв по разным причинам, не связанным с естественной смертностью, вне моделируемого временного периода. Помимо этого, все особи разделяются на мужские и женские: они объединяются в пары и создают гнездо.

В модели учитываются также некоторые поведенческие особенности хищников и жертв. Так, например, определяется поведение хищника в ситуациях, когда он находит больше гнёзд, чем может разграбить за один раз, или когда сталкивается с сопротивлением со стороны жертв. А жертвы, в свою очередь, имеют наследуемый признак – характер распределения.

Таким образом, учитывая эти и другие данные о поведении наблюдаемых объектов, нам удалось создать имитационную модель,

приближенную к реальности, и с её помощью проверить различные теории и гипотезы.

Полученные результаты подтверждают предположения о том, что хищник если и способствует увеличению плотности гнездования, то только в том случае, когда плотность уже стала достаточно большой в силу иных факторов (Харитонов, 2006).

Рассмотрим работу модели на конкретном примере. В качестве жертвы возьмём колонию белых гусей: средняя продолжительность их жизни – 25 лет, средняя величина кладки – 4 яйца, первоначальное количество особей в колонии – 200, а соотношение особей, предпочитающих агрегированное и дисперсное распределение, примерно равно (50:50). Количество хищников варьируем. Продолжительность моделируемого периода – 100 лет.

Результаты проведенных экспериментов отображены в виде графиков, на которых сплошная линия – это общая численность жертв; точечная линия – количество пар с рассеянным типом гнездования; пунктирная линия – количество пар с плотным типом распределения.

В первых испытаниях, не меняя стартовое количество жертв и соотношение типов распределения, но увеличивая от эксперимента к эксперименту количество хищников, получаем примерно одну и ту же картину – наиболее предпочтительным типом распределения неизменно становится рассеянный тип гнездования (рис. 1).

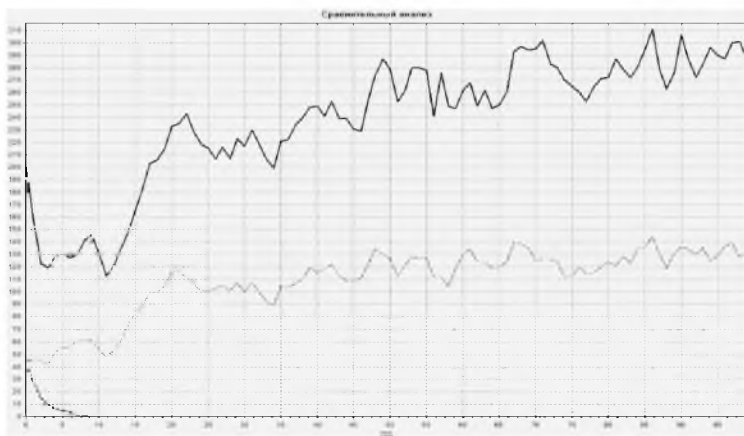


Рис. 1. Изменение численности жертв при одинаковой начальной плотности расселения.

Change of number of victims at identical initial density of moving

Изменяя условия модели (увеличивая стартовое количество жертв с плотным характером гнездования, но при этом не меняя количество особей с рассеянным типом распределения и число хищников), мы наблюдаем обратный результат: плотное расселение в течение нескольких лет становится абсолютно доминирующим, т.е. обеспечивающим лучшую защиту от хищников (рис.2).

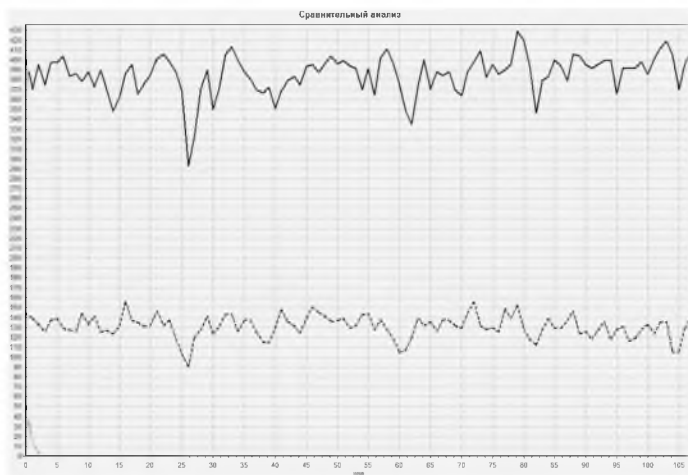


Рис. 2. Изменение численности жертв после увеличении количества птиц с плотным типом расселения.

Change of number of victims after increase in quantity of birds with dense type of moving

Разработанная компьютерная имитационная модель позволяет проверить предположения о влиянии хищника на изменение плотности гнездования, а также роль в этом процессе других, на первый взгляд, второстепенных факторов.

Литература

Харитонов С.П., 2006. Пространственно-этологическая структура колонии околотовных птиц. - Дисс. ... докт. биол. наук.- М.: ИПЭЭ РАН. - 469 с.

Гнездовые местообитания белой чайки *Pagophila eburnea* в Российской Арктике

М.В. Гаврило

Арктический и Антарктический
научно-исследовательский институт
m_gavrilo@mail.ru

The breeding habitats of the Ivory Gull *Pagophila eburnea* in the Russian Arctic. – Gavrilov M.V. – Characteristics of 43 habitats from 38 breeding localities throughout the Russian range of the Ivory Gull are analyzed taking into account island area, altitude, geomorphology and vegetation. Habitat protection against terrestrial and avian predators is evaluated. Totally, 12 nesting habitats are described and grouped hierarchically in two principal types including flat-ground and rocky ones. Terrestrial habitats used within the Russian range differs remarkably from the rest parts of the species range. A small low-lying land spot bounded by ice, either sea or glacier ice, is a principal breeding habitat where ca. 75% of the Russian Ivory Gull population breeds. Breeding habitat selection demonstrates high plasticity in relation to geomorphology and vegetation. Any breeding habitat has features providing at least minimal protection against Arctic Fox, the principal predator to the Ivory Gull. Selection of the habitats with predicted low Arctic Fox density is a selective strategy, which is achieved through different tactics.

Key words: Ivory Gull, *Pagophila eburnea*, nesting habitats, habitat selection, predation Arctic.

Как типичная морская птица, белая чайка *Pagophila eburnea* по-прежнему является на суше практически только для гнездования. Эти чайки довольно пластичны в выборе гнездовых местообитаний и, при наличии подходящих кормовых условий на прилегающей акватории в радиусе 100–200 км, селятся в разнообразных перигляциальных ландшафтах высокоширотных арктических островов, часто вдали от побережья (Gilchrist et al., 2008). Их гнездование отмечают как на скалах, так и на равнинных участках (Cramp, Simmons, 1983; Haney, MacDonald, 1995; Юдин, Фирсова, 2000).

Подавляющая часть колоний белых чаек в зарубежной Арктике располагается в разнообразных горных и скалистых местообитаниях (Thomas, MacDonald, 1987; Strøm, 2006; Gilg et al., 2009). В Российской Арктике описания гнездовых биотопов имеются для нескольких районов с архипелага Земля Франца-Иосифа (Clarke, 1898; Jackson, 1899; Томкович, 1986) и островов Карского моря (Волков, Придатко, 1994; Bangjord et al., 1994; Volkov, de Korte, 2000). Судя по этим данным и обзору по Северной Земле (Volkov, de Korte, 1996), биотопические гнездовые предпочтения белых чаек в российской Арктике отличаются

от описанных для других регионов. Но описание и анализ всего разнообразия гнездовых местообитаний для российской части ареала, где формируются наиболее крупные колонии, отсутствуют.

Материалы и методы

Описания гнездовых биотопов составлены как по результатам полевых исследований автора, так и на основании ранее опубликованных и архивных сведений, включая картографические материалы и фотографии. Для классификации местообитаний проанализированы биотопические характеристики колоний из 39 мест гнездования, расположенных по всему российскому ареалу вида, который условно разделен на четыре района: архипелаг Земля Франца-Иосифа и о. Виктория (ЗФИ), архипелаг Северная Земля и прилежащие мелкие островки (СЗ), прочие острова Карского моря, Новая Земля. Для анализа всего разнообразия используемых местообитаний и выделения типологических элементов проанализированы характеристики 45 местообитаний.

При построении иерархической классификации гнездовых местообитаний учитывались следующие характеристики:

1) Характер рельефа: равнинный (Р) или горно-скальный (СК).

2) Конфигурация суши и положение в рельефе:

- Площадь участка суши, свободной от ледника: малые, площадью 1–20 кв. км и средние, площадью до 250–280 кв. км острова (I), мысы, свободные от ледников (II), суша крупных островов (III).

- Высота над уровнем моря (с учетом положения в рельефе): пляжи (0: 0–5 м), приморские равнины (1: до 50 м, преимущественно до 20 м), возвышенные равнины (2: 50–100, иногда до 200 м), горные плато и их склоны (3: 200–500 м).

3) Характер растительного покрова: аazonальные сообщества (ПР: зачаточная растительность пляжей), зональные (ТМ – тундры приморских равнин; ТВ – тундры возвышенных равнин) и интразональные (КП – каменистые пустоши и горные тундры, СР – на скальной лишайниковая растительность).

4) Характер субстрата: природный рыхлый или скальный; искусственный – гнездование на постройках и конструкциях (А).

Рассматривались также следующие характеристики: наличие ледникового покрова и кратчайшее расстояние до кромки ледника, расстояние до морского побережья, уклон местности, характеристика природного субстрата, присутствие хищников, наличие по соседству других колониальных поселений морских птиц, гнездование других видов в колониях белой чайки и склонность к «синантропизации»: на-

личие артефактов (построек, предметов антропогенного происхождения, свалок мусора, складов ГСМ и пр.) и расстояние до ближайшего действующего населенного пункта (полярной станции, погранзаставы).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Иерархическая классификация гнездовых биотопов

В общем массиве данных выделено 12 разных местообитаний, отнесенных к двум основным типам: равнинному (**Р**) и горно-скалистому (**СК**) (таблица). Кроме того, выделено гнездование на искусственном субстрате в районах, освоенных человеком (**А**). По площади суши, на которой располагаются колонии, все местообитания сгруппированы в три класса (I, II, III). В каждом классе выделены высотные уровни (1, 2, 3) в зависимости от положения гнездовий над уровнем моря, в одном классе (малые и средние острова) верхние уровни в пределах российской части ареала выклиниваются.

Считается, что у белых чаек ведущим фактором, влияющим на выбор гнездовых местообитаний, является доступность колоний для хищников (Gilchrist et al., 2008). В связи с этим, при выделении подтипов акцент делался на доступность и привлекательность местообитаний для наземных хищников. Так, в типе горно-скалистых местообитаний выделяются два подтипа: обрывы/клифы (**К**); склоны и горные плато (**С**). Местообитания первого подтипа физически недоступны для наземных хищников, в то время как крутые склоны и останцы горных плато труднодоступны, но попадание туда хищников не исключено. Морские пляжи тоже выделены в самостоятельный подтип (**П**), поскольку вероятность пребывания там местных наземных хищников (белого медведя *Ursus maritimus* и песца *Alopex lagopus*) по ряду причин гораздо выше, чем во многих тундровых районах (миграционные пути медведей проходят вдоль побережий, поисковые кормовые маршруты песцов, особенно при отсутствии и недостатке леммингов, тоже сконцентрированы в прибрежной зоне).

Характеристика гнездовых местообитаний и региональные различия в их использовании

В Российской Арктике, как и в остальных частях ареала, белые чайки используют два основных типа местообитаний: равнинный и горно-скалистый, но преобладающим является равнинный тип (¾ известных мест гнездования (таблица). Встречающееся у ряда авторов утверждение о том, что белые чайки гнездятся преимущественно на скалистых обрывах (Дементьев, 1951; Сыроечковский, Рогачева, 1980;

Бутьев, 1985), не соответствует действительности, особенно для российской части ареала.

Таблица

**Иерархический перечень гнездовых местообитаний,
используемых белыми чайками в Российской Арктике**

Коды: римские цифры соответствуют классам местообитаний: I – малые и средние острова; II – мысы и останцы; III – суша крупных островов; арабские – подклассам или высотным уровням: 0 – пляжи и косы; 1 – террасы нижнего уровня, 2 – террасы среднего уровня, 3 – террасы верхнего уровня (подробности см. в тексте)

Группы	Местообитания	Коды	Примеры	Кол-во /доля (%)
Тип Равнинные местообитания (плоскостные колонии) (Р)				33/73.3
Подтип Пляжи морские (П)				
	1. Мелких островов	РП _{I 0}	Острова Тройной, Седова	2/4.5
	2. Крупных островов	РП _{III 0}	М. Константина	1/2.2
Подтип Равнинные тундры (Т)				
Тундры приморских равнин (ТМ)	3. Мелких и средних островов	РТМ _{I 1}	О-ва Визе, Гейберга, Русский, Уединения, Продолговатый, Малый Таймыр, Мэй, Сложный, Тройной, Воронина, Седова Краснофлотские	12/26.5
	4. Низменных мысов	РТМ _{II 1}	О-ва Виктория, Ева-Лив, Шмидта, м. Мэри Хармсуорт	4/9
	5. Крупных островов	РТМ _{III 1}	О-ва Хейса, Земля Александры, Грэм-Белл, м. Арктический, р. Сухая, оз. Твердое, оз. Изменчивое	7/15.5
Тундры возвышенных равнин (ТВ)	6. Останцов низких плато	РТВ _{II 2}	Мысы Флигели, Германия, бух. Тихая, о. Джексона-NE	4/9
	7. Возвышенных платообразных равнин	РТВ _{III 2}	Реки Останцовая, Мушкетова, Шумная	3/6.7
Тип Горно-скалистые местообитания (колонии, расположенные на крутых склонах и обрывах) (СК)				10/22
Подтип Скалистые обрывы (клифы и каньоны) (К)				
	8. Скалистые обрывы морского побережья	СКК _{II 2a} СКК _{II 2b}	Бух. Скворцова М. Оловянный	2/4.4
	9. Речные каньоны	СКК _{III 2}	Бух. Сказочная-1, 2, р. Останцовая	3/6.6
Подтип Склоны и горные плато (С)				
	10. Нунатаки	СКС _{II 3}	Гора Плоская, Туманные Горы, фьорд Матусевича, о. Мак-Клинтока	4/9
	11. Скалистые крутые склоны и цирки	СКС _{III 3}	Ледник Войцеховского	1/2.2
Искусственные местообитания («синантропные» колонии) (А)				2/4.5
	12. Антропогенные конструкции	А	О-ва Ушакова, Визе	2/4.5

Разнообразие равнинных местообитаний включает в себя ровные площадки пляжей, морских и речных террас крупных островов, прибрежных и удаленных малых островов, останцовых плато на крупных островах. Рельеф местности может быть ровным, полого-волнистым, или расчлененным овражно-речной сетью. Положение в рельефе может варьировать от уровня морского пляжа или низкой морской террасы до высоких речных террас и внутренних плакоров, а также их пологих склонов (в российской части ареала высотный диапазон известных равнинных место гнездования укладывается в пределы 3–150 м). Описаны случаи гнездования в самых разнообразных ландшафтах: на морском пляже, на приморской заозерной низменности, в полигональной, бугристой, пятнистой тундре, на каменистой пустоши.

На крупных островах колонии часто соседствуют с ледниками. Расстояние до кромки ледника в описанных местообитаниях варьирует от 10 м до 12,5 км, в среднем 4,0 км ($n=31$), при этом треть колоний расположена в пределах 1 км от ледника. Для российской Арктики очень характерно прибрежное гнездование на малых и средних безледниковых низменных островках (треть всех описанных мест гнездования). Такие колонии сосредоточены в Карском море. При наличии небольших по площади низменных, мысов, примыкающих к леднику, белые чайки охотно заселяют их (о. Виктория и некоторые острова ЗФИ, о. Шмидта (СЗ). В этих местообитаниях (РП₁₀, РТМ₁₁, РТМ₁₁) формируются все наиболее крупные колонии и гнездится до 75% российской популяции чаек.

Равнинные гнездовые местообитания довольно широко используются белой чайкой в пределах всего ареала. Гнездование в таких условиях описано в северной Гренландии (Gilg et al., 2009), на северо-востоке Шпицбергена (Ahlmann, Malmberg, 1931; Collett, 1888; Lovensjold, 1964), на Канадском Арктическом архипелаге (MacDonald, 1976; Reed, Dupuis, 1983; Thomas, MacDonald, 1987).

Типичные скальные колонии в российской части ареала практически не известны, всего описано 10 мест гнездования в горных и предгорных местообитаниях: два на Земле Франца-Иосифа (о. Мак-Клинтока, бух. Скворцова), а остальные на Северной Земле (Волков, Придатко, 1994; Гаврило, 1986; Volkov, de Korte, 1996; А.Е. Волков, неопубл. данные, перс.данные, таблица). Другие упоминания о гнездовании белых чаек на клифах островов Земли Франца-Иосифа не достоверны и требуют подтверждения. Вместе с тем, обилие потенциально пригодных для гнездования скальных местообитаний на Земле Франца-Иосифа и, в меньшей степени, на Северной Земле, заставляют

предположить наличие еще многих неизвестных колоний белой чайки в горных районах этих архипелагов.

Гнездование на скальных обрывах, в том числе на изолированных выходах коренных скальных пород, прорывающих ледники (нунатаках), более характерно для зарубежной Арктики (рисунок). В скалистых местообитаниях птицы гнездятся обычно высоко над уровнем моря и часто на значительном удалении от берега. В Гренландии колонии белых чаек найдены на высотах до 2500 м н.у.м. и на удалении до 50 км от побережья (Wright, Matthews, 1980; Gilg et al., 2009), в Канаде на высотах до 450–750 м н.у.м. и удалении до 20–30 км (Frisch, Morgan, 1979). На Шпицбергене все активные в настоящее время колонии расположены на скалах, включая нунатаки, дайки и клифы (100–1000 м н.у.м., Н. Strøm, перс. сообщ.). В исторической ретроспективе доля равнинных местообитаний в норвежской части ареала не превышала 10–12% от общего числа известных мест гнездования (Strøm, 2006; Seabird colony database).



Рисунок. Относительное использование основных типов местообитаний белыми чайками в различных частях гнездового ареала

▬ – равнинные; ▮ – горно-скалистые

Максимальная высота колоний в горно-скалистых местообитаниях в российской части ареала не превышает 500 м н.у.м. (1 колония на ЗФИ), в остальных случаях высоты колеблются от более чем 100 до 300 м. От моря такие места гнездования удалены на расстояние от 4 до 10 км, в среднем $7,4 \pm 3,1$ ($n=5$), остальные 4 места гнездования прибрежные (< 1 км от берега моря).

В общем, российские «горные» колонии расположены ниже и ближе к побережью, чем в зарубежной Арктике, т.е., менее изолированно. С одной стороны, это закономерно, принимая во внимание характер самой местности, которая в российской части ареала в целом ниже (максимальные отметки плато и нунатаков 500–600 м), чем, например, в Гренландии (1700–2000, максимально 3700 м) или Канад-

ской Арктике (1500–2000 м). С другой стороны, ограниченная выборка с территории России не дает адекватного представления о разнообразии и характерных чертах местообитаний этого типа. Очевидно, что имеющиеся в Российской Арктике условия гнездования не накладывают ограничений на размещение гнездовых колоний белых чаек по таким параметрам, как высота над уровнем моря или удаленность от побережья.

Только с территории России известно гнездование белых чаек в искусственных местообитаниях на антропогенном субстрате, условно названное нами «синантропным». К таким случаям относится гнездование на строениях закрытой полярной станции на леднике (наши данные), а также на строениях и объектах инфраструктуры на о. Визе в условиях аномально обильного снежного покрова, не сошедшего к началу гнездования (2008), а впоследствии и в сезоны со средними условиями снегозалегаия, но высокой численностью чаек (2010, 2011) (С. Аболев, 2010, перс. сообщ., С.М. Кирюшкин, 2011, перс. сообщ.). Таким образом, белые чайки могут занимать искусственные местообитания при дефиците природных гнездопригодных биотопов.

Рельеф и микроклиматические особенности гнездовых местообитаний

В отношении крупных форм рельефа, как показано выше, белые чайки не селективны, но на уровне особенностей мезо- и микрорельефа у них прослеживаются некоторые предпочтения. Анализ характеристик мест расположения конкретных колоний показывает, что в равнинных местообитаниях птицы выбирают положительные формы рельефа: слегка выпуклые участки террас и денудационных поверхностей, плоские гребни гряд, верхние части и бровки пологих склонов, плоские невысокие бугры и возвышающиеся крупнообломочные россыпи коренных скальных пород. Все эти элементы мезорельефа обычно хорошо продуваются, на них меньше толщина снежного покрова, они раньше освобождаются от снега, лучше дренируются и не бывают переувлажнены летом. Первые белые чайки появляются на местах гнездования уже в марте - апреле (Горбунов, 1932; Успенский, 1969; de Korte et al., 1995; наши данные), когда равнинные участки еще полностью покрыты снегом и льдом. К началу гнездования (середина июня) местность лишь частично освобождается от снега, и фактор доступности местообитаний может быть существенным для выбора места размножения.

Хорошая продуваемость местности, ведущая к раннему освобождению от снега, с одной стороны, обеспечивает доступ к гнездопри-

годным местообитаниям к началу размножения, а с другой стороны, создает более суровые условия для гнездящихся птиц. Белым чайкам при выборе местообитания приходится делать выбор между оптимальными сроками и благоприятными микроклиматическими условиями гнездования. Поскольку ветровые условия играют первостепенную роль в освобождении территории от снега, выбор конкретного места гнездования представляет собой компромисс в пользу лучшей защищенности от ветра или в пользу более ранних сроков гнездования и/или более сухого субстрата. Предпочтение отдается, очевидно, более ранним срокам гнездования. Затем среди доступных к началу гнездования участков выбираются более защищенные (на уровне элементов микрорельефа), но недостаточно сухие микроместообитания.

К аналогичным выводам о роли микробиотопических (характер микрорельефа) и связанных с ними микроклиматических условий биотопов пришел Ф.А. Романенко с соавторами (1994). Однако мы не можем согласиться с одним из их выводов, гласящим, что для белой чайки, способной к поздним и повторным кладкам, не существенен характер рельефа, влияющий на сроки схода снежного покрова. Начало гнездования чаек (не повторные, вынужденные попытки) приходится на период до завершения схода снежного покрова. В отдельные аномальные годы обильный снежный покров может выступать лимитирующим фактором, ограничивающим площадь гнездопригодных биотопов, о чем, например, свидетельствует описанное выше гнездование на строениях. Важность защищенности от ветра при выборе мест гнездования отмечена и для колоний на Земле Франца-Иосифа (Томкович, 1986).

Растительный покров в местах гнездования белых чаек

Гнездовой ареал белой чайки полностью расположен в пределах полярных пустынь (или высокоарктических тундр), спектр растительных сообществ которых весьма ограничен (CAVM, 2003). Сам по себе характер растительности, очевидно, не играет существенной роли для расположения колоний: гнездование описано как на голом субстрате (например, о. Виктория или р. Сухая, СЗ), так и в пятнистых тундрах с общим проективным покрытием растительности до 50% (о. Хейса, ЗФИ). Вместе с тем, прослеживается тенденция к занятию участков с очень скудной (даже по меркам полярных пустынь) растительностью, с доминированием споровых растений (но никогда на участках с развитой моховой дерниной!), или вовсе на оголенном субстрате с прерывистой сеткой водорослево-моховой/лишайниковой корочки. Субстрат может быть каменистым или рыхлым. Зачастую чайки селятся на рос-

сыях коренных скальных пород, где растительность представлена лишь эпилитными лишайниками (одна из колоний на Земле Александры).

Выбор местообитаний со скудным растительным покровом может быть как причиной, так и следствием биотопических предпочтений белых чаек. В качестве ведущей причины может выступать избегание местообитаний с развитым растительным покровом, служащим достаточной кормовой базой для поддержания популяций леммингов и, соответственно, привлекательных для песцов.

С другой стороны, предпочитаемые белыми чайками в силу раннего освобождения от снега и/или лучше дренируемые формы мезорельефа имеют эдафические и микроклиматические характеристики, препятствующие развитию богатой растительности: бедный субстрат, неглубокий и плотный снежный покров, усиленная ветровая экспозиция, ведущая к эоловым процессам и корразии растений, недостаток влаги. А такие местообитания, как низкие морские аккумулятивные террасы, нунатаки и прикромочные участки у подножий ледников – относительно молодые перегляциальные ландшафты, в которых исторически еще не сформировался развитый растительный покров.

Защитные свойства гнездовых биотопов от хищников

Защищенность от наземных хищников и изолированность от хищников пернатых признаются ведущими факторами при выборе белыми чайками конкретного места гнездования (MacDonald, Macpherson, 1962; Frisch, Morgan, 1979; Blomquist, Elander, 1981; Thomas, MacDonald, 1987). Прямыми наблюдениями в российской части ареала подтверждено хищничество бургомистра (Volkov, de Korte, 2000; наши наблюдения), песца (Сыроечковский, Лаппо, 1994), собак (Демме, 1934; Сыроечковский, Лаппо, 1994) и, возможно, белого медведя (Сыроечковский, Лаппо, 1994; Аболев, перс. сообщ.), а также нападение белой совы на взрослую особь (А.Е. Волков, перс. сообщ.). Данные о смертности, оценивающие роль различных хищников как фактора, регулирующего популяционную численность, отсутствуют.

Большинство задокументированных в различных частях ареала случаев массового разорения колоний белой чайки происходило с участием песцов (Демме, 1934; Сыроечковский, Лаппо, 1994 – для Российской Арктики; McDonald, 1976 – для Канадской Арктики; Gilg, 2010, перс. сообщ. – для Гренландии). При этом зарубежные авторы полагают, что основной способ защиты от хищников, в том числе от песцов, – использование недоступных горных местообитаний (скальных обрывов, нунатаков) и пустынных районов, удаленных в предгорья. Вместе с тем, белые чайки для постройки гнезд используют до-

вольно широкие уступы и карнизы (перс. данные), и их гнездование даже на скалах защищает их в меньшей степени, чем, например, моевок. Случаи разорения гнезд белых чаек на скалах описаны, например, для Шпицбергена (Bateson, Plowright, 1959; Strøm, 2010, перс. сообщ.).

Все описанные в Российской Арктике гнездовые местообитания белых чаек действительно обладают хотя бы минимальными свойствами защиты от песцов, но способы, которыми обеспечивается эта защита, весьма разнообразны:

1. Физическая недоступность колонии для наземных хищников:

1.1. Абсолютная недоступность – гнездование на клифах и скалистых обрывах: речные каньоны (**СКК_{III 2}**), прибрежные скалы (**СКК_{II 3б}**), некоторые нунатаки (**СКС_{II 3а}**);

1.2. Относительная недоступность – некоторые нунатаки (**СКС_{II 3}**);

2. Удаленность от побережья, где сконцентрированы охотничьи участки наземных хищников и гнездовья крупных чаек:

2.1. Горизонтальная – внутренние районы крупных островов (**РТМ_{III 1}**, **РТВ_{III 2}**, **СКС_{III 3}**);

2.2. Вертикальная – прибрежные останцовые плато (**РТВ_{II 2}**), нунатаки (**СКС_{II 3}**);

3. Использование местообитаний с предсказуемо низкой плотностью песцов (песец обычно там не норится, или размножение его спорадично) из-за недостатка гарантированных кормов (леммингов, крупных доступных колоний птиц):

3.1. Территории, не входящие в ареал леммингов: все местообитания Земли Франца-Иосифа, о. Виктория, некоторых удаленных островов Карского моря, север о. Комсомолец и о. Шмидта (**СЗ**);

3.2. Местообитания (в пределах ареала леммингов) с крайне разреженным растительным покровом, малопригодные для обитания леммингов: возвышенные платообразные равнины (**РТВ_{III 2}**) и пустоши на скалистых склонах (**СКС_{III 3}**) на о. Большевик;

3.3. Малые острова (Гейберга, Мэй, Домашний в арх. Седова, Уединения, Продолговатый) и мысы (напр., о. Виктория и о. Шмидта), доступные для песцов в период ледостава, но обычно не посещаемые после очищения проливов ото льда;

3.4. Средние острова, где песцы зачастую могут летовать, но не размножаются из-за недостатка кормов (о-ва Малый Таймыр, Русский).

Таким образом, по материалам из российской части ареала, защита от песцов достигается, как правило, выбором местообитаний с предсказуемо низкой летней численностью этого хищника: большая

часть российского ареала белой чайки и наиболее крупные колонии расположены вне репродуктивного ареала песка, около 45% мест гнездования находится вне ареала леммингов, что вместе обеспечивает гнездование более 85% российской популяции.

На тех малых и средних островах Карского моря, где лемминги есть, плотность их стабильно низка, и местные песцы летом там, как правило, отсутствуют. В частности, крупнейшая колония находится на острове, где лемминги обитают, но остров слишком мал и плотность леммингов там очень низка, поэтому и песцы летом на острове в норме отсутствуют. Все колонии свыше 500 пар тоже расположены вне репродуктивного ареала или регулярных летовок песка. На средних островах, где есть лемминги, а песок не размножается, но может встречаться летом, размер колоний белой чайки сразу падает. На Северной Земле белые чайки стремятся гнездиться в местах с крайне скудным растительным покровом, где лемминги тоже отсутствуют (внутренние возвышенные районы со щепнистыми пустошами, приледниковые молодые ландшафты).

Дополнительным способом, снижающим возможность обнаружения гнездовой колонии местными хищниками, служит смена локализации гнездовых колоний, характерная для гнездовых на крупных участках свободной ото льда суши, даже вне репродуктивного ареала песцов.

Этих способов снижения вероятности встречи с песцами, по-видимому, достаточно, и дальнейшая селекция местообитаний, направленная на физическую защиту от проникновения хищников, не происходит: большинство колоний располагается в местообитаниях, физически вполне доступных для песцов, в них же гнездится подавляющее число белых чаек (около 97%). Характерно, что колонии, физически недоступные (или труднодоступные) для песцов, редки, малы по размеру (менее 50 пар) и известны преимущественно в пределах ареала леммингов и размножения песцов. В частности, все известные колонии на отвесных скалах (абсолютная физическая изоляция от песка) расположены в пределах репродуктивного ареала хищника. Эти местообитания, по имеющимся данным, поддерживают менее 2% российской гнездовой популяции белой чайки. Даже если учесть, что большинство таких мелких поселений пока не найдены, в дальнейшем их роль (по численности) вряд ли превысит несколько процентов.

Вторым наземным хищником, способным разорять гнезда белых чаек, является белый медведь. Почти половина описанных мест гнездования не имеет биотопической защиты от белых медведей. Более того, эти колонии зачастую расположены в районах, часто посещае-

мых медведями, – это низменные побережья островов, окруженные ледовитыми водами в летний период. В таких незащищенных от медведей местообитаниях расположены все самые крупные и постоянные колонии, гнездится основная часть российской популяции. Крупнейшая колония на о. Домашний расположена буквально на медвежьей тропе.

Очевидно, при условиях достаточной обеспеченности традиционными кормами (тюленями), птичьи яйца и птенцы не представляют для белых медведей приоритетной добычи. В то же время, при обострении кормовой ситуации и недостаточности основного корма (например, при изоляции зверей на удаленном острове, при отсутствии ледяного покрова или при других неблагоприятных ситуациях) медведи могут произвести серьезное опустошение колонии (McDonald, 1976; O. Gilg, 2010, перс. сообщ.). Угроза существованию плоскостных прибрежных колоний может возрасти в условиях современного потепления климата и сокращения площади морского ледяного покрова, когда медведи в поисках корма вынуждены летом выходить на побережье. Такая ситуация наблюдалась, например, на о. Визе в 2007 г., когда три медведя остались на лето на острове и поселились в районе гнездовой белой чайки (Аболемов, 2007, перс. сообщ.), что привело, по мнению респондента, к разорению колонии, поскольку наблюдалось очень мало летних молодых.

Беспривязные собаки при хорошем уходе, очевидно, не представляют существенной угрозы гнездящимся белым чайкам. В настоящее время собаки имеются в окрестностях четырех мест гнездования, где формируются и выживают крупные колонии чаек (Земля Александры, о. Хейса, о. Визе и арх. Седова). Собак на островах осталось немного, они обычно хорошо накормлены, посещают колонии эпизодически и, в основном, сопровождая человека. В исторической ретроспективе, собаки могли представлять более существенную угрозу в связи с большей своей численностью, меньшей обеспеченностью кормом. Были известны случаи специальной заготовки чайчьих яиц на корм собакам (о. Виктория, 1980-е годы, сообщ. сотрудников полярной станции).

Биотопическая защищенность от пернатых хищников, очевидно, не является приоритетной характеристикой гнездовых местообитаний белых чаек. Для ряда колоний она обеспечивается удаленностью и изолированностью мест гнездования белых чаек (внутренние участки пустынных островов, например, р. Сухая). В то же время, во многих местах гнездовья белых чаек соседствуют с гнездовыми участками и колониями крупных чаек, главным образом бургомистров *Larus hyperboreus* (например, о. Виктория – менее 100 м, о. Домашний – 400 м,

м. Флигели – около 100 м), а в наиболее южных районах – и западно-сибирских чаек *L. heuglini* (о-ва Гейберга – на удалении около 100 м). Из поморников в пределах репродуктивного ареала белой чайки гнездится только короткохвостый *Starcorarius parasiticus*, а средний *S. pomarinus* и длиннохвостый *S. longicaudus* там, очевидно, не размножаются по причине отсутствия или низкой плотности населения леммингов и встречаются только на кочевках. Крупные чайки добывают и птенцов, и взрослых особей белой чайки, но для оценки пресса хищничества как птиц, так и млекопитающих, требуются специальные исследования.

Выводы

- Выбор белой чайкой гнездовых биотопов в Российской Арктике отличается от всех других регионов видового ареала существенным преобладанием равнинных местообитаний.
- Предпочитаемые местообитания белой чайки – прибрежные приморские тундры, в основном, на ограниченных по площади участках низменных равнин небольших островов и мысов, окруженные морскими и глетчерными льдами.
- Для белых чаек характерна высокая пластичность в выборе гнездовых биотопов в отношении к их геоморфологическим и геоботаническим характеристикам, а также высокая толерантность к соседству с человеком.
- Стратегия выбора гнездовых местообитаний у белых чаек – защита от основного наземного хищника (песца) – достигается поиском мест гнездования с предсказуемо низкой численностью хищника. Эта стратегия реализуется через несколько тактических вариантов. Приоритетная тактика – выбор районов с кормовой базой, недостаточной для обеспечения размножения или регулярной летовки песцов; меньшую роль играют местообитания, физически недоступные и труднодоступные для наземных хищников.
- Эту стратегию белых чаек можно рассматривать как подтверждение «гипотезы адаптивного пика» (adaptive peak hypothesis; Quresh et al., 2011) в выборе гнездовых местообитаний, отличающихся низким прессом хищничества песца. Дальнейший выбор мест гнездования с дополнительными защитными свойствами (в том числе от других менее значимых хищников, таких как крупные чайки, поморники или белые медведи) уже не ведется или играет второстепенную роль и используется в тех районах ареала, где размножается песец.

Литература

- Бутьев В.Т., 1985. Белая чайка // Красная Книга РСФСР.- М.: Россельхозиздат.- С.280-281.
- Волков А.Е., Придатко В.И., 1994. Материалы по биологии белой чайки (*Pagophila eburnea*) на архипелаге Северная Земля // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря, т.1.- М.: ЭПЭЭ РАН.- С.207-222.
- Гаврило М.В., 1988. Птицы острова Октябрьской Революции (Северная Земля): численность, особенности распределения, рекомендации к охране // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера.- Владивосток.- С.38-41.
- Горбунов Г.П., 1932. Птицы Земли Франца-Иосифа // Тр. Всесоюз. Арктич. ин-та, т.4.- Л.: Гидрометеозидат.- 244 с.
- Дементьев Г.П., 1951. Белая чайка // Птицы Сов. Союза, т.3.- М.: Сов. наука.- С.410-414.
- Демме Н.П., 1934. Промысловая фауна Северной Земли.- Неопубликованный отчет.- Л.: АНИИ.- 135 с.
- Сыроечковский Е.Е., Рогачева Е.В., 1980. Животный мир Красноярского края.- Красноярск: Кн. изд-во.- 359 с.
- Романенко Ф.А., Сыроечковский Е.Е.-мл., Лаппо Е.Г., 1994. Геоморфологические особенности расположения гнезд птиц на островах Известий ЦИК и Свердруп // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря, т.2.- М.: ЭПЭЭ РАН.- С.149-164.
- Сыроечковский Е.Е.-мл., Лаппо Е.Г., 1994. Материалы по фауне и экологии птиц островов Известий ЦИК и о. Свердруп (Карское море) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря, т.1.- М.: ЭПЭЭ РАН.- С.108-148.
- Томкович П.С., 1986. Материалы по биологии белой чайки на острове Грэм-Белл (Земля Франца Иосифа) // Акт. пробл. орнитологии.- М.: Наука.- С. 34-49/
- Успенский С.М., 1969. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц.- М.: Мысль.- 463 с.
- Юдин К.А., Фирсова Л.В., 2002. Белая чайка // Паевский В.А. (Отв. ред.) Ржанкообразные Charadriiformes, ч.1: Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae.- СПб.: Наука.- С.131-141.
- Ahlmann H.W., Malmberg S., 1931. Sommar vid Polarhavet.- Stockholm: P.A. Norstedt & söners förlag.- 301 p.
- Bangjord G., Korshavn R., Nikiforov V., 1994. Fauna at Troynoy and influence of polar stations on nature reserve // Izvestija TsIK, Kara Sea, July 1994. Klaebu: Norwegian Ornithological Society. Working report, 3.- 55 p.
- Bateson P.P., Plowright R.C., 1959. Some aspect of reproductive behavior of the Ivory Gull // Ardea, Vol. XLVII.- P.157-176.
- Blomqvist S., Elander M., 1981. Sabine's Gull (*Xema sabini*), Ross' Gull (*Rhodostethia rosea*), and Ivory Gull (*Pagophila eburnea*) in the Arctic - a review // Arctic, v.34.- P.122-132.
- CAVM Team, 2003. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1:7,500,000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1.- Anchorage: U.S. Fish and Wildlife Service.
- Clarke W.E., 1898. On the avifauna of Franz Josef Land. With notes by Wm. S. Bruce, of the Jackson-Harmsworth Expedition // Ibis, v.40.- P.249-277.

- Collett R., 1888. On a breeding-colony of *Larus eburneus* on Spitsbergen // *Ibis*, 5 series, v.6. – P.440–443
- Cramp S., Simmons K.E.L. (Eds), 1983. The birds of the Western Palaearctic, vol. III: Waders to Gulls.- Oxford Univ. Press. – 913 p.
- de Korte J., Volkov A.E., Gavrilov M.V., 1995. Bird observations in Severnaya Zemlya, Siberia // *Arctic*, v.48, № 3. – P.222–234.
- Frisch T., Morgan W.C., 1979. Ivory Gull colonies in southeastern Ellesmere Island, Arctic Canada // *Canadian Field-Naturalist*, v.93. – P.173–174.
- Gilchrist G., Strom H., Gavrilov M., Mosbech A., 2008. International Ivory Gull conservation strategy and action plan.- CAFF's Circumpolar Seabird Group. CAFF Technical report, No 18. – 20 pp.
- Gilg O., Boertmann D., Merkel F., Aebischer A., Sabard B., 2009. The status of the endangered Ivory Gull, *Pagophila eburnea*, in Greenland // *Polar Biology*, v.32. – P.1275–1286.
- Haney J.Ch., Macdonald S.D., 1995. Ivory Gull (*Pagophila eburnea*) // The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.).- Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/175> doi:bna.175.
- Jackson F.G., 1899. Notes on the birds of Franz-Joseph Land by the Jackson-Harmsworth Polar Expedition, 1894 to 1897 // Jackson F.G. A thousand days in the Arctic, v.II. Appendix – P.397–412.
- Lovenskiold H.L., 1964. Avifauna Svalbardensis.- Oslo: Norsk Polar Inst. – 460 p.
- MacDonald S.D., 1976. Phantoms of the pack ice // *Audubon*, № 3, Iss.78. – P.3–19.
- MacDonald S.D., Macpherson A.H., 1962. Breeding place of the Ivory Gull in Arctic Canada // *National Museum Canada Bull.*, v. 183. – P.111–117.
- Quresh S.L., Heath S.K., Rotenberry J.T., 2011. How avian nest site selection responds to predation risk: testing an "adaptive peak hypothesis" // *J. of Animal Ecology*. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01895.x
- Reed A., Dupuis P., 1983. Ivory Gulls (*Pagophila eburnea*) nesting on the Brodeur Peninsula, Baffin Island, N.W.T. // *Canadian Field-Naturalist*, v.97. – P. 332.
- Seabird colony database <http://eivind.npolar.no/barentsportal/>, NPI, visited 13.05.2011
- Strom H., 2006. Ivory gull // *Birds and Mammals of Svalbard* (Kovacs KM, Lydersen C, Eds.).- Tromsø: Norwegian Polar Institute. – P.151–154.
- Thomas V.C., MacDonald S.D., 1987. The breeding distribution and current population status of the Ivory Gull in Canada // *Arctic*, N 3, Iss.40. – P.211–218.
- Volkov A.E., de Korte J., 1996. Distribution and numbers of breeding Ivory Gulls *Pagophila eburnea* in Severnaya Zemlja, Russian Arctic // *Polar Res.*, v.15, iss.1. – P.11–21.
- Volkov A.E., de Korte J., 2000. Breeding ecology of the Ivory Gull (*Pagophila eburnea*) in Sedov Archipelago, Severnaya Zemlya // Ebbsinge B.S., Mazourov Yu.L., Tomkovich P.S. (Eds.). *Heritage of the Russian Arctic. Research, conservation and international cooperation.*- Moscow: Ecopros Publishers. – P.483–500.
- Wright N.J., Mathews D.W., 1980. New nesting colonies of the Ivory Gull *Pagophila eburnea* in southern Eastern Greenland // *Dansk Ornithologisk Forening Tidsskrift*, v.74. – P.59–64.

Репродуктивная эффективность кладок разной величины у хищных птиц семейства *Falconidae*

Е.А. Брагин

*Кустанайский государственный пединститут,
Наурызумский госзаповедник, Казахстан
naurzum@mail.ru*

Reproductive efficiency of the clutches of different size in the birds of prey of *Falconidae* family. – Bragin E.A. – An analysis of productivity, breeding success and input to reproduction of the clutches of the different size of 5 species of *Falconidae* family has shown that the most efficient clutches are those of the mean size or slightly exceeding the mean size. Increase of the clutch size higher the average one is connected to increase of mortality rate of eggs and chicks caused by different factors. Potential of the biggest clutches is realized only in the coincidence of the favorable external conditions.

Key words: clutch, productivity, unfertile eggs, variation, mortality rate, breeding success.

Размер кладки у видов семейства *Falconidae* варьирует в больших пределах, как год от года, так и внутри одного сезона размножения. Считается, что годовые вариации связаны главным образом с изменениями обилия кормовых объектов. Сезонные же изменения, размах которых у отдельных видов превышает годовые вариации, определяются комплексом факторов (Паевский, 1985). Различия гнездовой смертности и затрат энергии на выкармливание одного птенца в зависимости от размеров кладки ставят вопрос о репродуктивной эффективности кладок разной величины и о биологической целесообразности наличия широкой вариабельности кладки. Вопросы изменчивости величины кладок и их разнокачественности, взаимосвязи величины кладки и смертности, а также их причины вызывают большой интерес. Ряд работ, посвященных этим вопросам, выполнен при изучении гнездовой биологии грача (Болотников, Соколова и др., 1973; Болотников и др., 1978; Шураков, 1979; Быкова, 1990), скворца (Нумеров, 1984). Данные по некоторым видам воробьиных птиц обобщены в монографии В.А. Паевского (1985). В данной работе проводится анализ параметров размножения пяти видов соколов и их зависимости от размеров кладки.

Материал и методы

Материалы, на которых основана данная работа, собраны, в основном, в 1978-1983 гг. в Наурызумском заповеднике и на ближайших сопредельных территориях. Исследования выполнялись на постоянных

площадках в каждом из трех лесных массивов заповедника, представляющих различные типы леса.

Наурзумский бор, размерами 24 × 8 км и площадью около 18 тыс. га, имеет довольно сложную структуру и разнообразные экологические условия. Имеются участки сильно расчлененных старовозрастных мертвopoкpoвнoх coснoкoв, peдкocтoйнoх пapкoвыx coснoкoв c нeбoльшими бepeзoвыми кoлкaми пo зaпaдинaм и cxoднoх c ними пo oблицу гaри paзныx вoзpaстoв, a тaкжe кoлкoвыe бepeзняки и ocинники пo пepифepии oбшиpныx ocтeпнeнныx плoщaдeй c copoвыми кoтлoвинaми. Лaндшaфты пo внeшнeй oпушкe бopa пpeдcтaвлeны paзличными cтeпными фopмaциями (пecчaнoкoвыльнoх, типчaкoвo-пoлынныe и пoлынныe), cуxими лугaми, в тoм числe гaлoфитными, и oзepными пoбepeжьями.

Тepceкcкий бop пpeдcтaвлeн узкoй цeпoчкoй нeбoльшиx вoсcoкoпoлнoтныx cpeднeвoзpaстных кoлкoв, вытянувшихcя нa 20 км вдoль вepхнeгo cклoнa плaтo пo гpaницe зepнoвыx пoлeй и кoмплeкcныx cтeпeй (кoвылькoвыe, типчaкoвo-кoвылькoвыe, типчaкoвo-пoлынныe и др.) нa cклoнax дoлинy p. Дaнa-Бикe.

Лecнoй мaccив Cыпcын, paзмepaми 14 × 9 км и плoщaдью oкoлo 14 тoч. гa, cocoит из бepeзoвыx и ocинoвыx кoлкoв, paзбpoсaнныx cpeди кpупнoбугpиcтoй пecчaнoкoвыльнoй cтeпи c нeзнaчитeльными вкpaплeниями coснoх.

Нa вceх тpeх плoщaдкaх eжeгoднo пpoвoдилиcь учeты c кapтиpoвaниeм гнeзд и пocлeдующим пpoслeживaниeм их cудьбы у бaлoбaнa (*Falco cherrug*), oбыкнoвeннoй пycтeльги (*Falco tinnunculus*), дepбникa (*Falco columbarius*), чeглoкa (*Falco subbuteo*) и кoбчикa (*Falco vespertinus*). Cpoki нaчaлa oтклaдки яиц oпpeдeлялись пo дecятиднeвкaм (дeкaдaм) нaпpямую, a тaкжe пo cpoкaм вылуплeния птeнцoв или cocoянию их пухoвыx/пepьeвыx пoкpoвoв. Для oпpeдeлeния пpичин нe вылуплeния птeнцoв испopчeнныe яйцa вcкpывались. Ocyщecтвлялcя тaкжe кoнтpoль гнeзд, нaйдeнныx зa пpeдeлaми плoщaдoк. Кoличecтвo дaнныx пpeдcтaвлeнo в cooтвeтcтвующих тaблицaх.

Результаты

Oснoвныe пapaмeтpы клaдoк paccмaтpивaeмыx видoв пoкaзaны в тaблицe 1. Нaибoльшeй вapиaбeльнoстью, кaк пo гoдaм, тaк и в пpeдeлax oднoгo ceзoнa paзмнoжeния oтличались клaдки oбыкнoвeннoй пycтeльги. Вapиaции клaдки (193) в 1978-1983 гг. cocoвили 2-7 яиц, cpeднeмнoгoлeтний paзмep – $4,7 \pm 0,08$, пpи этoм 43,5% cocoвляли клaдки из 5 яиц; 23,8% – из 4; 18,7% – из 6; 8,8% – из тpeх; клaдки из 2 и 7 яиц пpeдcтaвляли пo 2,6% вceх клaдoк. Тaким oбpaзoм, нa клaдки из 4 и 5 яиц пpихoдилoсь 67,3%.

Таблица 1

Параметры кладок у видов семейства *Falconidae* в Наурзумском заповеднике
 Characteristics of clutches in species family *Falconidae* in Naurzum Reserve

Вид	n	Доля кладок с числом яиц (%)						Средняя кладка	Годовые вариации
		2	3	4	5	6	7		
Балобан	142	8,1	19,5	28,6	39,1	-	-	4,0±0,11	3,8-4,3
Пустельга	193	2,6	8,8	23,8	43,5	18,7	2,6	4,7±0,08	3,9-5,0
Дербник	51	-	29,4	39,2	31,4	-	-	4,0±0,16	3,5-4,4
Чеглок	71	24,8	55,4	19,8	-	-	-	2,9±0,08	2,6-3,2
Кобчик	337	6,5	38,6	53,2	1,4	0,3	-	3,5±0,04	2,9-3,7

Кладки кобчика (337) варьировали в пределах 2-6 яиц, среднее значение – 3,5±0,04. Более половины гнезд – 53,2% содержали 4 яйца, кладки из 3 яиц составляли 38,6% (суммарная доля кладок из 3 и 4 яиц – 91,8%), из двух – 6,5%, из пяти – 1,4% и из шести – лишь 0,3%.

Значительно меньше варьировали кладки дербника (51), в них отмечалось от 3 до 5 яиц. В 39,2% случаев они состояли из 4 яиц, в 31,4% – из 5 яиц и в 29,4% – из трех. Средний размер кладки за все годы составил 4,0±0,16, яиц.

Таким же размахом вариаций характеризовались кладки чеглока (71), состоявшие из 2-4 яиц. Среднемноголетнее значение – 2,9±0,08, а 55,4% кладок содержали 3 яйца.

Размер кладки балобана (142) варьировал от 2 до 5 яиц (в 1994 г. зарегистрирован выводок из 6 оперяющихся птенцов), средний размер – 4,0±0,11, а наибольшая доля (39,1%) приходилась на кладки из 5 яиц.

Размножение в 1978-1983 гг. характеризовалось следующими показателями. Из 349 яиц балобана до вылета из гнезд выросло 298 птенцов (85,4% от числа отложенных яиц). Чаще всего выводки насчитывали 4 (40,2% случаев) и 3 (32,9%) слетка, реже – 5 (18,3%), единично 3, 2 и 1 слеток. В среднем на пару приходилось от 3,1 до 4,2 птенца (2,9-4,2 на попытку гнездования). Успех размножения варьировал от 66,1% до 97,1%, в среднем – 85,4%.

У пустельги из 869 яиц до вылета выжил 561 птенец. Успех гнездования составлял от 60,4% до 87,1%, в среднем 69,8% по всем данным. Выводки (n=183) содержали от 1 до 7 птенцов, чаще всего 3-5: по 3 птенца было в 26,2% выводков, по 4 – 28,9%, по 5 – 24,6%, значительно реже 6 (7,2%), 2 (8,7%) и 1 (4,4%) птенца. Средняя величина выводков колебалась от 3,3 до 4,4 птенца на пару (2,6-3,8 на жилое гнездо).

Чеглок отличался наибольшей стабильностью показателей. Среднее число птенцов на успешную пару колебалось в пределах 2,1-

2,8, по всем данным – 2,5 слетка на пару (2,3 на попытку гнездования). Успешность гнездования составила 86,2%.

Размножение кобчиков характеризовалось наименьшим успехом. Из 735 отложенных яиц до вылета выжило лишь 482 птенца или 65,6%, варьируя между 55,6 и 75,7%. Продуктивность составляла 2,75 птенца (2,1-3,0) на успешную пару или 2, 28 птенца на попытку гнездования.

Крайней нестабильностью отличалось размножение дербника, что было обусловлено большой гибелью гнезд в некоторые годы. Число слетков на жилое гнездо у этого вида варьировало от 1,3 до 4,0, в среднем 2,86 (3,61 на успешную пару), с успешностью гнездования 74,1% (от 28,6% до 100%).

Смертность яиц и птенцов у рассматриваемых видов варьировала в больших пределах, как по годам, так и в зависимости от величины кладки и вывода. У балобана, чеглока и дербника в общей смертности превалировал отход яиц, составляя соответственно 10,9%, 8,7% и 24,1% (столь высокий отход яиц у дербников был обусловлен гибелью нескольких гнезд в период насиживания). Высокий отход яиц наблюдался у пустельги и кобчика, но у этих видов он уступал смертности птенцов: 16,3% против 16,7% у пустельг и 17,1% против 20,4% у кобчиков. Основная часть отхода яиц приходилась на неоплодотворенные яйца.

Доля неоплодотворенных яиц от их общего числа варьировала от 6,3% у пустельг до 12,4% у дербников. У всех видов отмечена прямая корреляция встречаемости неоплодотворенных яиц и размеров кладки (табл.2).

Таблица 2

Встречаемость кладок с «болтунами» и доля (%) неоплодотворенных яиц у соколов в кладках различной величины
(встречаемость кладок с «болтунами»/доля «болтунов»)

Frequency of clutches with unfertile eggs and percent of unfertile eggs in clutches different size of falcon species
(frequency of clutches/percent of eggs)

Вид	Величина кладки					Всего
	2	3	4	5	6	
Балобан	40/30,0	0	18,5/4,6	46,4/9,3	-	26,1/7,0
Пустельга	3,3/16,7	9,1/3,0	20,7/5,2	26,6/8,4	20,0/3,8	23,0/6,3
Дербник	-	0	16,7/4,2	54,6/20,0	-	30,4/12,4
Чеглок	20,0/10,0	18,4/7,0	38,5/9,6	-	-	22,9/8,1
Кобчик	18,2/9,1	20,3/9,5	27,1/12,9	100/40,0	100/50,0	25,4/11,3

Так у балобана почти в половине кладок из 5 яиц имелись «болтуны», у дербников встречаемость неоплодотворенных яиц увеличива-

лась от 0 до 54,6% и от 20,0% до 38,5% у чеглоков. У кобчика неоплодотворенные яйца были найдены во всех кладках из 5 и 6 яиц. Однако у пустельги они чаще всего встречались в кладках из 5 яиц (26,6%). В крупных кладках отмечались случаи наличия нескольких – от 2 до 3 неоплодотворенных яиц. У кобчиков такие кладки составляли 9,5% (в том числе с 2 – 5,7%, с 3 – 2,1% и все 4 яйца кладки – 1,7%).

Эмбриональная смертность у данных видов была невелика (от 0,3% у балобанов до 0,9% у кобчиков и 1,8% у дербников). В большинстве случаев зародыши погибали на последних стадиях насиживания.

Смертность птенцов, наиболее значительная в гнездах пустельг и кобчиков, в отдельные годы достигала 22,9% и 32,5% от числа всех вылупившихся птенцов. У пустельги погибшие птенцы зарегистрированы в 37,5% гнезд, чаще всего в выводках из 6 и 7 (56,7%) птенцов. Смертность птенцов кобчика отмечена в 30,8% гнезд, охватывая от 13,0% в 2-х птенцовых выводках до 38,5% в 4-х птенцовых выводках, а с учетом гибели целых выводков – 41,2% (табл.3).

Таблица 3

Смертность птенцов в выводках разной величины
(средние значения и пределы колебаний, без учета погибших выводков)
и продуктивность у пустельг и кобчиков

Mortality of chicks in broods of different size (average and range, without
wholly died broods) and productivity in Kestrel and Red-footed falcon

Размер выводков	n	Выводков с погибшими птенцами				Доля выводков с погибшими птенцами (%)	Всего погибло птенцов (%)	Продуктивность / успех гнездования)
		1	2	3	4			
Обыкновенная пустельга								
2	5	1	-	-	-	20,0/0-100	10,0/0-50	1,6/80,0
3	18	2	-	-	-	11,1/0-50	3,7/0-16,7	2,3/77,1
4	36	13	1	-	-	38,9/0-60	10,4/0-15,0	3,5/87,5
5	52	12	3	3	2	38,5/16,7-63,6	13,5/3,3-29,1	4,1/81,5
6	28	6	4	5	1	60,7/20-100	20,2/3,8-33,3	4,4/72,6
7	2	1	-	-	-	50,0/0-100	7,1/0-14,3	6,3/89,9
Всего	141	35	8	8	3	37,5/25-50	13,3/3,3-22,9	3,8/69,8
Кобчик								
1	7	1				14,3	14,3	1,0
2	26	3	3	-	-	13,0 /0-25	6,5/0-12,5	1,6/80,0
3	65	16	1	7	-	29,3 /8,3-46,2	10,3/4,8-17,9	2,4/80,1
4	68	23	2	-	3	38,5 /25-100	10,4/7,4-25,0	3,3/82,5
Всего	166	43	6	7	3	30,8 /22,2-41,2	10,2/6,7-16,0	2,8/65,6

Несмотря на повышенную смертность, продуктивность при увеличении размеров кладок увеличивалась, достигая максимума в кладках предельной величины (балобан – 1,5-4,4 птенца, пустельга – 1,6-6,3, чеглок – 1,7-3,4, дербник – 2,8-4,2). Исключение составил кобчик, у которого максимальную продуктивность (3,3) показали наиболее часто встречаемые кладки из 4 яиц. Вместе с тем, наибольший успех гнездования, определяемый отношением числа оперившихся птенцов к числу отложенных яиц, у кобчика, дербника и балобана оказался в кладках минимальной или близкой к ней величины, у пустельги – в кладках несколько меньше средней и у чеглока – средней величины.

У балобана он был наивысшим в кладках из 3-х яиц – 97,6%, уменьшаясь в обе стороны до 75% (2-х яйцевые кладки) и 88,6% (5 яиц). Успех гнездования пустельги оказался максимальным в кладках из 4 яиц – 87,5% и минимальным (76,2%) в кладках из 6 яиц. У чеглока наиболее успешными были кладки из 3 яиц, т.е. близкие к средней величине, однако различия минимального и максимального значений (85,0-86,7%) оказались незначительными. Кладки минимального размера были наиболее успешными у кобчика (85%) и дербника (93,3%).

Однако очевидно, что оценка репродуктивной эффективности кладок должна учитывать их вклад в общий прирост популяции. Введение в расчеты доли кладок от их общего числа показывает, что у всех рассматриваемых видов самыми эффективными являются наиболее часто встречающиеся кладки, которые или равняются средней кладке, или несколько превышают ее размер.

Обсуждение

Таким образом, увеличение размеров кладки ведет к росту бесполезных энергетических затрат. Доля неоплодотворенных яиц ежегодно изменяется в довольно больших пределах и, вероятно, в какой-то степени определяется состоянием кормовой базы, изменения которой могут обуславливаться в том числе и особенностями погодных условий. Во всяком случае, у кобчика отмечена корреляция между количеством неоплодотворенных яиц и суммой осадков во время яйцекладки и в предшествующий ей период. Вместе с тем, четко прослеживается увеличение встречаемости и числа неоплодотворенных яиц с ростом размеров кладки.

Такую же зависимость имеет смертность птенцов. При возрастании размеров выводков резко увеличивается вероятность гибели одного или нескольких младших птенцов в результате: большей разницы в возрасте (1); недостаточных размеров гнезда (2); недостатка пищи (3), образующегося в результате воздействия плохих погодных

условий, которые ограничивают активность жертв или эффективность охоты. Можно предположить, что увеличивается также обнаруживаемость гнезд другими хищниками.

В тесном гнезде, особенно при значительной разнице в возрасте, младшие птенцы часто затаптываются. Причем здесь риск увеличивается в ранних кладках, поскольку в них, как правило, более существенна разница в возрасте птенцов. Массовая гибель птенцов в случаях временного ухудшения кормообеспеченности, например – при длительных дождях, сопровождающихся похолоданиями и сильным ветром, отмечалась как в годы наших работ, так и ранее (Осмоловская, 1939) у наиболее подверженного этим факторам кобчика. Несомненно, в подобных ситуациях нехватку корма испытывают, хотя вероятно и в меньшей степени, и другие виды. В условиях стабильной погоды и кормообеспеченности гибель птенцов происходит в первые 1-2 недели жизни, приводя число птенцов в соответствие с кормовыми ресурсами и возможностями родителей. Так, число погибших птенцов кобчика до начала разветвления трубочек маховых составляло 77,6%, в возрасте 12-17 дней – 20,7%, а старше – лишь 1,7%. У пустельги наибольшая гибель птенцов – 66,1% случаев – наблюдалась в возрасте 1-12 дней. В дальнейшем разница в размерах и развитии птенцов более или менее сглаживается.

Одна из моделей резкого изменения кормообеспеченности, вызвавшего массовую гибель уже оперяющихся птенцов, прослежена в 1981 г. в части Наурзумского бора, граничащей с озером Аксуат. В тот год озерная котловина, занятая луговой и, частично, галофитной растительностью, после длительной регрессии была заполнена до предельных отметок, лишив гнездившихся на опушке пустельг основной части охотничьих угодий. Смертность птенцов достигала 22,9% и охватила 50% гнезд, причем в 4-6-птенцовых выводках в 68,7% случаев погибало несколько птенцов.

Можно предполагать, что репродуктивный потенциал наиболее крупных кладок в связи со значительным увеличением числа рисков реализуется только при максимально благоприятном стечении внешних факторов.

Возникает вопрос, что же дает популяции увеличение кладки у отдельных пар сверх ее среднего (для этой популяции) значения, сопровождаемое ростом бесполезных затрат энергии? Считается, что значительная вариабельность величины средней кладки у хищников является адаптацией к ежегодно меняющимся условиям обилия кормовых ресурсов, т.е. годовые вариации – это ответ на конкретное состояние кормовых ресурсов. Сезонные изменения, вероятно, также

можно рассматривать как следствие коррекции оценки состояния кормовых ресурсов. Однако это не единственный фактор. Известно, что молодые птицы гнездятся в более поздние сроки и имеют в среднем меньшую кладку. Вместе с тем, пары, гнездящиеся в более ранние сроки, имеют больший размер кладки независимо от их возраста (Паевский, 1985). Анализ величины кладок, разбитых в группы по декадам, согласно срокам начала откладки яиц, показал постепенное снижение ее средней величины у всех соколов (табл.4). Различия эти оказались достоверны при $P=0,01$, причем в кладках с близкими сроками откладки колебания предельных значений намного меньше, чем в целом за сезон.

Таблица 4

Сезонная изменчивость средней величины кладки у соколов (1978-1983)
Seasonal fluctuation of average clutch in falcon species (1978-1983)

Вид	апрель			Май			июнь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Балобан	4,1	4,4	3,8	3,5	4,0	-	-	-	-
Пустельга	-	5,7	5,7	5,1	4,4	3,9	3,3	3,0	-
Дербник	-	-	5,0	4,2	4,0	-	-	-	-
Чеглок	-	-	-	-	-	3,3	3,0	2,5	2,0
Кобчик	-	-	-	-	4,0	3,8	3,5	3,0	2,0

У балобана 68% кладок с 5 яйцами было отложено во 2-й декаде апреля, что составило 63,0% всех кладок, отложенных в это время. В 3-й декаде апреля по 5 яиц содержали только 20,8% гнезд, а среди кладок начатых в мае, с 5 яйцами не было ни одной. Хотя пары, приступающие к размножению в более поздние сроки, логически должны находиться в лучших условиях с связи с увеличением кормовой базы за счет появления новых ресурсов.

Все кладки дербника, отложенные в 3-й декаде апреля, имели по 5 яиц. У чеглока максимальное число яиц (4) в кладках, отложенных в мае, содержали 33,3% гнезд, в 1-й декаде июня – 19,4%, во 2-й декаде июня – 7,7%. Все наиболее ранние кладки кобчика, начатые во 2-й декаде мая, имели по 4 яйца; в 3-й декаде мая они составляли 77,3% всех кладок, в 1-й декаде июня – 45,7%.

Можно допустить, что в годы, когда откладка яиц у основной части пар проходила в более ранние сроки, средняя величина кладок была выше. Например, средняя величина кладок балобана превышала уровень в 4,0 яйца в годы, когда в 1-2-й декадах апреля откладку яиц начинали не менее 50% пар популяции. Из 8 лет наблюдений, по которым имеются полные данные, исключение составили лишь 2 года.

Если исходить из того, что рано гнездящиеся птицы, независимо от их возраста, имеют наилучшие физические кондиции и, следовательно, обладают сильным генотипом, то тогда в благоприятные годы с высокой выживаемостью птенцов именно они вносят наибольший вклад в улучшении качества потомства и увеличение стабильности популяции.

Литература

- Болотников А.М., Скрылаев Л.Ф., Тарасов В.А., Ангальт В.З., 1978. О разнo-качественности яиц одной кладки и выживаемости птенцов грача // Экология, № 2. – С.86-88.
- Болотников А.М., Соколова Т.И., Чапкин С.П., 1973. Циклы яйцекладки, плодoвитость и выживаемость птенцов у грача // Учен. зап. Пермского пед. ин-та. – Пермь. – С.39-42.
- Быкова Л.П., 1990. Элиминация в раннем онтогенезе и величина кладки у грачей (*Corvus frugilegus*) // Современная орнитология.- М.: Наука.- С.99-116.
- Нумеров А.Д., 1984. Взаимосвязь числа яиц в кладке и других показателей успешности размножения обыкновенного скворца // Труды Окского гос. заповедника, вып.15. – С.229-231.
- Осмоловская В.И., 1939. К экологии мелких соколов Наурзумского заповедника (Северный Казахстан) // Сборник науч. студ. работ МГУ, вып.6. – М. – С.103-143.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. – М.: Наука. – 287 с.
- Шураков А.И., 1979. Экологические аспекты изменчивости величины кладки некоторых колониальных птиц // Гнездовая жизнь птиц.- Пермь.- С.12-19.

Сапсан на Северном Кавказе

П.А. Тильба, Р.А. Мнацеканов

ФГУ Сочинский национальный парк; WWF – Россия

ptilba@mail.ru

The Peregrine Falcon in the North Caucasus. – Tilba P.A., Mnatsakanov R.A. – Peregrine Falcon (*Falco peregrinus brookei*) is a sedentary and nesting bird of the North Caucasus inhabiting mountainous areas. The Skalisty Ridge is the most densely populated area which confines optimal habitat of the species. Peregrine Falcon's nesting places in the North Caucasus are typically located in the sheer rocky cliffs of various extents, ranging from single rock pillars to rock massifs of many kilometers long. Breeding territory of the Peregrine Falcon is typically a flume, a part of rock ridge over a river valley or a sea coastline. This territory includes the area most preferred by the adult birds and the area where youngling brood locates after fledging and leaving the nest. The nests are located in small grotts, shallow niches or on cliff ledges. The nests are usually placed in suitably large nests abandoned by other bird species, most commonly, ravens. A single breeding territory usually includes several nests which are used either several years repeatedly (up to max. 4 years consequently) or only once. The Peregrine Falcon has a considerably extended breeding period. Younglings leave nest from the II decade of May to the I decade of July. According to the data gathered from 1983 to 2003, the average number of young found in nest is 2.4. In one of the nesting place monitored for 28 years we recorded 21 cases of successful breeding resulted in fledging. After leaving the nest, young practice game flights to train chasing skills and tactical actions necessary for hunting in future. The Peregrine Falcon is a typical ornithophagous species with record of 60 bird species predated in the North Caucasus. Mammals (*Chiroptera*) play minor role in its feeding. Some individual nesting pairs during fledging revealed a certain degree of differentiation in hunting particular preys registered annually in the Falcon ration. Generally, positive tendencies are observed in the population of *F. p. brookei* in the North Caucasus.

Key words: Peregrine Falcon, *Falco peregrinus*, North Caucasus, abundance, distribution, nesting.

Несмотря на регулярное гнездование сапсана (*Falco peregrinus*) на Северном Кавказе, сведения о его экологии, как в прошлом, так и в настоящее время, оставались отрывочными или неполными. Исследователи почти не уделяли этому виду специального внимания. Поэтому информацию о его пребывании в регионе до 1980-х годов можно было почерпнуть в основном из фаунистических публикаций (Кудашев, 1917; Аверин, Насимович, 1938; Ткаченко; 1966; Хохлов, Витович, 1990; Бёме, 1958; Моламусов, 1959).

Интерес к этому соколу значительно возрос после появления Красных книг разного уровня (Красная книга СССР, 1978, 1984; Красная книга РСФСР, 1983; Красная книга Российской Федерации, 2001), в которых сапсан фигурировал, как вид с сокращающейся численно-

стью. В дальнейшем в различных частях региона была проведена её специальная оценка (Липкович, 2000; Гизатулин и др., 2001; Тильба, Мнацеканов, 2003; Белик, Тельпов, 2007; Джамирзоев и др., 2009), появились материалы разной полноты, отражающие стациональное размещение, особенности гнездовой жизни, питание, состояние популяций этого сокола (Мнацеканов, 1989; Мнацеканов, Тильба, 1990; Ильюх, 2003; Тильба, Мнацеканов, 2003). Тем не менее, многие детали экологии сапсана, в частности те, которые достаточно наглядно отражали его особенности на Северном Кавказе, и сейчас остаются выявленными далеко не полно.

Материалы и методы

Материалом для настоящей работы послужили исследования, проведенные с 1982 по 2011 г. на территории Краснодарского края, Республики Адыгея, и Карачаево-Черкесской Республики. С целью оценки размещения и гнездовой численности сапсана, мы обследовали его местообитания в пределах Черноморского побережья, а также хребтов общекавказского простирания (Главного, Передового, Скалистого). За это время осмотрено 29 гнездовых участков сапсана, прослежено 35 случаев гнездования. Осуществлялись непрерывные наблюдения за птицами у гнёзд (всего 47 дней).

Информация о питании соколов получена на основе анализа остатков пищи, собранных в пределах гнездовых участков: непосредственно под гнёздами и под присадами, на которых сапсаны ошипывали добычу, а также путем визуальных наблюдений за птицами во время их охот, поедания пищи и кормления птенцов. Всего проанализировано 350 их кормовых объектов.

На отдельных гнездовых участках проводились многолетние наблюдения за сапсанами, картирование расположения гнёзд, размещения выводков.

При подготовке настоящей работы использованы также все известные нам литературные источники, касающиеся различных сторон экологии сапсана в регионе.

Распределение и численность

Сапсан (*F. p. brookei*) относится к оседлым гнездящимся птицам Северного Кавказа, населяющим горные территории. Его ареал достаточно чётко разделён на причерноморскую и собственно северокавказскую части (рис. 1).

В Причерноморье сапсан распространён в направлении с юго-востока на северо-запад по низкогорным районам от низовий

р. Мзымты до полуострова Абрау, где населяет урочища в пределах высот 20-100 – 300-400 м н.у.м. На северном макросклоне Большого Кавказа ареал сапсана простирается вдоль его осевой линии от Лаго-накского нагорья до среднегорий Дагестана. Наиболее заселён птица-ми Скалистый хребет, где располагается оптимум ареала этого вида. Отдельные пары гнездятся также в урочищах, находящихся в пределах Передового и Главного Кавказского хребтов. Высотный диапазон распространения северокавказской группировки сапсана гораздо шире причерноморской и располагается от 400-500 до 1800-2000 м н.у.м.

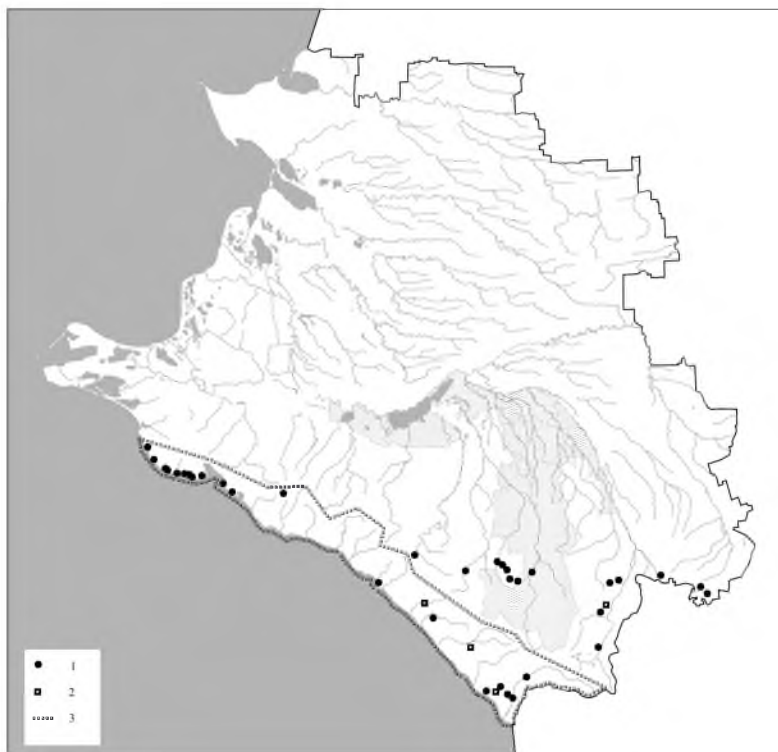


Рис. 1. Размещение гнездовых участков сапсана в западной части Северного Кавказа (Краснодарский край и Адыгея).
1 – известные участки; 2 – гнездовые участки, появившиеся в 2003-2010 гг.;
3 – ареал причерноморской группировки сапсана.

Distribution of Peregrine Falcon nesting spots in the North Caucasus

1 – nesting spots; 2 – new nesting spots occupied in 2003-2010;

3 – ranges of Black Sea group of Peregrine Falcon

Тенденции в распространении сапсана на Северном Кавказе не равнозначны. В Дагестане, по материалам собранным в 1980-1990-е годы, гнездовой ареал раздроблен на отдельные очаги, а общее состояние сапсана оценивалось как деградирующее (Джамирзоев, Ильяхов, 1999). В западной же его части прослеживается появление новых гнездовых пар в ранее не заселённых соколами урочищах. Так, в Краснодарском крае, на фоне регистрации сапсанов на многолетних гнездовых участках, в период с 2003 по 2009 г. нами обнаружены 4 гнездовые пары в горных ущельях, где прежде они отсутствовали (рис. 1). На полуострове Абрау (северо-западная часть кавказского Причерноморья), где этот вид был обнаружен на гнездовании в 1970-е годы, в настоящее время происходит быстрое его расселение (Белик, Бабкин, 2010).

Общая численность сапсана в южном регионе России составляет 100-150 пар (Белик, 2005). В Краснодарском крае и Республике Адыгея, по самым последним данным, она оценивается, судя по выявленным гнездовым участкам, в 38-40 пар. В Ставропольском крае и Карачаево-Черкесии в 1980-е годы выявлено 12 пар (Хохлов, Витович, 1990). В настоящее же время на Ставрополье (в южной части края) известно всего 1-2 их гнездовых участка (Ильяхов, 2003). В 2005-2006 гг. во время обследования Скалистого хребта на территории Карачаево-Черкесии и Кабардино-Балкарии численность сапсана была предварительно оценена в 17-29 пар (Белик, Тельпов, 2007). В Северной Осетии численность этого вида ниже; она определена всего в 10 пар (Липкович, 2000). Далее в юго-восточных регионах Северного Кавказа она незначительно уступает или совпадает с показателями по северо-западной части ареала: в Чечне и Ингушетии – 30 (Гизатулин и др., 2001), в Дагестане – 25 (Джамирзоев, Ильяхов, 1999), а по самым последним данным – 40-50 пар (Джамирзоев и др., 2009).

Таким образом, в различных субъектах РФ, расположенных в пределах северокавказской части ареала *F. p. brookei*, показатели его численности (за исключением Ставропольского края – северной оконечности распространения этого подвида) колеблются в незначительных пределах (табл. 1).

Гнездовая экология

Гнездовые станции сапсана на Северном Кавказе представляют собой отвесные скальные обрывы различной протяженности, от отдельных останцев до многокилометровых массивов. Высота их может варьировать от 10-15 до 100 и более метров. Во всех случаях используются скалы полностью или частично лишенные древесно-кустарниковой растительности. Обычно вблизи гнездовых участков располагаются большие открытые пространства. В юго-восточной час-

ти причерноморского ареала сапсан гнездится на скальных обрывах в низовьях горных рек (рис. 2), а ближе к северо-западной границе своего распространения (от района г. Туапсе) он переходит на обитание по приморским береговым обрывам (рис. 3).

Таблица 1

Численность сапсана на Северном Кавказе
Numbers of Peregrine Falcon in the North Caucasus

Регион	Численность, Пар	Источник информации
Краснодарский край и Республика Адыгея	38-40	Оригинальные данные
Ставропольский край	1-2	Ильях, 2003
Карачаево-Черкесская Республика Кабардино-Балкарская Республика	17-29	Белик, Тельпов, 2007
Республика Северная Осетия-Алания	10	Липкович, 2000
Республика Ингушетия Чеченская Республика	30	Гизатулин и др., 2001
Республика Дагестан	40-50	Джамирзоев и др., 2009
Всего:	136-161	

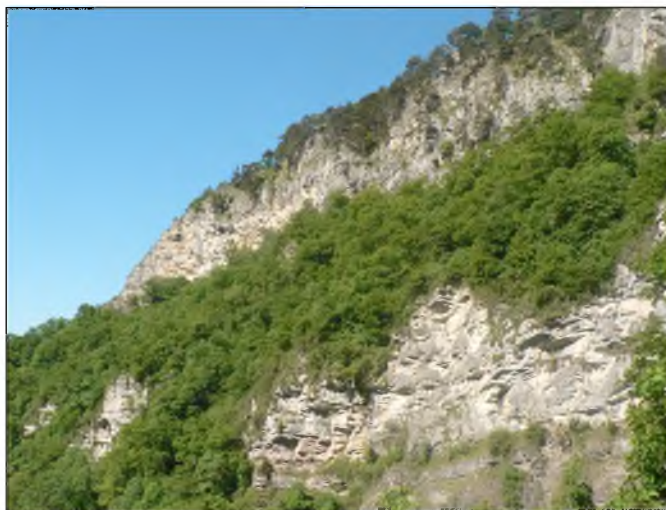


Рис. 2. Места гнездования сапсана в низовьях причерноморских рек.
Peregrine Falcon nesting habitats in the lower reaches
of the Black Sea coast rivers

Гнездовая экология

Гнездовые станции сапсана на Северном Кавказе представляют собой отвесные скальные обрывы различной протяженности, от отдельных останцев до многокилометровых массивов. Высота их может варьировать от 10-15 до 100 и более метров. Во всех случаях используются скалы полностью или частично лишенные древесно-кустарниковой растительности. Обычно вблизи гнездовых участков располагаются большие открытые пространства. В юго-восточной части причерноморского ареала сапсан гнездится на скальных обрывах в низовьях горных рек (рис. 2), а ближе к северо-западной границе своего распространения (от района г. Туапсе) он переходит на обитание по приморским береговым обрывам (рис. 3).



Рис. 3. Места гнездования сапсана на причерноморских береговых обрывах
Peregrine Falcon nesting spots on the Black Sea coastal cliffs

В Причерноморье гнездовые участки сапсана располагаются достаточно разрежено. Однако в последнее время отмечается заселение птицами всё новых урочищ. Так же, как и в Причерноморье, в северной части Большого Кавказа сапсан гнездится в узких ущельях и на скальных обрывах долин горных рек. Кроме того, он населяет там куэстовые хребты (рис. 4). На некоторых из них, образующих в пределах Скалистого хребта значительные по протяжённости отвесные обрывы, может гнездиться по несколько пар на расстоянии 2-5 км друг от друга.



Рис. 4. Места гнездования сапсана в северной части Большого Кавказа: А – в горных ущельях, Б – на куэстовых хребтах.

Peregrine Falcon nesting spots in the Northern part of the Greater Caucasus: А – in the flumes, В – in the cuesta ridges

Гнездовой участок занимает обычно горное ущелье, сегмент скальных обрывов долины реки или морского побережья. В 100-150 м от гнезда располагается небольшая (примерно 30×30 м), наиболее предпочитаемая птицами территория с удобными присадами, где обрабатывается пойманная добыча и откуда контролируется весь гнездовой участок (совершаются вылеты для нападения на птиц – нарушителей охраняемой территории). В пределах гнездовой территории достаточно обособлены также места локализации выводков. Они занимают верхнюю часть гнездового участка (кроны деревьев или луговые пространства по гребню обрывов), постоянны в течение многих лет и используются птицами в первые 1-1,5 месяца после вылета птенцов из гнезда.

Места расположения гнезд сапсана на Северном Кавказе довольно однотипны. Ими являются небольшие гроты, ниши или скальные полки. Свои гнёзда соколы устраивают, как правило, в достаточно крупных гнездовых постройках других птиц, чаще всего ворона (*Corvus corax*) (рис. 5).

В некоторых частях ареала, в частности в Причерноморье, где ворон является единственным видом птиц, сооружающих массивные гнезда на скалах, именно наличие его построек является, вероятно, главным условием эффективного размножения соколов. В отдельных случаях гнёзда сапсанов мы находили на скальных полках, где не было признаков какого либо строительного материала. В местах колониального гнездования крупных некрофагов гнезда сапсана регистрировались в постройках белоголового сипа (*Gyps fulvus*) (рис. 6). На Ставрополье, в районе Кисловодска, известны также случаи гнездования соколов в постройках стервятника (*Neophron percnopterus*) (Тимофеев, 1998).



Рис. 5. Расположение гнезда сапсана в гнездовой постройке ворона.
Peregrine Falcon's nest in the Raven's abandoned nest



Рис. 6. Расположение гнезда сапсана в гнездовой постройке
белоголового сипа.
Peregrine Falcon's nest in the Griffon Vulture's abandoned nest

В ущельях, образующих высокие скальные обрывы по обоим берегам реки, а также на хребтах, представляющих собой куэсты, сапсаны охотнее гнездятся на скалах южной или близких к ней экспозиций. Однако в некоторых урочищах регулярное гнездование соколов отмечалось и в долинах рек, где скальные обнажения присутствовали только с северной стороны.

У отдельных пар сапсанов на гнездовом участке может располагаться несколько их гнёзд. Птицы используют одно и то же гнездо для размножения по многу лет или занимают его только один сезон. Так, на постоянно контролируемом гнездовом участке в районе г. Сочи за 28 лет наблюдений сокола размножались в двух гнёздах в течение 8 и 3 лет и в двух постройках – по 2 года. Ежегодное использование одного и того же гнезда регистрировалось максимально на протяжении 4 лет. Возвращение соколов в прежние гнёзда отмечено в двух случаях через год и по одному случаю – через 4, 7 и 10 лет (табл. 2).

На гнездовом участке прослеживается предпочтение одного из гнёзд, в котором размножение соколов происходит наиболее часто. Не исключено, что его расположение является самым оптимальным по физико-географическим показателям, а также по степени защищенности от беспокойства людьми, поскольку территория является популярным рекреационным объектом.

Период размножения сапсана в пределах региона значительно растянут, что связано с размещением ареала в различных диапазонах высот над уровнем моря. Кроме того, сроки размножения могут существенно варьировать по годам и у одной и той же пары. Их амплитуда (начало кладки) на постоянно контролируемом гнездовом участке достигала более 20 дней.

В Причерноморской части ареала спаривание соколов регистрировалось с конца февраля (22.02.1984) до начала апреля (01.04.1986). К насиживанию кладок некоторые птицы приступают уже в начале марта. Так, 06.05.1991 в окрестностях Сочи осмотрено гнездо, в котором находились 3 птенца в возрасте 30-32 дня. Их вылупление (по расчётным данным) произошло 05-07.04., а вылет из гнезда – 12-14.05. Молодые птицы покидают гнёзда обычно во II-III декадах мая, реже – в I декаде июня. Но иногда у некоторых пар отмечается поздний цикл гнездования, при котором вылет птенцов сдвигается до I декады июля (табл. 3).

В среднегорных районах Краснодарского края (1200 м н.у.м.) вылет птенцов из гнёзд отмечался нами в конце мая - начале июня. В условиях Тебердинского заповедника (выше 1500 м н.у.м.) это происходит в 20-х числах июня (Хохлов, Витович, 1990), а в горной части Северной Осетии – в I-II декадах июня (Липкович, 2000).

Таблица 2

Периодичность использования сапсанами гнёзд на постоянно контролируемом гнездовом участке
Periodicity of use of nests by Peregrine Falcons in the monitored nesting spot

Место гнезда	№ гн.	Годы													
		1983	1984*	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
Ю-В часть ущелья	1	+2	—							+3					
	3				—										
	4					+2	+2	+3	+3		+3	+3			
	5												+2		
	7														
С-З часть ущелья	2			—											
	6													+4	+1
	8														
Не найдено															

Продолжение таблицы 2

Место гнезда	№ гн.	Годы													
		1997*	1998*	1999*	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Ю-В часть ущелья	1														
	3														
	4								+2	+4					
	5														
	7					+4		+2			+2				
С-З часть ущелья	2														
	6														
	8						+3					+3			
Не найдено					2									3	2

Условные обозначения:

— - птицы заняли гнездо, но размножение не завершилось вылетом птенцов;

+ - успешное размножение. Цифрами в знаменателе обозначено количество птенцов, покинувших гнездо;

* - годы, когда птицы не преступали к размножению.

Таблица 3

Сроки вылета птенцов сапсана из гнёзд в Причерноморской части ареала.
Terms of leaving the nest in the Black Sea part of the range

Месяцы, декады	Май		Июнь			Июль
	II	III	I	II	III	I
Число случаев	8	8	6	1	1	1

По наблюдениям на Западном Кавказе, в период с 1983 по 2003 гг. величина выводка у сапсанов составляла, как правило, 2-3 молодых птицы, а в среднем ($n=39$) – 2,4 молодых на пару. Крупные выводки, состоящие из 4 особей, отмечены лишь в 3 случаях. Но в дальнейшем они стали регистрироваться чаще, и только с 2004 по 2009 г. наблюдались 3 выводка, содержавшие по 4 молодые птицы.

На постоянно контролируемом гнездовом участке сапсанов за 28 лет наблюдений в 5 случаях (17,9 %) птицы, несмотря на брачное поведение, к откладке яиц не приступали. Дважды (7,1 %) гнездование было прервано на стадии насиживания кладки вероятно в результате беспокойства альпинистами, а в 21 случае оно завершилось вылетом птенцов из гнёзд. Таким образом, успешность размножения составила 75,0 %.

Одной из характерных черт поведения молодых птиц после вылета из гнезда являются игровые полёты в пределах гнездового участка. В одних случаях они проходят при синхронном полёте птиц без проявления агрессии, в других – со стремительным преследованием или неожиданной имитацией нападения одного сокола на другого. Элементы совместных полётов с проявлением игровой агрессии довольно разнообразны. При сближении птиц преследуемая особь на мгновение переворачивается и выставляет вперёд лапы так же, как это делают многие виды соколообразных и врановых, защищаясь от реального нападения. Игровые полёты молодых птиц отмечались на многих гнездовых участках, являясь характерным элементом послегнездовой жизни выводка. Они способствуют отработке навыков преследования потенциальных жертв, тактических приёмов предстоящих в будущем охот.

Питание

Сапсан – типичный орнитофаг, в его питании на Северном Кавказе зарегистрировано 60 видов птиц (Мнацеканов, Тильба, 1990; Хохлов, Витович, 1990; Тимофеев. Хохлов, 1995; Ильях, 2003; Тильба, Мнацеканов, 2003). Наиболее крупные из них – луговой лунь (*Circus pygargus*), тетеревиатник (*Accipiter gentilis*), самые мелкие по размерам

– полушейниковая мухоловка (*Ficedula semitorquata*), обыкновенная лазоревка (*Parus caeruleus*), черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*). Млекопитающие (рукокрылые) в трофическом плане имеют второстепенное значение (Хохлов, Витович, 1990; Тильба, Мнацеканов, 2003).

В целом необходимо отметить, что объектами охоты соколов являются животные, численность которых по каким-то причинам увеличивается и они становятся хорошо заметными (чаще всего из-за активных передвижений). У отдельных гнездовых пар сапсанов в период выкармливания птенцов отмечались черты специализации в охоте на определённые виды жертв, в частности на малую выпь (*Ixobrychus minutus*), коростеля (*Crex crex*), обыкновенную горлицу (*Streptopelia turtur*), чернолобого сорокопута (*Lanius minor*), которые ежегодно регистрировались в питании соколов (табл. 4).

Таблица 4

Встречаемость разных видов жертв в питании птенцов сапсана (Причерноморье)
Frequency of occurrence of different prey items in fledgling chicks
of Peregrine Falcon (Black Sea part of the range)

Виды жертв	Встречаемость по годам					
	1987	1988	1989	1990	1992	1993
<i>Ixobrychus minutus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Crex crex</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Streptopelia turtur</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Lanius minor</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Caprimulgus europaeus</i>	-	+	+	+	+	+
<i>Turdus merula</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Cuculus canorus</i>	+	-	-	+	+	+
<i>Gallinula chloropus</i>	+	+	-	+	-	-
<i>Coturnix coturnix</i>	-	-	+	+	+	-
<i>Lanius collurio</i>	-	-	+	+	-	+
<i>Turdus philomelos</i>	-	-	+	-	+	+
<i>Rallus aquaticus</i>	-	+	-	+	-	-
<i>Columba livia</i>	-	-	+	+	-	-
<i>Apus apus</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Oriolus oriolus</i>	+	-	+	-	-	-
<i>Garrulus glandarius</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Chloris chloris</i>	-	+	-	-	-	+
<i>Coracias garrulus</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Carduelis carduelis</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Chiroptera</i> sp.	-	-	-	-	-	+

Спектр питания сапсана в период миграций птиц во многом определяется волнами их пролёта. Прослежены устойчивые трофические связи соколов с волнами пролёта перепела, коростеля, обыкновенной горлицы. При этом сапсаны способны быстро переключаться на объекты питания, внезапно ставшие многочисленными. В случае угасания волн пролёта, компенсаторную роль в обеспечении соколов кормом начинают играть местные гнездящиеся птицы или немногочисленные, но достаточно заметные мигранты.

Практически все обследованные нами гнездовые участки сапсанов располагались вблизи интенсивных пролётных трасс птиц. Это способствует высокой обеспеченности соколов пищевыми ресурсами в миграционный период, что особенно важно весной, во время выкармливания птенцов. Не исключено, что связь между размещением гнездовых территорий сапсанов и местами оживлённого пролёта птиц определяет достаточно стабильную успешность размножения соколов, а также положительные в целом популяционные тенденции их гнездовой группировки на большей части северокавказского ареала.

Лимитирующие факторы

Факторы, лимитирующие численность популяции сапсана на Северном Кавказе, имеют в основном антропогенное происхождение. Среди них можно выделить преследование птиц с целью добычи или изъятия из природы. Известные случаи отстрела (травмирования) птиц не отражают реальную ситуацию, но подтверждают наличие этой проблемы. Нам известны также факты изъятия птенцов из гнезд и отлова птиц для содержания в неволе (питомники, зоопарки, частные коллекции, в том числе для использования в охотничьих целях).

Опосредованное влияние на популяцию сапсана оказывает хозяйственная деятельность человека, которая может приводить к ухудшению условий обитания отдельных пар: сокращению численности основных объектов питания, утрате гнездопригодных участков. Увеличение рекреационной нагрузки на природные экосистемы, связанное с активным развитием туризма на Северном Кавказе, может вызвать увеличение беспокойства птиц на гнездовых участках, что приводит к снижению эффективности размножения. Известны случаи, когда птицы не приступали к размножению или бросали кладки на гнездовых участках, часто посещаемых людьми.

Кроме того, отмечается гибель птиц на созданных человеком объектах. Такой случай зарегистрирован, в частности, на Адлерском аэродроме в г. Сочи. Однако все перечисленные факторы единичны и не имеют направленного, стабильно негативного воздействия. Напри-

мер, на постоянно контролируемом гнездовом участке в окрестностях г. Сочи, в последующие годы после случая прекращения насиживания кладки из-за беспокойства птиц альпинистами, соколы успешно выводили птенцов в том же ущелье, где рекреационная нагрузка всегда оставалась повышенной, используя для размножения менее доступные скальные участки.

В целом для популяции *F. p. brookei* на Северном Кавказе характерны положительные тенденции. Сокращение его ареала нигде не отмечается, а в западной части прослеживается появление новых гнездовых пар. Остаются занятыми практически все обследованные нами многолетние гнездовые участки сапсанов. Местами проявляются тенденции роста репродуктивного потенциала.

Необходимо подчеркнуть, что черты стабильности *F. p. brookei* прослеживается и в некоторых других частях ареала. С середины 1990-х годов этот подвид относится к обычным гнездящимся оседлым птицам морских берегов южного Крыма (Бескаравайный, 2008). До 60-70 его пар гнездится в настоящее время в Армении (Aghababyan, Janoyan, 2010). Остаётся высокой успешность размножения и стабильной численность этого подвида сапсана в Туркменистане (Ефименко, 2004). По-видимому, популяцию *F. p. brookei* в настоящее время следует рассматривать как достаточно жизнестойкую не только на Северном Кавказе, но и в ближайших к нему регионах.

Литература

- Аверин Ю.В., Насимович А.А., 1938. Птицы горной части Северо-Западного Кавказа // Труды Кавказского госзаповедника, вып.1. - М.- С.5-56.
- Белик В.П., 2005. Кадастр гнездовой орнитофауны Южной России // Стрепет, т.3, вып.1-2. - С.5-37.
- Белик В.П., Бабкин И.Г., 2010. К распространению и численности хищных птиц на полуострове Абрау // Бранта, вып.3. - С.68-75
- Белик В.П., Тельпов В.А., 2007. Результаты инвентаризации и мониторинга КОТР на Центральном Кавказе в 2006 году // Стрепет, т.5, вып.1-2.- С.71-84.
- Беме Р.Л., 1958. Птицы Центрального Кавказа // Учен. зап. Сев.-Осетинск. пед. ин-та, т.23, вып.1.- Орджоникидзе. - С.111-183.
- Бескаравайный М.М., 2008. Птицы морских берегов южного Крыма.- Симферополь: "Н. Оріанда".- 160 с.
- Гизатулин И.И., Хохлов А.Н., Ильях М.П., 2001. Птицы Чечни и Ингушетии. - Ставрополь. - 142 с.
- Джамирзоев Г.С., Букреев С.А., Исмаилов Х.Н., 2009. Современное состояние гнездовых популяций редких видов хищных птиц в горной части Дагестана и проблемы их охраны // Животный мир горных территорий. - М.: КМК. - С.278-283.

- Джамирзоев Г.С., Ильях М.П., 1999. Современное состояние редких хищных птиц Дагестана // Кавказский орнитологический вестник, вып.11.- Ставрополь. - С.18-44.
- Ефименко Н.Н., 2004. Сапсан в Туркменистане // Стрепет, т.2, вып.1. - С.84-99.
- Ильях М.П., 2003. Сапсан на Ставрополье // Мат-лы IV конф. по хищным птицам Сев. Евразии.- Пенза. - С.197-199.
- Красная книга Российской Федерации (животные), 2001.- АСТ, Астрель. - 862 с.
- Красная книга РСФСР (животные), 1983.- М.: Россельхозиздат.- 454 с.
- Красная книга СССР, 1978. - М.: Лесная пром-сть. - 460 с.
- Красная книга СССР, 1984. - М. Лесная пром-сть, т.2.- 480 с.
- Кудашев А.Е., 1917. Предварительный список птиц, наблюдавшихся мною в Сочинском округе Черноморской губернии // Орнитол. вестник, № 1.- С.20-36.
- Липкович А.Д., 2000. Сапсан // Животный мир Республики Северная Осетия – Алания. - Владикавказ.- С.96.
- Мнацеканов Р.А., 1989. К гнездованию сапсана на Лагонакском нагорье // Экол. пробл. Ставропольск. края и сопредельн. территорий: Тез. докл. краевой науч.-практ. конф.- Ставрополь. - С.249-251.
- Мнацеканов Р.А., Тильба П.А., 1990. Питание сапсана в Краснодарском крае // Редкие, малочисл. и малоизуч. птицы Сев. Кавказа: Мат-лы науч.-практ. конф.- Ставрополь. - С.51-54.
- Моламусов Х.Т., 1959. О некоторых закономерностях в зонально-поясном распределении птиц и других представителей животного мира в Кабардино-Балкарской республике // Уч. зап. Кабард.-Балкарск. науч.-исслед. ин-та, т.14. - С.246-314.
- Тильба П.А., Мнацеканов Р.А., 2003. Экология сапсана (*Falco peregrinus brookei*) на Западном Кавказе // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до всемирного природного наследия.- Сочи: Проспект. - С.269-298.
- Тимофеев А.Н., 1998. К вопросу о конкурентных отношениях хищных птиц и врановых на юге Ставропольского края // III конф. по хищным птицам Вост. Европы и Сев. Азии.- Ставрополь - С.112-113.
- Тимофеев А.Н., Хохлов А.Н., 1995. О гнездовании сапсана в городе Кисловодске // Вопросы экологии и охраны природы Ставроп. края и сопред. территорий. - Ставрополь. - С.155.
- Ткаченко В.И., 1966. Птицы Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинск. зап-ка, вып.6.- Ставрополь. - С.147-230.
- Хохлов А.Н., Витович О.А., 1990. Современное состояние редких видов птиц Ставропольского края и проблемы их охраны // Редкие, малочисл. и малоизуч. птицы Сев. Кавказа: Мат-лы науч.-практ. конф.- Ставрополь. - С.102-151.
- Aghababayan K., Janoyan G., 2010. The red book of animals of the republic of Armenia. Invertebrates and vertebrates.- Yerevan. - P.269.

ОХРАНА ПТИЦ

Результаты второй инвентаризации КОТР международного значения на Северном Кавказе и в Предкавказье

С.А. Букреев¹, Г.С. Джамирзоев²

¹ *Союз охраны птиц России, Институт проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*
sbukreev62@mail.ru

² *Союз охраны птиц России, НИИ биогеографии
и ландшафтной экологии Дагестанского государственного
педагогического университета*
dzhamir@mail.ru

The results of the second inventory of IBAs in the North Caucasus and Ciscaucasia. – Bukreev S.A., Dzhampirzoev G.S. – According to the second (2005-2007) inventory of Important Bird Areas (IBAs) in the North Caucasus and Ciscaucasia, in all 11 subjects of the Russian Federation located in this region 111 IBAs were officially designated with a total area of about 3.3 million hectares.

Majority of IBAs were designated by the criterion A1 (globally threatened species): it was used to describe 90% of IBAs, including 15 sites identified by this single criterion. Important bird areas were revealed for 25 of 30 Caucasian bird species being under the global threat of extinction; the remaining 5 species are very rare accidental visitors, inhabitants of the marginal zone of their distribution range or nearly extinct in the region.

As for the frequency of use, the second (66.7%) was the criterion B2 (species with an unfavourable conservation status in Europe). Apparently, this is due to the fact that many birds of this category in the North Caucasus and Ciscaucasia have retained viable breeding populations. IBAs are designated for 45 (42.5%) of 106 species for which the criterion B2 in our region is applicable.

Fairly effective were also the criteria B.1.1 (47.7% of the described IBAs) and A4.1 (41.4%) based on the numbers of waterbird populations. It is quite natural since the Caucasian Isthmus is crossed by two major flyways (West Caspian and Azov-Black Sea flyway), and this region is rich in a wide variety of wetlands. Among 121 species of Caucasian birds, for which the threshold numbers are derived from the criterion A4.1, there were identified areas important to preserve 48 (39.7%) species. By the criterion B.1.1 the similar rate is 49.1% (52 of 106 species).

According to the above-mentioned reasons the criterion A4.3 was also found to be quite in demand (sites which hold at least 20,000 waterbirds) – it was used to designate 26.1% of IBAs.

Application of the criterion A3 (an assemblage of biome-restricted species), which was used in 21.6% of cases, was enough effective only for the birds

specific for the alpine biome (16 IBAs), much fewer IBAs were designated for the birds of the steppe (5) and Mediterranean (3) biomes.

The Caucasus is the only region in the European Russia inhabited by endemic species (all of them belong to the alpine birds), and where it is applicable the criterion A2, according to which 19 (17.1%) IBAs were described.

Only 16 (14.4%) IBAs were designated within narrow spots of the flyways (in "bottlenecks"), all of them meet solely Pan-European status (criterion B1.4), and none corresponds to the global status (criterion A4.4).

Criterion B1.3 (places where "land" birds of European importance concentrate) is applicable only for 10 species, hence its low frequency of use - 4 (3.6%) IBAs. No IBAs corresponded to the similar criterion of the global significance (A4.2).

Among seabirds (criteria A4.2 and B1.2) only 4 species occur in the Caucasian ecoregion, and they have extremely low numbers not allowing to designate international IBAs for them.

International IBAs are described for 83 (40.9%) of 203 Caucasian bird species, for which there are developed quantitative thresholds of their number. For one, the "key" species, there are designated from 1 (21.7%) to 32 (1.2%) of IBAs. Leaders by the number of IBAs are the Egyptian Vulture (32), Little Bustard (28), Roller (28) and the Dalmatian Pelican (26). Most of the other globally threatened species are also quite widely covered: the Red-Breasted Goose (17), Lesser White-fronted Goose (13), White-eyed Pochard (15), White-headed Duck (9), Imperial Eagle (19), Spotted Eagle (10), Black Vulture (11), Saker Falcon (5), Red-footed Falcon (15), Lesser Kestrel (15), Caucasian Grouse (15), Corncrake (15), Sociable Lapwing (6), Black-tailed Godwit (17), Black-winged Pratincole (19), Semi-collared Flycatcher (13) and Krueper's Nuthatch (6); and of other species - the Great Cormorant (11), Spoonbill (13), Greylag Goose (13), White-fronted Goose (15), Shelduck (11), and Bearded Vulture (20).

Key words: Important Bird Areas, Caucasus ecoregion, North Caucasus, Ciscaucasia, globally threatened birds species, rare birds, bird's conservation, endemics.

Ключевые орнитологические территории (КОТР) – это территории, имеющие важнейшее значение для птиц в качестве мест гнездования, линьки, зимовки и остановок на пролете. В первую очередь, к ним относятся: (1) места обитания видов, находящихся под глобальной угрозой исчезновения; (2) места с относительно высокой численностью других редких и уязвимых видов (подвидов, популяций), в том числе занесенных в международную, российскую и региональные Красные книги; (3) места обитания значительного числа эндемичных видов, а также видов, распространение которых ограничено одним биомом; (4) места формирования крупных гнездовых, линных, пролетных, зимовочных и других скоплений птиц.

Северный Кавказ и Предкавказье являются частью Кавказского экорегиона, который принадлежит к одной из 25 крупных экосистем Земли, выделенных экспертами международного Фонда Партнерства критических экосистем (Critical Ecosystems Partnership Foundation; CEPF), которые характеризуются наибольшим биологическим разнообразием и находятся под угрозой деградации. В пределах России северная

граница Кавказского экорегиона проведена по Кумо-Манычской впадине, и в него полностью входят Республика Дагестан, Чеченская Республика, Ставропольский край, Республика Ингушетия, Республика Северная Осетия-Алания, Кабардино-Балкарская Республика, Карачаево-Черкесская Республика, Краснодарский край, Республика Адыгея, а также юго-западная часть Ростовской области и юго-западные районы Калмыкии.

Результаты и обсуждение

Первые КОТР международного значения (Important Bird Areas; ИВА) на Северном Кавказе и в Предкавказье были выделены в 1995-1999 гг. во время проведения первой инвентаризации КОТР в европейской части России. В опубликованных по результатам этой работы международном (Heath, Evans, 2000) и российском (Свиридова, Зубакин, 2000) каталогах ИВАs было описано 53 участка из 9 северокавказских и предкавказских административных регионов. Ключевые орнитологические территории на Северном Кавказе и в Предкавказье выделялись и после этого, но новый полноценный этап инвентаризации удалось провести в 2005-2007 годах в рамках проекта «Сеть территорий для птиц и водно-болотных угодий Северного Кавказа: инвентаризация, охрана и общественный контроль», выполненного при финансовой поддержке СЕРФ. До начала этого проекта в базе данных Союза охраны птиц России имелась информация о 68 международных КОТР, выделенных в рассматриваемом нами регионе. В течение второго этапа инвентаризации удалось обследовать 65 из них, а также описать новые участки. В итоге, в настоящее время в российской части Кавказского экорегиона, во всех 11 расположенных здесь субъектах Российской Федерации, официально выделено 111 международных КОТР (Букреев, Джамирзоев, 2009) общей площадью около 3,3 млн. га (табл.1; рис.).

Распределение КОТР по категориям и критериям*

Больше всего ключевых орнитологических территорий в Кавказском экорегионе было выделено по **критерию А1** (глобально угрожаемые виды): он использовался при описании 90% международных КОТР (табл.2), в том числе 15 участков были выделены только по одному этому критерию. В первую очередь, это связано с тем, что редкие виды, как правило, являются наиболее изученными, потому что привлекают к себе повышенное внимание исследователей. Во-вторых, обос-

* Описание категорий и критериев выделения КОТР международного значения в Кавказском экорегионе приводится в работе: Букреев, Свиридова, 2009.

нование порогов численности по критерию А1 носит «превентивный» характер, поэтому они несравненно ниже, чем по другим критериям.

Из 30 кавказских видов птиц, находящихся под глобальной угрозой исчезновения, ключевые территории были выявлены для 25 видов (см. табл.5). Оставшиеся 5 видов, которые не охвачены сетью КОТР, являются очень редкими залетными (красный коршун, тонкоклювый кроншнеп, вертячая камышевка), красареальными (дрофа-красотка) или практически исчезнувшими в регионе (мраморный чирок) птицами.



Рис. Ключевые орнитологические территории международного значения, выделенные на Северном Кавказе и в Предкавказье

Вторым по частоте использования был **критерий В2** (виды, имеющие неблагоприятный природоохранный статус в Европе), который применён для обоснования ключевого статуса 66,7% выделенных международных КОТР. По всей видимости, это связано с тем, что многие птицы, имеющие в Европе неблагоприятное положение, на Северном Кавказе и в Предкавказье еще сохранили вполне жизнеспособные гнездовые популяции. При этом реальное количество территорий, соответствующих международному статусу для тех или иных видов по критерию В2, больше количества территорий, по которым данный критерий был использован, так как в пределах рассматриваемого региона для конкретного вида можно было выделить не более определённого количества наиболее значимых для него IBAs. Из 106 видов, для кото-

рых применим критерий В2 в нашем регионе, ключевые территории были выделены для 45 (т.е. для 42,5%) видов (табл.3).

Таблица 1

Количество КОТР международного значения, выделенных в разных субъектах Российской Федерации на Северном Кавказе и в Предкавказье

Регион	Количество КОТР*
Ростовская обл. (юго-западная часть)	6
Республика Калмыкия (юго-западная часть)	2 (2)
Краснодарский край	23 (9)
Республика Адыгея	7 (5)
Ставропольский край	14 (3)
Карачаево-Черкесская Республика	12 (5)
Кабардино-Балкарская Республика	10
Республика Северная Осетия-Алания	5
Республика Ингушетия	2
Чеченская Республика	4 (1)
Республика Дагестан	39 (3)
Всего:	111 (14)

* В скобках указано количество трансграничных КОТР, расположенных в нескольких субъектах РФ.

Таблица 2

Частота использования различных критериев для выделения КОТР международного значения на Северном Кавказе и в Предкавказье

Критерий	Кол-во и доля (%) КОТР, выделенных с его использованием	Кол-во и доля (%) КОТР, выделенных только по одному этому критерию
A1	100 (90,1%)	15 (13,5%)
A2	19 (17,1%)	1 (0,9%)
A3 (степи)	5 (4,5%)	0
A3 (высокогорья)	16 (14,4%)	0
A3 (средиземноморье)	3 (2,7%)	0
A3 (все биомы)	24 (21,6%)	0
A4.1	46 (41,4%)	0
A4.2	0	0
A4.3	29 (26,1%)	0
A4.4	0	0
B1.1	53 (47,7%)	0
B1.2	0	0
B1.3	4 (3,6%)	0
B1.4	16 (14,4%)	0
B2	74 (66,7%)	1 (0,9%)

Достаточно эффективными для выделения международных КОТР оказались также **критерии В.1.1** (47,7% описанных ключевых территорий) и **А4.1** (41,4%), основанные на численности популяций водоплавающих и околоводных птиц. Это вполне закономерно, так как через Кавказский перешеек проходят два крупнейшие в Западной Палеарктике пролетных пути (Западно-Каспийский и Азово-Черноморский), и этот регион богат самыми разнообразными, как приморскими, так и материковыми, водно-болотными угодьями. Из 121 вида кавказских птиц, для которых были разработаны пороги численности по критерию А4.1, удалось выявить участки, важные для сохранения 48 видов (т.е. для 39,7%). По критерию В.1.1 аналогичный показатель составляет 49,1% (52 из 106 видов).

Таблица 3

Ключевые орнитологические территории, выделенные по критерию В2

Вид	Кол-во КОТР ("n") которое можно выделить в Кавказском экорегione по критерию В2	Кол-во наиболее значимых КОТР, отобранных по критерию В2	Остальные КОТР, соответствующие критерию В2, но не попавшие в "n" наиболее значимых
Розовый пеликан	8	2	
Кудрявый пеликан	15	13	
Малый баклан	8	5	
Кваква	8	4	
Желтая цапля	8	7	
Рыжая цапля	20	3	
Колпица	25	10	
Каравайка	30	6	
Черный аист	2	2	1
Красноголовая чернеть	15	2	
Белоглазая чернеть	2	2	11
Савка	10	3	
Курганник	2	1	
Малый подорлик	1	1	2
Могильник	20	8	
Беркут	3	1	
Орлан-белохвост	3	1	
Бородач	20	20	14
Стервятник	3	3	22
Черный гриф	10	10	
Балобан	5	4	
Кобчик	25	1	
Степная пустельга	1	1	11
Кавказский тетерев	20	9	

Вид	Кол-во КОТР ("п") которое можно выделить в Кавказском экорегионе по критерию В2	Кол-во наиболее значимых КОТР, отобранных по критерию В2	Остальные КОТР, соответствующие критерию В2, но не попавшие в "п" наиболее значимых
Султанка	3	3	2
Стрепет	2	1	
Авдотка	4	1	
Кречетка	10	1	
Травник	5	1	
Луговая тиркушка	3	3	9
Степная тиркушка	70	11	
Морской голубок	4	4	1
Белошекая крачка	10	5	
Чайконосая крачка	15		
Чеграва	35	3	
Пестроносая крачка	15	4	
Малая крачка	8	6	
Сизоворонка	8	2	
Обыкновенный зимородок	2	1	
Клушица	30	1	
Кавказская пеночка	70	5	
Полуопейниковая мухоловка	70	8	
Краснобрюхая горихвостка	90	2	
Черноголовый поползень	20	4	
Большая чечевица	100	2	

По перечисленным выше причинам вполне востребованным оказался и **критерий А4.3** (места, где концентрируется не менее 20 тыс. особей водоплавающих и околоводных птиц) – он использован при выделении 26,1% описанных международных КОТР.

Применение **критерия А3** (сообщества биомных видов) в Кавказском экорегионе оказалось достаточно эффективным только для птиц, специфичных для высокогорного биома. Это связано с тем, что в данном регионе гнездится 9 видов этого биома, которые достаточно равномерно распределены по всем высокогорьям Большого Кавказа. Кроме того, высокогорные биотопы, по сравнению с другими горными и, особенно, равнинными местообитаниями, гораздо меньше подверглись антропогенной трансформации.

Видов, специфичных для степного биома, в Кавказском экорегионе больше всего (12), но 5 из них (степной лунь, степной орел, дрофа, кречётка, белокрылый жаворонок) являются красарейальными и имеют на Северном Кавказе и в Предкавказье очень ограниченное

распространение. Кроме того, степные биотопы здесь сильно преобразованы и в основном превращены в агроценозы. Поэтому участков, где гнезилось бы 5 видов степного биота (согласно критерию А3), в Кавказском экорегионе оказалось не так уж и много (хотя большая часть его степной зоны была достаточно хорошо обследована). В основном они приурочены к неудобьям на побережьях крупных степных водоемов.

Редкость выделения территорий, являющихся ключевыми для средиземноморских видов, связана с тем, что таких видов всего 4 вида, причем 2 из них (красноголовый сорокопуд и испанская каменка) распространены только в восточной части Кавказского экорегиона, а 1 (черноголовый поползень) – только в его западной части. При этом большинство из средиземноморских видов (за исключением черноголовой овсянки) находятся здесь на крайней периферии своего ареала и имеют достаточно фрагментарное распространение. Поэтому найти участки, где одновременно гнезилось бы 3 специфичных для средиземноморского биота вида, оказалось достаточно сложной задачей (а на Западном Кавказе этот критерий вообще не работает, так как здесь гнездятся только 2 вида этого биота).

Кавказ – единственный регион в Европейской России, где обитают виды-эндемики (кавказский улар, кавказский тетерев и кавказская пеночка – все они относятся к высокогорным птицам), для которых применим **критерий А2**. Причем данный критерий основан не на количественных порогах численности – для его применения достаточно сам факт гнездования эндемичных видов на том или ином участке. По этому критерию международную КОТР можно выделить практически в любом месте высокогорной зоны Большого Кавказа. Поэтому, как правило, он использовался только в качестве вспомогательного критерия, дополнительно подчеркивающего природоохранное значение ключевой орнитологической территории, выделенной по другим критериям.

Ключевых территорий, выделенных в пределах сужения пролетных путей мигрирующих птиц – так называемых "бутылочных горлышек", оказалось не так уж и много – всего 16 (14,4%), причем все они соответствуют только общеевропейскому (**критерий В1.4**) статусу, и ни одна не соответствует мировому (**критерий А4.4**) статусу. Это несколько удивительно, так как Кавказский перешеек сам по себе представляет собой огромное «бутылочное горлышко», а точнее «воронку», где сходятся пролетные пути многих видов птиц. При этом особенности орографии этого региона (субширотное простирающиеся высокие горные хребты и субмеридиональное направление береговых линий морей) предполагает, что птицы пролетают этот перешеек не широким фронтом, а вынуждены концентрироваться в определенных

районах (горные перевалы; места, где горы приближены к береговой линии; широкие горные долины и межгорные котловины). Поэтому многие из КОТР, выделенных в таких местах, могли бы соответствовать и критериям В1.4 или А4.4, если бы там проводились надлежащие стационарные исследования миграций птиц.

Критерий В1.3 (места скопления «сухопутных» птиц общеевропейской значимости) применим всего для 10 видов (чёрный и красный коршун, орёл-карлик, стервятник, чёрный гриф, белоголовый сип, кобчик, степная пустельга, золотистая щурка, береговая ласточка), большинство из которых имеют слишком высокие пороговые значения, нереальные для практического использования; отсюда и вполне закономерная низкая доля применения данного критерия при выделении международных КОТР – всего 4 участка (3,6%). При этом по аналогичному критерию мировой значимости (А4.2) не прошла ни одна КОТР.

Из морских птиц (критерии А4.2 и В1.2) в Кавказском экорегионе встречается всего 4 вида (малый буревестник и 3 вида поморников), которые имеют здесь крайне низкую численность, не позволяющую выделять для них международные КОТР.

Несомненно, что любая из КОТР международного значения важна для сохранения птиц. Но ценность территории повышается, если она выделена по нескольким критериям или для нескольких видов птиц. Поэтому представляет определенный интерес сравнительный анализ КОТР по числу критериев, которые были использованы при обосновании их международной значимости (табл.4). Показатели «количество критериев в среднем на одну КОТР» и «относительная ценность одной КОТР» (колонки И и К) зависят, с одной стороны, от реальной ценности выделенных территорий, а с другой стороны – от полноты обследования этих территорий. Вторая характеристика вполне корректна, если сравнивать между собой регионы, расположенные в одной или сходных природных зонах. В Кавказском экорегионе можно выделить три группы регионов, сходных по природным условиям: равнинные (Ростовская область и Калмыкия), горно-равнинные (Краснодарский край, Ставропольский край, Дагестан) и горные (Адыгея, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, Чечня). Нетрудно заметить, что «относительная ценность одной КОТР» убывает от равнинных к горным регионам. В первую очередь это связано с тем, что многие критерии КОТР разработаны для водоплавающих и околоводных птиц, основные места обитания которых приурочены к равнинным территориям. Но в каждой из групп регионы имеют близкий коэффициент «относительной ценности одной КОТР», что может свидетельствовать о сравнимой полноте обследования

КОТР во всех административных регионах. Исключение составляет Республика Ингушетия, которая в группе горных регионов имеет самые низкие показатели по этому параметру. Поэтому мы думаем, что статус выделенных здесь международных КОТР можно повысить при более тщательном их обследовании.

Распределение КОТР по «ключевым» видам птиц

Из 203 видов птиц Северного Кавказа и Предкавказья, для которых разработаны количественные пороги численности международных КОТР (Букреев, Свиридова, 2009), ключевые территории были выделены для 83 видов, т.е. для 40,9% (табл.5).

Таблица 4

Распределение КОТР по количеству критериев, которым они соответствуют

Регион	Общее кол-во КОТР	Кол-во КОТР, выделенных с использованием данного числа критериев							Кол-во критериев в среднем на одну КОТР	Относи- тельная ценность одной КОТР
		1	2	3	4	5	6	7		
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	
										$K = \frac{I}{3,31}$
Ростовская обл.	6	1				3	1	1	4,83	1,46
Республика Калмыкия	2				1	1			4,5	1,36
Краснодарский край	23	4	5	5	2	7			3,13	0,95
Республика Адыгея	7	1	2	2	1	1			2,86	0,86
Ставропольский край	14		2	4	2	5	1		3,93	1,19
Карачаево-Черкесская Республика	12	2	5	2	1	2			2,67	0,81
Кабардино-Балкарская Республика	10	2	4	1	2	1			2,6	0,78
Республика Северная Осетия-Алания	5	3			1			1	2,8	0,85
Республика Ингушетия	2	1	1						1,5	0,45
Чеченская Республика	4		1	2	1				3	0,91
Республика Дагестан	39	4	6	9	8	12			3,46	1,04
Весь Кавказский экорегion:	111	17	21	23	17	29	2	2	3,31	1

Распределение «ключевых» видов птиц по количеству выделенных для них КОТР (табл.6) на Северном Кавказе и в Предкавказье оказалось достаточно равномерным. Из этого, как минимум, можно сделать два вывода. Во-первых, объем проведенных работ позволил очертить «ядро» видов, для которых рассматриваемый регион имеет глобальное ключевое значение. Во-вторых, это свидетельствует о дос-

таточно хорошей изученности этих «ключевых» видов в пределах выделенных КОТР.

Таблица 5

Количество КОТР международного значения,
выделенных для отдельных видов птиц

Вид	Критерии выделения					Всего
	A1	A4.1	B1.1	B1.3	B2	
1. Черношейная поганка		1				1
2. Сероцекая поганка		1	1			1
3. Большая поганка		1	1			1
4. Розовый пеликан		3	3		2	3
5. Кудрявый пеликан	25	21	21		13	26
6. Большой баклан		5	11			11
7. Малый баклан		2	2		5	6
8. Кваква		2	2		4	4
9. Желтая цапля					7	7
10. Большая белая цапля		4	3			4
11. Малая белая цапля		2	4			4
12. Серая цапля		1	1			1
13. Рыжая цапля		1	1		3	3
14. Колица		5	12		10	13
15. Каравайка		6	5		6	9
16. Черный аист		1	1		2	2
17. Краснозобая казарка	17	10	10			17
18. Серый гусь		3	13			13
19. Белолобый гусь		3	15			15
20. Пискулька	13	7	7			13
21. Лебедь-шипун		1	4			4
22. Лебедь-кликун		3	7			7
23. Огарь		9	11			11
24. Пеганка			5			5
25. Кряква		3	5			5
26. Чирок-трескунок		1	1			1
27. Красноносый нырок		4	9			9
28. Красноголовая чернеть		1	1		2	2
29. Белоглазая чернеть	15	1	1		2	15
30. Хохлатая чернеть		1	1			1
31. Савка	9	2	2		3	9
32. Степной лунь	4					4
33. Курганик					1	1
34. Большой подорлик	10					10
35. Малый подорлик					1	1
36. Могильник	19				8	19
37. Беркут					1	1
38. Орлан-белохвост					1	1
39. Бородач					20	20

Вид	Критерии выделения					Всего
	A1	A4.1	B1.1	B1.3	B2	
40. Стервятник	32				3	32
41. Черный гриф	2			1	10	11
42. Балобан	5				4	5
43. Кобчик	15			2	1	15
44. Степная пустельга	15			1	1	15
45. Кавказский тетерев	15				9	15
46. Стерх	2		2			2
47. Серый журавль		4	7			7
48. Журавль-красавка		7	8			8
49. Коростель	15					15
50. Султанка					3	3
51. Лысуха		3	3			3
52. Дрофа	4					4
53. Стрепет	28				1	28
54. Авдотка			1		1	1
55. Кречетка	6	4	4		1	6
56. Ходулочник		2	2			2
57. Пилокловка		1	3			3
58. Кулик-сорока			1			1
59. Травник					1	1
60. Турухтан		1				1
61. Дупель	4					4
62. Большой кроншнеп			1			1
63. Большой веретенник	17	1	6			17
64. Луговая тиркушка					3	3
65. Степная тиркушка	19	7	7		11	19
66. Черноголовый хохотун		7	7			7
67. Морской голубок		5	5		4	7
68. Хохотунья		1	4			4
69. Черная крачка		1	1			1
70. Белокрылая крачка		3				3
71. Белошекая крачка		1	2		5	5
72. Чайконосная крачка		6	8		6	9
73. Чеграва		4	5		3	5
74. Пестроногая крачка		2	5		4	5
75. Малая крачка		1	2		6	7
76. Сизоворонка	28				2	28
77. Обыкновенный зимородок					1	1
78. Клушица					1	1
79. Кавказская пеночка					5	5
80. Полуошейниковая мухоловка	13				8	13
81. Краснобрюхая горихвостка					2	2
82. Черноголовый поползень	6				4	6
83. Большая чечевица					2	2

Для подтверждения второго вывода можно привести сравнение с Западной Сибирью, где для 43% «ключевых» видов удалось выделить всего по 1-2 КОТР (Букреев, 2006). На Северном Кавказе и в Предкавказье аналогичный показатель составляет около 29% (табл.6). При этом в данной группе есть явно «недообследованные» виды, на которые в ходе дальнейшего мониторинга выделенных КОТР следует обратить специальное внимание: черношейная, серошекая и большая поганки, красноголовая и хохлатая чернети, курганник, беркут, орлан-белохвост, лысуха, авдотка, ходулочник, шилоклювка, турухтан, хохотунья, белокрылая крачка, клушица, кавказская пеночка, краснобрюхая горихвостка, большая чечевица.

Таблица 6

Распределение «ключевых» видов птиц
по количеству выделенных для них КОТР

Кол-во КОТР, выделенных для данного «ключевого» вида	Кол-во «ключевых» видов	%
1	18	21,7
2	6	7,2
3	7	8,4
4	8	9,6
5	7	8,4
6	3	3,6
7	6	7,2
8	1	1,2
9	4	4,8
10	1	1,2
11	3	3,6
13	4	4,8
15	6	7,2
17	2	2,4
19	2	2,4
20	1	1,2
26	1	1,2
28	2	2,4
32	1	1,2
Всего:	83	100

По числу КОТР на Северном Кавказе и в Предкавказье с большим отрывом лидируют четыре вида: стервятник (32), стрепет (28), сизоворонка (28) и кудрявый пеликан (26) – все они относятся к категории глобально угрожаемых. Достаточно широко сетью КОТР охва-

чены и другие глобально угрожаемые виды: краснозобая казарка (17), пискулька (13), белоглазая чернеть (15), савка (9), могильник (19), большой подорлик (10), черный гриф (11), балобан (5), кобчик (15), степная пустельга (15), кавказский тетерев (15), коростель (15), кре-четка (6), большой веретенник (17), степная тиркушка (19), полушей-никовая мухоловка (13) и черноголовый поползень (6); а из числа дру-гих видов – большой баклан (11), колпица (13), серый гусь (13), белолобый гусь (15), огарь (11), бородач (20).

Из 120 «ключевых» видов, для которых пока не выявлено ни одной КОТР, наиболее перспективными, по нашему мнению, являются чирок-свистунок, серая утка, свиязь, шилохвость, чибис, кулик-воробей, белохвостый песочник, малая чайка, лесной жаворонок и пё-стрый каменный дрозд. Большинство из этих видов достаточно обыч-ны в Кавказском экорегионе и имеют вполне «доступные» пороги чис-ленности. Возможно, удастся выявить единичные КОТР также для красношейной поганки, большой и малой выпей, малого лебеда, гого-ля, лутка, большого крохала, европейского тювика, змееяда, погонь-ша-крошки, тулеса, золотистой ржанки, малого, каспийского, толсто-клювого и морского зуйков, камнешарки, краснозобика, чернозобика, грязовика, бекаса, черноголовой и озерной чаек, речной крачки, фили-на, хохлатого жаворонка и черноголовой гаички. Специального вни-мания заслуживает вопрос выделения морских IBAs в российском сек-торе Чёрного моря – в частности, для малого буревестника, численность которого в некоторых районах (например, в Керченском предпроливье) достигает пороговых значений. Остальные «ключевые» виды имеют слишком высокие пороги численности и в Кавказском экорегионе, по всей видимости, не образуют таких крупных скопле-ний, которые позволили бы выделить для них международные КОТР.

Благодарности

Работа выполнена в рамках совместного проекта Союза охраны птиц России и российского офиса Wetlands International «Сеть терри-торий для птиц и водно-болотных угодий Северного Кавказа: инвента-ризация, охрана и общественный контроль», осуществленного при фи-нансовой поддержке Фонда Партнерства критических экосистем (Critical Ecosystems Partnership Foundation, CEPF). Успешное проведе-ние инвентаризации ключевых орнитологических территорий между-народного значения в Кавказском экорегионе стало возможным бла-годаря всемерной помощи отделений Союза охраны птиц России, региональных координаторов программы КОТР на Северном Кавказе и большого числа членов СОПР и хранителей ключевых орнитологи-ческих территорий, участвовавших в мониторинге уже выявленных и в

описании новых КОТР. Мы также всегда находили понимание и поддержку у работников и руководителей заповедников и других ООПТ, а также охотничье-рыболовных угодий, описанных как КОТР международного значения. Очень эффективная и плодотворная работа с российским офисом Wetlands International была обеспечена Ольгой Анисимовой. Большую помощь в реализации проекта СЕРФ оказал Всемирный Фонд дикой природы (WWF–Россия), особенно хотелось бы поблагодарить Владимира Кревера, Оксану Павлову и Ирину Онуфреню. Мы также очень признательны координаторам программы КОТР Елене Красновой, Ксении Любимовой и Татьяне Свиридовой, внесшим большой вклад в подготовку и координацию проекта СЕРФ в Союзе охраны птиц России. В разработке критериев выделения КОТР международного значения в Кавказском экорегионе активное участие приняли эксперты BirdLife International Я. Бурфильд (I. Burfield) и Л. Фишпул (L. Fishpool).

Литература

- Букреев С.А., 2006. Результаты инвентаризации КОТР международного значения в Западной Сибири // Ключевые орнитол. территории России, т.2: Ключевые орнитол. территории международ. значения в Зап. Сибири. – М.: Союз охраны птиц России. – С.19-33.
- Букреев С.А., Джамирзоев Г.С. (ред.), 2009. Ключевые орнитологические территории России, т.3: Ключевые орнитологические территории международного значения в Кавказском экорегионе. – М.: Союз охраны птиц России. – 302 с.
- Букреев С.А., Свиридова Т.В., 2009. Методика выделения ключевых орнитологических территорий // Ключевые орнитол. территории России, т.3: Ключевые орнитол. территории международ. значения в Кавказском экорегионе. – М.: Союз охраны птиц России. – С.6-14.
- Свиридова Т.В., Зубакин В.А. (ред.), 2000. Ключевые орнитологические территории России, т.1: Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России. – М.: Союз охраны птиц России. – 702 с.
- Heath M.F., Evans M.I. (eds.), 2000. Important Birds Areas in Europe: Priority sites for conservation. 2 vols. – Cambridge, UK: BirdLife International (BirdLife Conservation Series, No 8). – 866 pp. (vol.1); 791 pp. (vol.2).

Роль заповедников и национальных парков России в сохранении редких и исчезающих видов птиц

Ю.А. Буйволов¹, Д.М. Очагов², Р.И. Назырова², Н.А. Виляева²

¹Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН

<http://www.igce.ru>; ybuyvolov@gmail.com

²ФГУ «ВНИИ природы» Минприроды России

ochagov@orc.ru

The role of the State strictly protected Nature Reserves and National Parks of Russia in the conservation of rare and endangered birds. – Buyvolov Y.A., Ochagov D.M., Nazyrova R.I., Vilyaeva N.A. – The report presents the results of the analysis reports on the status of rare and endangered bird species in the territories of 95 state strictly protected Nature Reserves, 35 national parks and 8 state natural reserves of the Natural Recourses and Environment Protection Ministry of Russia at the end of 2007. The survey showed that 121 species of the 128 species included in the list of the Red Book of Russia, are found in these protected areas of federal significance.

The collected data suggest a high representativeness of the nature reserve system in Russia and its importance for the monitoring of biological diversity.

It is established that 18 widespread species of birds of the Red Book of Russia (*Ciconia nigra*, *Anser erithropus*, *Branta ruficollis*, *Cygnus bewickii*, *Pandion haliaetus*, *Circus macrourus*, *Circus gallicus*, *Aquila clanga*, *Aquila heliaca*, *Aquila chrysaetos*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco rusticolus*, *Falco cherrug*, *Falco peregrinus*, *Haematopus ostralegus longipes*, *Numenius arquata arquata*, *Bubo bubo*, *Lanius excubitor excubitor*) occur in more than 30 Nature Protected Areas of federal importance. These species are recommended for inclusion in the monitoring biodiversity program as a part of the national environmental monitoring system.

Key words: Federal Nature Protected Areas, biodiversity monitoring, rare and endangered bird species.

Одной из основных задач заповедников и национальных парков является охрана редких и исчезающих видов растений и животных, в первую очередь имеющих международный и национальный статусы охраны, то есть занесенных в Красную книгу МСОП и Российской Федерации. Для оценки эффективности выполнения поставленной задачи требуется проведение инвентаризации редких и исчезающих видов растений и животных на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) и осуществление мониторинга по единой методике в масштабах всей федеральной заповедной системы. Проведение подобной оценки осуществлялось в рамках аналитической ведомственной программы Росприроднадзора «Повышение эффективности деятельности особо охраняемых природных территорий федерального значения (2007–2009 годы)».

В рамках этой программы Федеральным государственным учреждением «ВНИИприроды» в 2007 г. разработана электронная система (база данных) сбора, хранения и обработки информации о редких и исчезающих животных и растений на ООПТ: «Биоразнообразие ООПТ федерального значения». Система основана на ежегодной отчетности научных отделов заповедников и национальных парков о распространении и состоянии популяций видов растений и животных, включенных в Красную книгу Российской Федерации. При первичном наполнении базы данных дополнительно использованы материалы Летописей природы заповедников и некоторых национальных парков за 2005-2008 гг., а также данные справочного издания «Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России» (2003) и сводки Л.С. Исаева-Петрова с соавт. (2006). В базу включены материалы по всем 95 заповедникам и 35 национальным паркам системы Минприроды России, функционировавшим на конец 2006 г., а также по 8 государственным природным заказникам федерального значения, находившимся под управлением заповедников.

В данной работе приводятся результаты анализа полученных материалов о состоянии видов, подвидов или популяций птиц, включенных в Красную книгу Российской Федерации и отмеченных на территориях заповедников и национальных парков за период с 1997 по 2007 годы. Форма отчета, в соответствии с которой осуществлялся сбор информации, приведена в таблице 1. Она заполнялась отдельно для каждого вида, подвида или популяции животного, занесенного в Красную книгу Российской Федерации (далее – таксона Красной книги РФ).

Таблица 1

Форма запроса для первичного наполнения базы данных по таксонам животных, включенных в Красную книгу Российской Федерации

№	Вопрос
1	Название вида (русское, латинское) (в соответствии с Приложением 1 к приказу Госкомэкологии РФ от 19.12.1997 №569 «Перечень (список) объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации по состоянию на 1 ноября 1997»)
2	Когда вид впервые отмечен на ООПТ / Когда вид в последний раз отмечен на ООПТ / Отмечается регулярно (нерегулярно) на протяжении _____ лет
3	Характер пребывания на ООПТ (позвоночные - постоянное, гнездится, сезонное, зимует, на пролете, заходы/залеты, раз в несколько лет, иное; беспозвоночные – постоянное, временное, периодическое, иное)

4	Особенности жизненного цикла на ООПТ (<i>размножается, не размножается; для беспозвоночных – цикл однолетний, многолетний</i>)
5	Характер распространения на ООПТ (<i>повсеместно, локально, единично, мозаично, иное</i>)
6	Биотопическое распределение и показатели численности (абсолютная/относительная) (<i>со ссылкой на методику определения и с указанием литературного источника</i>)
7	Существующие тенденции динамики численности (<i>сокращается, стабильна, увеличивается, иное</i>)
8	Размер прилегающей к ООПТ территории, на которой ведутся наблюдения за видом (<i>га</i>)
9	Характер пребывания и численность на прилегающей к ООПТ территории
9.1	Характер пребывания (<i>постоянное, гнездится, сезонное, зимует, на пролете, заходы/залеты, раз в несколько лет, иное</i>)
9.2	Особенности жизненного цикла (<i>размножается, не размножается; для беспозвоночных – цикл однолетний, многолетний</i>)
9.3	Существующие тенденции динамики численности (<i>сокращается, стабильна, увеличивается, иное</i>)
10	Факторы, лимитирующие распространение вида на ООПТ (<u>природные</u> – <i>засухи, пожары, наводнения, иное; антропогенные</i> – <i>рубка леса; отторжение земель; строительство дорог, коммуникаций, объектов рекреационной инфраструктуры и др.; изъятие кормовых ресурсов, в т.ч. сбор декоративных и лекарственных растений, грибов, ягод, орехов и др.; выпас скота; несанкционированное посещение; рекреационное воздействие; сенокошение; пожары и весенние палы; вытеснение аборигенных видов интродуцентами / адвентивными видами; изменения гидрологического режима водоемов/водотоков; локальное загрязнение территории; загрязнение компонентов природной среды за счет близости населенных пунктов, объектов промышленности; иное</i>)
11	Меры, необходимые для сохранения вида на территории ООПТ
12	Роль ООПТ в сохранении вида (<i>по доле численности вида на ООПТ от общей численности вида в пределах субъекта РФ: менее 5% – незначительная, от 5 до 49% – значительная, более 50% – основная (определяющая)</i>)
13	Контактные данные исполнителя/ей (<i>ФИО полностью, почтовый адрес, телефон, e-mail</i>)

Наиболее репрезентативная информация приурочена к периоду 2005-2007 гг. Для ООПТ, созданных после 1990 г., использованы данные о встречах редких исчезающих видов птиц в более отдаленные периоды времени, близкие к моменту организации этих ООПТ.

Анализ данных о встречаемости редких и исчезающих таксонов птиц на ООПТ федерального значения показал высокую репрезентативность системы. Из 128 таксонов птиц Красной книги РФ на заповедных территориях за все время наблюдений отмечен 121 таксон, что составляет 94,5% от списка Красной книги РФ. Ни на одной из ООПТ не отмечены только пестролицый буревестник, малая качурка, американский лебедь, хохлатая пеганка, мраморный чирок, белоголовый орлан, косматый поползень.

Выявлены 42 таксона птиц Красной книги РФ (33%), которые в настоящее время не размножаются ни на одной из ООПТ федерального значения: белоспинный альбатрос, пестролицый буревестник, малая качурка, египетская цапля, средняя белая цапля, желтоклювая цапля, красноногий ибис, обыкновенный фламинго, алеутская канадская казарка, белошей, американский лебедь, хохлатая пеганка, мраморный чирок, красный коршун, хохлатый орел, орлан-долгохвост, белоголовый орлан, маньчжурская бородатая куропатка, стерх (якутская популяция), стерх (обская популяция), красноногий погonyш, белокрылый погonyш, рогатая камышница, джек, кречетка, кулик-сорока (дальневосточный подвид), охотский улит, лопатень, чернозобик (балтийский подвид), чернозобик (сахалинский подвид), южнокамчатский берингийский песочник, тонкоклювый кроншнеп, китайская чайка, алеутская (камчатская) крачка, хохлатый старик, ошейниковый зимородок, рыжебрюхий дятел, японская камышевка, вертлявая камышевка, большой чекан, косматый поползень, овсянка Янковского.

20 таксонов из этого перечня (16% от списка Красной книги РФ) отмечены только на 1 или 2 ООПТ: белоспинный альбатрос (ГПЗ «Курильский»), красноногий ибис (ГПЗ «Сихотэ-Алиньский» и «Лазовский»), алеутская канадская казарка (ГПЗ «Командорский»), белошей (ГПЗ «Командорский» и «Остров Врангеля»), маньчжурская бородатая куропатка (ГПЗ «Хинганский»), красноногий погonyш (ГПЗ «Курильский» и «Ханкайский»), белокрылый погonyш (ГПЗ «Бастак» и «Хинганский»), джек (ГПЗ «Алтайский» и «Убсунурская котловина»), чернозобик (сахалинский подвид) (ГПЗ «Поронайский»), южнокамчатский берингийский песочник (заказник «Малые Курилы»), тонкоклювый кроншнеп (ГПЗ «Астраханский», НП «Таганай»), китайская чайка (ГПЗ «Сихотэ-Алиньский»), алеутская (камчатская) крачка (ГПЗ «Корякский» и «Поронайский»), хохлатый старик (ГПЗ «Лазовский»), ошейниковый зимородок (ГПЗ «Лазовский»), рыжебрюхий дятел (ГПЗ «Большехехцирский»), японская камышевка (ГПЗ «Даурский» и «Ханкайский»), вертлявая камышевка (ГПЗ «Окский»), большой чекан (ГПЗ «Убсунурская котловина»), овсянка Янковского (ГПЗ «Сихотэ-Алиньский»).

Из 58 таксонов и популяций, отнесенных к 1 и 2 категориям Красной книги РФ, территориальной охраной в период гнездования обеспечены лишь 36 таксонов (62%), из них 22 таксона гнездятся на 1-5 ООПТ, 12 таксонов – на 6-13 ООПТ и только сапсан и филин гнездятся в значительной группе ООПТ – на 33 и 59, соответственно.

В наименьшей степени территориальной охраной обеспечены (то есть гнездятся на 1-5 ООПТ) следующие таксоны птиц Красной книги РФ (здесь и ниже в скобках указано число ООПТ): европейская чернозобая гагара (центрально-европейская популяция) (5), розовый пеликан (2), кудрявый пеликан (2), малый баклан (2), колпица (4), дальневосточный аист (4), пискулька (3), горный гусь (3), сухонос (3), клотгун (2), белоглазый нырок (чернеть) (2), савка (2), степной лунь (5), ястребиный сарыч (1), большой подорлик (популяция Дальнего Востока РФ) (5), степная пустельга (5), японский (уссурийский) журавль (5), даурский журавль (3), дрофа (восточносибирский подвид) (1), степная тиркушка (3), реликтовая чайка (1), монгольский жаворонок (2).

На 6-13 ООПТ гнездятся: змееяд (10), большой подорлик (популяция европейской части России) (10), орел-могильник (13), кречет (7), балобан (9), среднерусская белая куропатка (9), дикуша (6), большой кроншнеп (популяции южной и средней полосы европейской части РФ) (9), дальневосточный кроншнеп (6), малая крачка (8), рыбный филин (7), европейский средний дятел (11).

Из 70 таксонов и популяций, отнесенных к 3-5 категориям Красной книги РФ, на ООПТ гнездятся лишь 50 (71%), в большинстве случаев на 1-13 ООПТ, в 5 случаях – в 20-55 заповедниках или национальных парках. Из охраняемых на ООПТ таксонов в наименьшей степени территориальной охраной охвачены (гнездятся только на 1-5 ООПТ): белоклювая гагара (2), хохлатый баклан (1), каравайка (1), атлантическая черная казарка (1), американская казарка (1), краснозобая казарка (3), малый лебедь (5), нырок (чернеть) Бэра (1), чешуйчатый крохаль (2), европейский тювик (2), курганник (5), малый подорлик (5), белоплечий орлан (4), стервятник (1), черный гриф (4), белоголовый сип (4), черный журавль (2), султанка (1), дрофа (европейский подвид) (1), стрепет (2), авдотка (3), южная золотистая ржанка (3), уссурийский зуек (2), каспийский зуек (1), ходулочник (5), шилоклювка (4), желтозобик (1), японский бекас (4), азиатский бекасовидный веретенник (3), черноголовый хохотун (4), красноногая говорушка (1), белая чайка (1), чеграва (3), азиатский длинноклювый пыжик (1), короткоклювый пыжик (1), большой пегий зимородок (1), райская мухоловка (1), тростниковая сутора (1), европейская белая лазоревка (2).

Шесть таксонов и популяций охраняются в период гнездования в 6-13 ООПТ: мандаринка (7), степной орел (6), бородач (7), кавказский тетерев (6), красавка (13), кулик-сорока (материковый подвид) (9).

На относительно большом числе ООПТ (20-55) гнездятся: черный аист (20), скопа (54), беркут (40), орлан-белохвост (55), обыкновенный серый сорокопут (23).

База данных позволила выделить ООПТ, играющие наиболее важную роль в охране редких и исчезающих птиц России. Анализ построен на принципе выявления ООПТ, на которых гнездится или останавливается на пролете максимальное число таксонов птиц Красной книги РФ, не встреченных на большинстве других ООПТ. Таким образом, ведущую роль в охране редких и исчезающих птиц имеют следующие заповедники: «Астраханский», «Большехехцирский», «Дагестанский», «Даурский» (включая заказник «Цасучейский бор»), «Кандалакшский», «Командорский», «Курильский» (включая заказник «Малые Курилы»), «Магаданский», «Остров Врангеля», «Ханкайский», «Черные земли». Для охраны птиц преимущественно в период миграций имеют большое значение заповедники: «Алтайский», «Бастак», «Корякский», «Лазовский», «Окский», «Пасвик», «Поронайский», «Сихотэ-Алинский», «Хинганский», «Убсунурская котловина», национальные парки «Таганай» и «Куршская коса». Тридцать один таксон птиц Красной книги РФ (24%) отмечен только на 1-2 ООПТ России, в большинстве случаев играющих значительную роль в их сохранении.

Таксоны птиц Красной книги РФ, имеющие широкий ареал пребывания, отмечаются на большинстве ООПТ федерального значения, расположенных в границах их ареала. Анализ полученных данных позволяет выделить следующие 18 таксонов птиц Красной книги РФ, которые встречены за весь период наблюдений на 30 и более ООПТ федерального значения (более 20% от общего числа ООПТ): орлан-белохвост (114), беркут (108), сапсан (104), скопа (100), филин (95), черный аист (69), обыкновенный серый сорокопут (60), большой подорлик (популяция европейской части России) (47), пискулька (46), кречет (44), кулик-сорока (материковый подвид) (41), орел-могильник (40), змееяд (37), балобан (37), большой кроншнеп (36), малый лебедь (36), степной лунь (34), краснозобая казарка (30). Данные о встречаемости и статусе пребывания этих таксонов на ООПТ представлены в таблице 2.

Соотношение числа заповедников и национальных парков, на территории которых встречаются и гнездятся особо охраняемые таксоны, иллюстрирует также рисунок 1.

Полученные данные свидетельствуют о существенном вкладе заповедников и национальных парков в охрану мест размножения

лишь для 5 из 18 широко распространенных таксонов: филина, орлана-белохвоста, скопы, беркута и сапсана. В отношении остальных 13 таксонов птиц значение заповедников и национальных парков относительно невелико.

Таблица 2

Данные о встречаемости и статусе широко распространенных в заповедниках и национальных парках таксонов птиц Красной книги РФ

Таксон Красной книги РФ	Число ООПТ, на которых таксон отмечен (в скобках – % от числа федеральных ООПТ)	Доля ООПТ, на которых таксон достоверно гнездится, от общего числа ООПТ, на которых он отмечен (в %)	Число ООПТ, на которых таксон достоверно гнездится (в скобках – % от всех ООПТ)
Филин	95 (73)	62	59 (45)
Орлан-белохвост	114 (88)	48	55 (42)
Скопа	100 (77)	54	54 (42)
Беркут	108 (83)	37	40 (31)
Сапсан	104 (80)	32	33 (25)
Обыкновенный серый сорокопуд	60 (46)	38	23 (18)
Чёрный аист	69 (53)	29	20 (15)
Орел-могильник	40 (31)	33	13 (10)
Большой подорлик (популяции европейской части России)	47 (36)	21	10 (8)
Змееяд	37 (28)	27	10 (8)
Кулик-сорока (материковый подвид)	41 (32)	22	9 (7)
Балобан	37 (28)	24	9 (7)
Большой крошней	36 (28)	25	9 (7)
Кречет	44 (34)	16	7 (5)
Малый лебедь	36 (28)	14	5 (4)
Степной лунь	34 (26)	15	5 (4)
Пискалька	46 (35)	7	3 (2)
Краснозобая казарка	30 (23)	10	3 (2)

Список из 18 самых встречаемых на ООПТ таксонов представлен заметными и значительными по размеру видами «с ворону» и крупнее. Исключение составляет обыкновенный серый сорокопуд, сравнительно небольшой по размерам, но и его полевая идентификация на уровне вида вполне доступна опытным егерям. Можно предположить, что одной из причин более высокой встречаемости перечисленных видов на ООПТ является их значительные размеры или заметность. Безусловно, что выявление на заповедных территориях небольших и сложных при полевом определении видов, например, вертявкой и японской камышевок (встречены на 1 и 2 ООПТ соответ-

ственно), требует более продолжительных и тщательных полевых орнитологических исследований.

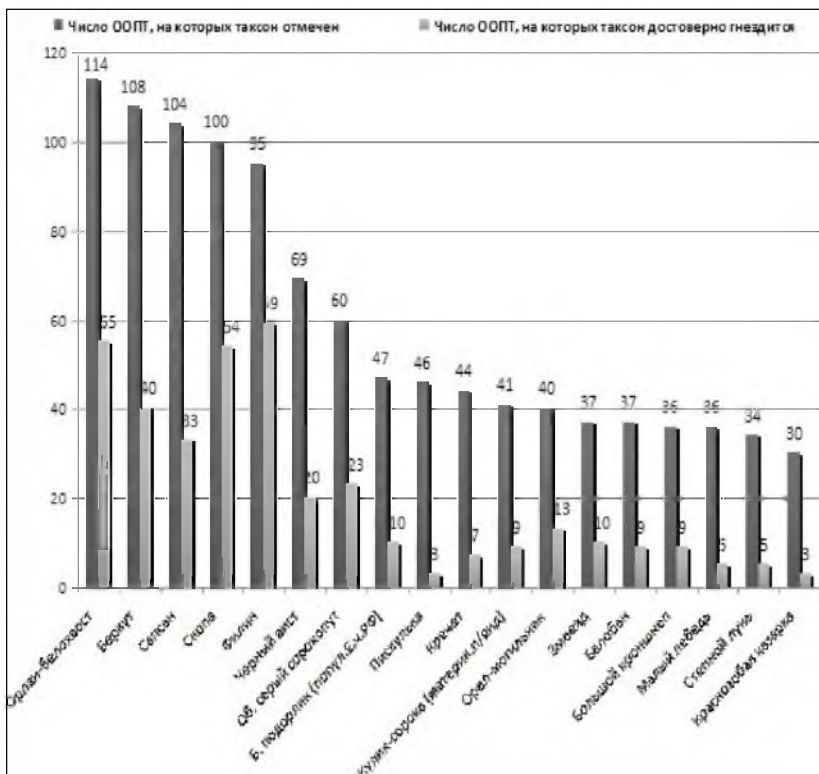


Рис. 1. Соотношение числа встреч и гнездования таксонов птиц, широко распространенных в заповедниках и национальных парках

Проведенный с помощью базы данных «Биоразнообразие ООПТ федерального значения» анализ материалов по редким и исчезающим видам птиц позволяет сделать следующие выводы.

Сеть федеральных ООПТ характеризуется высокой репрезентативностью в части присутствия редких и исчезающих таксонов птиц на ООПТ (около 95% списка видов Красной книги РФ), при гораздо более низком значении ООПТ для охраны мест гнездования (гнездится 67% списка).

Выделены 21 заповедник, 2 заказника федерального значения и 2 национальных парка, играющих наиболее значительную роль в охране редких и исчезающих птиц; на остальных ООПТ гнездится лишь 34% таксонов птиц Красной книги РФ.

Необходимо принять первоочередные меры по обеспечению территориальной охраной таксонов птиц, которые в настоящее время не отмечены ни на одной из рассмотренных ООПТ федерального значения (пестролицый буревестник, малая качурка, американский лебедь, хохлатая пеганка, мраморный чирок, белоголовый орлан, косматый поползень), а также применить меры охраны и привлечения в отношении не гнездящихся на ООПТ федерального значения редких и исчезающих видов птиц.

Целесообразна инвентаризация ООПТ регионального и местного значения с целью выявления мест пребывания/гнездования таксонов птиц, не отмеченных либо мало распространенных на ООПТ федерального значения, и для обеспечения поддержки природоохранных режимов на этих территориях.

18 широко распространенных таксонов птиц Красной книги РФ (орлан-белохвост, беркут, сапсан, скопа, филин, черный аист, обыкновенный серый сорокопут, большой подорлик (популяция европейской части России), пискунья, кречет, кулик-сорока (материковый подвид), орел-могильник и др.), встречающихся на территории большей части заповедников и национальных парков, выделены для включения в программу обязательного мониторинга редких видов на ООПТ. Заповедная практика показала, что редкие и исчезающие виды являются индикатором состояния биоразнообразия на ООПТ в целом. Широкое распространение на ООПТ выделенных 18 таксонов, заметность и относительно хорошая изученность экологии выделенных видов птиц позволяет рекомендовать выбор их в качестве приоритетных объектов для изучения и мониторинга биоразнообразия на ООПТ не только федерального, но регионального значения.

В общем, анализ данных информационной системы «Биоразнообразие ООПТ федерального значения» на примере птиц позволяет сделать заключение о репрезентативности заповедной системы России и её большом значении, прежде всего, для мониторинга редких видов и биологического разнообразия в целом как части национальной системы экологического мониторинга.

Литература

- Исаева-Петрова Л.С., Забелина Н.М., Кулешова Л.В., Назырова Р.И., Потапова Н.А., Коротков В.Н., Благовидов А.К., Очагов Д.М., 2006. Научные исследования в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 1998-2005 годы, вып.3 / Отв. ред. Д.М. Очагов.- М.: ВНИИприроды.- ч.1.- 488 с.; ч.2.- 376 с.
- Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России, вып.1: Позвоночные / Сост. Васильева Е.Д., Корнеева Т.М., Орлова В.Ф., Павлинов И.Я., Стишов М.С.- М.: МСОП, 2003. - 257 с.

Мигрирующие птицы Восточной Сибири – жертвы неблагополучия южно-азиатских зимовок

В.В. Рябцев

Прибайкальский национальный парк,
vitryab@mail.ru

East Siberian migratory birds as victims of problematic South Asian wintering places. – Ryabtsev V.V. – Examples are given of bird species of the East Siberia and Russian Far East which have become rare because of increased loss during South Asian wintering. An attempt is made to prove that for a number of species (Imperial Eagle, Eastern Rufous Turtledove, and Yellow-breasted Bunting) inhabited Predbaikalye (Irkutsk Oblast) the reason for the dramatic decline in numbers has been unfavourable conditions in South-East Asia. Reasons for the ecological crisis having an impact on wintering Siberia birds are briefly analysed on the example of China. It is stressed that the fate of many East Siberian migratory birds will be determined in South Asia. Priority measures to improve the situation are proposed.

Key words: migrating birds, Siberia, recession of abundance, south-east Asia, ecological crisis.

Ситуация с охраной природы Восточной Сибири в «послеперестроечный» период претерпела драматические изменения. За всё послевоенное время здесь ещё не было столь мощного и беспощадного наступления на леса и животный мир. Следствием санкционированного государством разрушения лесного хозяйства стали катастрофические пожары, невиданные масштабы незаконных рубок. Тотальное сокращение охотничьей инспекции, резкий рост количества охотничьего (а также пневматического) оружия, снижение законопослушности большинства россиян привели к беспрецедентному росту пресса незаконной охоты (как и спектра видов, попадающих под выстрел). Сокращение поголовья домашнего скота и площади пахотных земель также серьезно повлияли (часто – очень негативно) на животный мир. Но особенно остро на сибирских птицах-мигрантах сказывается влияние другой угрозы – неблагополучия на южно-азиатских зимовках. Именно этот фактор вызывает наиболее резкое снижение численности перелетных видов.

Определить многолетние тенденции динамики численности пернатых непросто. Межгодовые различия населения птиц, обусловленные природными факторами, наблюдаются везде и бывают очень значительными. Выявление видов (подвидов, популяций), численность которых снижается в связи с неблагополучием на зимовках, обусловленным, как правило, антропогенными причинами, – сложная, но очень важная задача.

Информация, имеющая отношение к данной проблеме, весьма разрознена, и необходимо хотя бы предварительное её обобщение. Особенно это касается южной половины Восточной Сибири. Масштабы экологического кризиса в юго-восточной Азии и его влияние на сибирских перелетных птиц пока ещё не осознаются многими российскими орнитологами. Хотя для ряда видов птиц Предбайкалья (Иркутской области) можно убедительно показать, что причиной резкого сокращения их численности была именно неблагоприятная ситуация в районах зимовки.

Примеры резкого снижения численности мигрирующих птиц

Известны многочисленные факты катастрофического снижения численности птиц, обитающих на севере Восточной Сибири и Дальнего Востока – на обширных территориях, почти не испытывающих негативного антропогенного воздействия. Например, гусиные популяции, населяющие тундры западнее Таймыра и зимующие в западной Европе, во второй половине XX века постоянно увеличивались, и сейчас их численность, вероятно, примерно такая же, как 100 лет назад. Ситуация с гусями, гнездящимися в тундрах Восточной Сибири, а зимующими в юго-восточной Азии, совершенно иная: их численность сократилась многократно в связи с неблагоприятной ситуацией на зимовках. Известно, что в странах юго-восточной Азии обилие зимующих гусей снижалось в течение всего XX века, но особенно быстро – в последней его трети, вследствие чего к началу 1990-х годов большая часть видов потеряла от 50 до 90 % начальной численности (Андреев, 1997).

Общеизвестным примером глубочайшего падения численности является клотун *Anas formosa*. Ситуация стала улучшаться лишь после того, как этот чирок начал зимовать в Южной Корее, т.е. в стране, уделяющей серьезное внимание охране природы. Первые зимующие клотуны зарегистрированы здесь в 1984-1985 гг., а в 2004 г. было учтено уже 658 тысяч, из которых 600 тысяч – в низовьях р. Кэм (Дегтярев и др., 2008). В начале 2000-х годов увеличение численности этого чирка отмечено и в юго-восточной Якутии, а также в бассейнах Колымы и Индигирки (Дегтярев, 2003). В Прибайкалье же он остается исключительно редким, в западной Якутии численность тоже не увеличилась (Дегтярев, 2003). Вероятнее всего, что популяции, гнездящиеся в этих регионах, зимуют в более южных районах Азии. Известно, что в Китае область зимовки клотуна в 1995-2005 гг. существенно сократилась (Као Лей и др., 2008).

Стерх *Grus leucogeranus* попал в число глобально угрожаемых видов по причине неблагоприятия зимовок, находящихся в Китае. Общая численность зимующих там птиц составляет примерно 3000

особей, из которых 98% держатся на оз. Поянг (Nan'is, 1991). Вполне вероятно, что наблюдавшееся в этом районе в последние десятилетия увеличение численности было связано с потерей других китайских районов зимовки и перераспределением птиц.

Катастрофическое падение численности кулика-лопатня *Eurynorhynchus pygmeus* отмечено в 2005-2009 гг. По сравнению с 1970-1980 гг., мировая популяция сократилась примерно на 90% – с 2000 до 150-250 пар. Основные причины связаны с сокращением местообитаний и повсеместной охотой на куликов в местах зимовок и миграций в южной Азии (Сыроечковский, Лаппо, 2010).

Для птиц, обитающих в южных районах Сибири, определить наиболее важную причину резкого сокращения численности значительно сложнее, чем в тундре, так как места их гнездования тоже испытывают мощное антропогенное воздействие. Для этого необходимы многолетние наблюдения. Они имеются для самой восточной популяции орла-могильника *Aquila heliaca*, населяющей лесостепи Байкальского региона. В 1950-е годы в Предбайкалье (Иркутская область) обитало порядка 300 пар этого орла, в начале 1980-х – 150-200, в 1999 г. – 40, а в 2007 г. – лишь 25 пар (Рябцев, 1984, 1999, 2000б, 2006). Вся восточная (байкальская) популяция, населяющая территорию от Верхнего Приангарья до р. Онон (Читинская область), в 1999 г. оценивалась в 70-90 пар (Рябцев, 1999). В 1980-1990-е годы – в период наиболее резкого сокращения численности этого орла – природа Предбайкалье не испытывала значительных изменений. Численность суслика уменьшалась не везде и в целом – не катастрофично. Коренное население продолжает почитать орлов, как священных птиц. Успешность их размножения в 1978-1999 гг. заметно не изменялась (Ryabtsev, Katzner, 2007). Поэтому наиболее вероятной причиной сокращения численности орлов является их высокая смертность в негнездовой период.

По данным автора, кроме орла-могильника в Предбайкалье в последнее десятилетие сокращалась численность следующих видов хищных птиц, относящихся к дальним мигрантам: чеглока *Falco subbuteo*, большого подорлика *Aquila clanga*, обыкновенного канюка *Buteo buteo*, черного коршуна *Milvus migrans*, восточного болотного луня *Circus spilonotus*, скопы *Pandion haliaetus*.

Иная ситуация с хохлатым осоедом *Pernis ptilorhynchos*. Его численность и ареал в Восточной Сибири в последние десятилетия увеличивались, возможно – в связи с климатическими изменениями. Этот вид зимует в Индокитае. Возможно, районы его зимовки являются важным рефугиумом и для многих других сибирских мигрантов,

экологически связанных с лесными местообитаниями. Поэтому желательно выяснить с помощью спутниковых радиопередатчиков, где именно находятся его зимовки.

В конце 1990-х - начале 2000-х годов в Предбайкалье отмечен также рост численности сапсана *Falco peregrinus*, заселение им лесостепных местообитаний, в которых раньше его гнездование не отмечалось (Ryabtsev, 2009). Вероятно, это было обусловлено произошедшим в 1990-е годы резким сокращением численности более крупного и сильного сокола балобана *Falco cherrug* (Рябцев, 2000а). Сапсан – дальний мигрант, зимующий в юго-восточной Азии. Этот хищник, являющийся специализированным орнитофагом, теоретически должен был бы особенно сильно пострадать из-за неблагополучия в районах зимовки.

В этой связи очень интересными представляются результаты проекта по мечению сапсанов тундрового подвида *F. p. calidus* спутниковыми радиопередатчиками на полуострове Ямал (Соколов и др., 2010). Оказалось, что сокола, гнездившиеся в одном, сравнительно небольшом районе тундры, мигрировали в южную Европу, на Ближний Восток и в Африку, т.е. не придерживались строго определенных районов зимовки. Если эта особенность присуща и населяющим Предбайкалье птицам подвида *F. p. japonensis*, они тоже могут зимовать в разных, очень удаленных друг от друга районах, и поэтому страдают от неблагополучной ситуации на зимовках не столь сильно, как другие виды сибирских мигрирующих пернатых хищников.

Другой «предбайкальский» пример катастрофического сокращения численности – большая горлица *Streptopelia orientalis*. Для 1970-х - 1980-х годов указывалось, что: «В древесно-кустарниковых зарослях в пойме р. Куды ее численность достигает 9,2 ос./кв.км» (Богородский, 1989, с.74). А в 2007 г. за 28 дней полевых наблюдений (с 16 мая по 6 сентября), на 5413 км автомобильных маршрутов, охвативших лесостепные районы Иркутской области и Тункинскую котловину (Бурятия), автор зарегистрировал всего 6 встреч одиночных горлиц. Примерно четверть автопробега пришлось на бассейн р. Куды, где, по данным Ю.В. Богородского, численность этих птиц была высока. В 2008 г. с 22 апреля по 12 августа (на 4148 км автопробега) в этих же районах горлица отмечена лишь 3 раза (2 одиночки и пара), в 2009 г. (май-август, 2995 км) встречены 4 птицы (2 одиночки и пара).

На Прибайкальской равнине (Байкальский заповедник и прилегающие к нему районы) в 1973-1977 гг. большая горлица была самой многочисленной птицей (обилие 19 ос./км²), а в горно-лесном поясе северного макросклона хр. Хамар-Дабан её обилие составляло 1,24 ос./км² (Васильченко, 1997). Но 19-20 августа 2008 г. в ходе экскурсий

в Байкальском заповеднике от Прибайкальской равнины до верхней границы леса на северном макросклоне (протяженность маршрута 30 км) большая горлица автором не была отмечена.

Еще недавно этот вид в предбайкальской лесостепи был, вероятно, самым многочисленным среди воробьиных. В начале 1980-х годов на каждую автомобильную поездку протяженностью 100-200 км в мае-июне приходилось, как правило, несколько встреч горлицы. С середины августа по середину сентября на таких же поездках отмечалось уже 200-300 и более птиц.

Сходные данные для лесостепей Верхнего Приангарья приводят В.Г. Малеев и В.В. Попов (2007, с.151): «В 80-х - начале 90-х годов прошлого века в августе-сентябре стаи в несколько десятков, а иногда и сотен птиц этого вида вдоль дорог были не редкость. Кроме того, была отмечена высокая численность гнездящихся птиц. В 2006 г. в основном были встречены одиночные птицы и отдельные пары, а осенью максимальный размер стайки – 4 птицы. Сами встречи птиц были редки – за сезон 2006 года большая горлица встречена всего 16 дней из более 150, проведенных в поле».

По нашему мнению, за четверть века численность большой горлицы в предбайкальской лесостепи сократилась в десятки раз. Но состояние популяций этого вида в различных регионах Сибири существенно различается. Например, на Северо-Восточном Алтае (Торопов, Граждан, 2010) сокращение её численности не отмечено.

Овсянка-дубровник *Emberiza aureola* еще недавно входила в число наиболее обычных видов воробьиных Прибайкалья, являлась фоновой птицей пойменных биотопов. В 1960-1980-е годы в пойме р. Ушаковки численность достигала 136 ос./км², в пойме р. Иркут – 168,7 ос./км², в уреме по р. Куде – 47,8 ос./км², в уреме по р. Мурин – 200 ос./км²; в березовом лесу под Иркутском – 28,3 ос./км², в других лесных биотопах колебалась от 5,6 до 1,9 ос./км² (Богородский, 1989). В 2006 г. в ходе орнитологических исследований лесостепного Предбайкалья (проведено 10 тыс. км автомобильных, свыше 500 км пеших маршрутов) дубровник был встречен лишь 5 раз (Попов, Малеев, 2008). При этом дубровнику уделялось особое внимание, обследовались его бывшие местообитания.

По мнению Ю.А. Дурнева (2009), за последние 35 лет численность дубровника снизилась в десятки раз, и в некоторых характерных биотопах этот вид ныне практически не встречается. Действительно, в последние годы мы не отмечали дубровника во многих районах, где раньше он был обычен. Лишь на единственном не затопленном водохранилищах участке р. Ангары (между Иркутском и Ангарском) эта

овсянка еще сохранилась в заметном количестве. В 2008-2009 г. (июнь - начало июля) на 1 км маршрута пришлось 0,54 особи (всего 38,8 км, 21 отмеченная особь). Однако в начале 1990-х годов обилие дубровника здесь было примерно в 4 раза выше. В 2004 г. дубровник был включен в категорию «виды, находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому» Красного списка МСОП.

Мы согласны с мнением В.В. Попова и В.Г. Малеева (2008) о многократном сокращении численности чибиса *Vanellus vanellus* и обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris*, произошедшем в лесостепном Предбайкалье за последние 10-15 лет. Очень значительно снизилось обилие овсянки-ремеза *Emberiza. rustica*, встречающейся в Предбайкалье в период миграций. В 1980-е годы на весеннем пролете этот вид был одним из самых массовых. Весной 2006 г., несмотря на значительную протяженность автомобильных и пеших маршрутов, овсянка-ремез не отмечена, а осенью зарегистрирована лишь однажды (Попов, Малеев, 2008). Не столь однозначно мы оцениваем ситуацию с удоном *Upupa epops*, даурской галкой *Corvus dauuricus* и каменкой-плюсуньей *Oenanthe isabelina*.

Впрочем, есть факты не только падения, но и быстрого роста численности мигрирующих птиц. В частности, большой баклан *Phalacrocorax carbo*, являвшийся в первой половине XX века одним из самых многочисленных видов оз. Байкал, к концу 1960-х годов перестал здесь гнездиться, но в 2006 г. его колония обнаружена в южной части Малого моря (Рябцев, 2006), а в 2009 г. на островках Малого моря имелись уже три колонии (две из них порядка 150 пар).

Причины стремительного исчезновения этой птицы на Байкале остались неизвестными. Несостоятельны гипотезы о катастрофическом влиянии на баклана возросшего в 1950-е годы фактора беспокойства, уменьшения кормовых запасов, о его вытеснении с гнездопригодных участков растущими колониями серебристой чайки. Фактор беспокойства (включающий многочисленные быстроходные катера и водные мотоциклы) сейчас несоизмеримо мощнее, рыбные запасы – меньше, а численность чаек – выше, чем в 1950-е годы. То есть и в данном случае причины связаны, очевидно, не с гнездовым периодом, а с какими-то изменениями ситуации на зимовках.

Обсуждение

О причинах падения численности вышеупомянутых видов мигрирующих птиц Предбайкалья высказывались различные мнения. Например, И.В. Карякин с соавт. (2006), поработав летом 2005 г. в Предбайкалье около 10 дней, сделал вывод, что основной причиной падения численности орла-могильника в Балаганско-Нукутской лесо-

степи (район обитания наиболее крупной предбайкальской гнездовой группировки) явилось сокращение обилия суслика, обусловленное снижением пастбищной нагрузки. Но значительное падение численности орлов имело место здесь ещё в 1960-1980-е годы (Рябцев, 1984, 1989) – в период максимальной пастбищной нагрузки. И.В. Карякин отмечает «что все пустующие гнезда располагались напротив недавно заброшенных летних лагерей скота, а все жилые были ориентированы либо на действующие фермы и летние лагеря скота, либо находились в пределах видимости населенных пунктов».

Очень многие опустевшие за период моих наблюдений гнездовые территории орлов находятся вблизи пастбищ, используемых и по сей день, особенно – в окрестностях деревень. Только в Усть-Ордынском Бурятском автономном округе насчитывается 325 сельских населенных пунктов, а скотоводство остается основным занятием местного населения. При этом здесь в настоящее время гнездится лишь около 20 пар могильников. В 2005 г. пара, у гнезда которой мы вели видеосъемку, благополучно вырастила трех птенцов, хотя скота здесь сравнительно мало, а травостой (отчасти из-за богатого на осадки лета) был весьма густ и высок.

Вывод И.В. Карякина не согласуется и с наблюдениями в других регионах. Например, в Ульяновской области несмотря на то, что за последнее десятилетие кормовая обстановка сильно изменилась в связи с зарастанием полей, с падением численности сусликов и сурка, почти все пары орлов-могильников продолжают держаться на своих гнездовых участках (Корепов, Бородин, 2010). Таким образом, утверждение о ведущей роли изменений в растительном покрове пастбищ и нехватки пищи противоречит фактам. Необходимо также учитывать, что резкое сокращение предбайкальской группировки могильника произошло ещё до начала катастрофических лесных пожаров, массовых рубок, повсеместного распространения браконьерства, резкого роста туризма на оз. Байкал. Наиболее вероятной главной причиной падения её численности является именно гибель на зимовках.

Три молодых орла-могильника, помеченные в Предбайкалье в 1998-1999 гг. спутниковыми радиопередатчиками, зимовали в китайской провинции Юньнань (26°14'–26°20' с.ш., 103°40' в.д.), в северном Таиланде (17°49'–18°04' с.ш., 98°15'–98°57' в.д.) и в северо-восточной Бирме (23°54'–24°00' с.ш., 97°38'–97°57' в.д.) (Ueta, Ryabtsev, 2001).

Кроме Юньнани, могильники, судя по всему, зимуют и в других провинциях южного (Гуйчжоу, Гуандун) и даже восточного (Цзянсу) Китая. Китайский орнитолог Хан Лианксиан (личн. сообщ.) наблюдал здесь этого орла в зимние сезоны 2003-2010 гг. Из 14 встреч (всего

отмечено 17 особей) 6 относятся к Гонконгу (природный резерват Майпу, провинция Гуандун), 6 сделаны на оз. Лаши (Lashi) в провинции Юньнань, оз. Цинниу (Jinniu) в провинции Цзянсу и оз. Кайхай (Caihai) в провинции Гуйчжоу. С последним районом связаны 4 встречи (в том числе 3 орла в декабре 2008 г. и 2 – в феврале 2005 г.), включая наблюдение за орлом, поедавшим утку (16.11.2009).

Кайхайский природный резерват (26°48' с.ш., 104°10' в.д.) расположен на высоте 2172-2234 м н.у.м. Он сохраняет озеро Кайхай (2500 га), окруженное сельскохозяйственными землями. По мнению Хана Лианксиана, главной добычей орлов здесь являются дикие утки. На озере зимует примерно 100 тысяч водоплавающих. Еще один орёл наблюдался этим орнитологом 16.12.2010 в резервате, находящемся на северо-востоке Юньнаньского плато и сохраняющем черношейного журавля *Grus nigricollis*. Он представляет собой небольшое водно-болотное угодье, окруженное сельскохозяйственными землями и расположенное на вершине горы.

Из 17 особей, наблюдавшихся Х. Лианксианом, 16 держались вблизи водно-болотных угодий. Судя по всему, в Китае в последние годы они служат важными зимовочными местообитаниями орла-могильника, а основной добычей этого орла здесь являются водоплавающие и околоводные птицы. Имеющиеся для юга Китая (Минг и др., 2010) оценки численности зимующих беркутов (провинция Юньнань – 150 особей, Гуандун – 200 особей) отчасти относятся, возможно, не к этому орлу, а к могильнику.

В отношении большой горлицы высказывалось мнение, что «причины сокращения численности могут быть связаны как с неблагоприятной ситуацией на зимовках, так и со снижением кормовой базы в связи с сокращением посевов зерновых культур и с зарастанием бывших пастбищ высокой травой» (Попов, Малеев, 2008). Действительно, определенное влияние второго фактора весьма вероятно. Но придавать ему основное значение нельзя, так как площадь полей сократилась не более чем в 2-3 раза, а горлиц – в десятки раз. Большинство этих птиц, наблюдавшихся в прошлые десятилетия в сентябре, явно прилетало в Предбайкалье из северных районов, где площадь полей и раньше была весьма незначительна. Заметное падение численности горлиц в изучаемом регионе, по нашему мнению, имело место еще в начале 1990-х годов – до краха сельского хозяйства.

Причины катастрофического снижения численности дубровника, по мнению Ю.А. Дурнева (2009), связаны с зимовками, расположенными в Индокитае. Предположительно это объясняется уничтожением зимовочных биотопов, большой концентрацией ядохимикатов,

местными традициями отлова и использования в пищу мелких воробьиных птиц. В.В. Попов и В.Г. Малеев (2008) не исключают влияние на эту овсянку также птичьего гриппа. Мы считаем, что эпизоотии могут представлять значительную опасность для «сверхстадных» видов, в частности клектуна, но отнюдь не для дубровника и подавляющего большинства других воробьиных. Случаи массовой гибели птиц, обусловленные птичьим гриппом, в Сибири известны лишь для водоплавающих (Савченко, 2010).

Перечисленные выше примеры нельзя отнести и к обычным межгодовым изменениям численности. Для таковых присуща не более чем 3-4 кратная амплитуда.

Характерно то, что все «аборигенные» птицы Предбайкалья, у которых наблюдается значительное падение численности, являются дальними мигрантами, зимующими в юго-восточной Азии. Например, исследования в дельте р. Селенги показали, что все дальние мигранты, чья численность в последние десятилетия сократилась, зимуют именно там (Фефелов и др., 2001). Динамика ареала и численности красарельных видов, сравнительно недавно заселивших Байкальский регион, таких как чибис и обыкновенный скворец, уже не столь показательна, тем более, что районы их зимовок неизвестны.

Из северных видов, мигрирующих через Предбайкалье, резко уменьшилось обилие овсянки-ремеза. Возможно, речь идет не о падении численности, а об изменении (смещении к востоку) миграционной трассы этой овсянки. В Баргузинском заповеднике она остается многочисленным пролётным видом (Ананин, 2006). Однако изменения миграционных трасс тоже могут быть связаны с неблагоприятными факторами, влияющими на птиц в местах зимовки и пролета.

Вероятно, пока нам удалось зафиксировать лишь слабую тень истинных масштабов кризиса мигрирующих птиц Сибири. Понесенные потери, скорее всего, очень велики. Но почему мы не наблюдаем при этом каких-либо экосистемных изменений? Экологи, исходя из элементарной логики, высказывают мнение о том, что исчезновение той или иной птицы, как правило, не вызывает вышеупомянутых изменений, так как подавляющее большинство видов пернатых имеет невысокую численность и плотность населения, и их роль в энергетике экосистемы «входит в ошибку» (Рябицев, 2010).

Почему результаты многолетних наблюдения в том или ином районе Сибири далеко не всегда содержат вывод о значительном сокращении численности мигрирующих птиц? Например, «... различия орнитокомплексов Северо-Восточного Алтая в начале 1960-х и конце 1990-х гг. находятся в пределах обычных межгодовых изменений на-

селения, определяемых кумулятивным воздействием многочисленных факторов среды» (Торопов, Граждан, 2010, с.246). Однако основная масса перелетных птиц Центральной Сибири (т.е. и С.-В. Алтая) мигрирует в юго-западном направлении (Савченко, 2009), их зимовки не связаны с юго-восточной Азией. Вероятно, этим и объясняется относительно благополучие птиц Алтая. Но численность, например, дубровника, и там сократилась за 40 лет в 8 раз.

В Баргузинском заповеднике в 1984-2005 гг. у 18 видов птиц выявлен достоверный положительный, а у 30 – отрицательный тренд численности (Ананин, 2006). Во вторую группу вошли 20 видов дальних мигрантов, включая большую горлицу и дубровника. Поэтому сделанный вывод, что «все отмеченные изменения носят колебательный характер и отражают естественные циклические процессы, регистрируемые в природных комплексах» (Ананин, 2006, с.242) представляется не совсем корректным. Отрицательный тренд этих 20 видов (или большинства из них) вероятнее всего связан именно с антропогенными факторами, действующими на зимовках в юго-восточной Азии.

По-видимому, случаи резкого падения численности представителей таежной орнитофауны (характерной для Баргузинского заповедника) не столь часты и показательны, как у птиц водно-болотных угодий, в частности дельты р. Селенга (Фефелов и др., 2001), а также лесостепных ландшафтов, например Верхнего Приангарья (Малеев, Попов, 2007; Попов, Малеев, 2008).

Исследования (анализ ключевых факторов и выживаемости) на европейских птицах показали, что причина самых резких падений их численности – не спад продуктивности, а снижение выживаемости на зимовках, в особенности африканских (Паевский, 2006). Для мигрирующих птиц Восточной Сибири этот вывод еще более очевиден, так как современное состояние южноазиатских зимовок много хуже, чем африканских. Кроме негативного влияния быстрого роста экономики (особенно в Китае и Индии) и численности населения (превышающей 3 миллиарда человек), природный баланс в Южной Азии катастрофически нарушен в результате запредельной химизации сельского хозяйства, крупномасштабных ирригационных проектов и очень высокой и крайне разнообразной охотничьей активности сельских жителей.

Несколько слов об экологической ситуации в Китае (из книги «Китай: угрозы, риски, вызовы развитию», 2005). Эта страна стала главной «промышленной мастерской мира», при этом китайская промышленность загрязняет окружающую среду в сопоставимых объемах продукции в 10 раз больше, чем в развитых странах. Немалую роль в этом отношении играет и перемещение на территорию Китая грязных

производств из-за рубежа. По оценке 2001 г., 16 из 20 наиболее загрязненных городов мира находятся в Китае. Площадь пустынь ежегодно увеличивается на 3,4 тыс. км². А площадь первичных лесов в одном из главных лесных районов Китая, Чанбайшаньском, сократилась с 82,7% в первые годы после создания КНР до 14,2% в настоящее время, в провинции же Сычуань – с 20% до 8%.

Китай занимает первое место в мире по выбросам в водоёмы органических соединений. По этой причине, а также из-за тысяч плотин, которыми перегорожены все реки, способность вод к самоочищению практически исчерпана. Из 600 городов Китая более 400 испытывают нехватку воды. В связи с этим осуществляется амбициозный мелиоративный проект. По трем каналам длиной 1300 км вода из р. Янцзы пойдет на северо-восток страны. Уже создано 660-километровое водохранилище каскада ГЭС "Три ущелья" на р. Янцзы, потребовавшее переселения полутора миллионов человек. Между тем, основным местом зимовки водоплавающих в Китае в настоящее время является именно пойма этой реки (Као Лей и др., 2008).

Очень серьезную опасность для зимующих птиц представляют ядохимикаты, в огромных объемах используемые в сельском хозяйстве Китая. Особую угрозу эти вещества несут пернатым хищникам. На Байкале хлорорганические пестициды практически не применялись, однако яйцо, взятое в июне 1998 г. из гнезда могильника (брошенная кладка), содержало сравнительно высокую концентрацию ДДЕ – 100 нг/г и ПХБ – 50 нг/г (анализ провел D. Tillitt). Очевидно, эти вещества депонировались в жировой ткани самки в период зимовки.

Охотничья активность китайцев широко известна. Хотя охотничье оружие в этой стране под запретом, для отлова птиц применяется огромное количество разнообразных ловушек, включая паутинные сети, приманки, пропитанные ядами и усыпляющими веществами. Добываются не только традиционно охотничьи виды мигрирующих сибирских птиц, но и многие миллионы мелких воробьиных, голубей, пернатых хищников и др. Например, отлов мигрирующих воробьиных птиц и мелких хищников широко практикуется в провинции Внутренняя Монголия (Болдбаатар, 2006).

Китайские специалисты (Минг и др., 2010) сообщают, что только в южной провинции Гуандун ежегодно съедаются миллионы разных птиц, в том числе беркутов. При этом цена беркута при продаже ресторанам Гуанчжоу достигает 10 тыс. юаней. Ими же приводятся факты задержания торговцев, перевозивших орлов (в том числе партии в 20 особей) для продажи в рестораны южных провинций. Можно полагать, что среди них могли быть и отловленные на зимовке предбай-

кальские могильники. Не намного лучше экологическая ситуация и в странах Индокитая.

Следует подчеркнуть, что судьба некоторых видов пернатых зависит от состояния очень ограниченных участков – ключевых районов зимовки. Эти участки в ближайшем будущем также могут быть подвергнуты масштабной антропогенной трансформации. Речь идет, прежде всего, об оз. Поянг в Китае (основные зимовки стерха и дальневосточного аиста), о низовьях р. Кэм в Южной Корее (зимовка клоктуна).

Даже учитывая огромное значение процессов, связанных с глобальным изменением климата, можно констатировать: для мигрирующих птиц Северной Евразии воздействие антропогенных факторов в настоящее время оказывается гораздо более значимым, чем популяционных. Причем в юго-восточной Азии уровень антропогенного влияния на зимующих птиц просто катастрофичен.

Для многих российских орнитологов такая «смена приоритетов» сложна по многим, в том числе и чисто психологическим, причинам. Очень долгое время мы старались объяснять все изменения численности пернатых, основываясь, прежде всего, на ситуации в гнездовом ареале, т.е. на территории, доступной для наших исследований. Наблюдаемые здесь изменения структуры биотопов, погодные аномалии и пр., несомненно, оказывают большое влияние на орнитофауну. Но для дальних мигрантов неблагоприятие зимовок в юго-восточной Азии намного весомей. **Судьба многих восточносибирских перелетных птиц решается именно в этом регионе.**

Необходимо скорейшее заключение конвенций о защите перелетных птиц с Китаем и странами Индокитая. Но, судя по неблагоприятию пернатых, зимующих в Индии (с которой такое соглашение имеется), этого недостаточно. Требуется выяснение пролетных путей и конкретных мест зимовок для очень многих перелетных видов. Эта задача разрешима только с применением спутниковых радиопередатчиков. Необходимо выявление еще сохранившихся наиболее важных южноазиатских зимовочных территорий для различных экологических групп пернатых, а также организация мониторинга их состояния. Нужны международные проекты по спасению гибнущих видов и популяций сибирских птиц. Все это возможно лишь при масштабной кооперации с зарубежными коллегами, особенно из Китая, Индии, Таиланда.

Для реализации этого крупного и крайне важного «пласта» орнитологической деятельности необходимо создать при СОПР либо МОО Рабочую группу по проблеме южно-азиатских зимовок.

Литература

- Ананин А.А., 2006. Птицы Баргузинского заповедника.- Улан-Удэ: Изд-во Буряцкого ун-та. - 276 с.
- Андреев А.В., 1997. Мониторинг гусей северной Азии // Видовое разнообразие и состояние популяций околородных птиц Северо-Востока Азии.- Магадан. - С.5-36.
- Богородский Ю.В., 1989. Птицы Южного Предбайкалья. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. – 208 с.
- Болдбаатар Ш., 2006. Проблемы охраны птиц Монголии и в сопредельных странах // Совр. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии, ч.1. - Улан-Удэ: Изд-во Буряцкого ун-та. - С.22-27.
- Васильченко А.А., 1987. Птицы Хамар-Дабана. - Новосибирск: Наука. - 104 с.
- Дурнев Ю.А., 2009. Овсянка-дубровник (*Emberiza aureola*): феномен катастрофического сокращения численности и современное состояние популяций // Совр. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии: Мат-лы IV Междунар. орнитол. конф. - Улан-Удэ: Изд-во Буряцкого ун-та. - С.316-319.
- Дегтярев А.Г., 2003. Новые данные о численности клоткуна в Якутии // Казарка, № 9.- М. - С.271-272.
- Дегтярев А.Г., Гермагенов Н.И., Канг Х., Ли Х., 2008. Зимовки гусеобразных в низовьях реки Кэм (Республика Корея) // Казарка, № 11.- М. - С.173-178.
- Као Лей, Ван Син., Ван Ципань, Бартер М., 2008. Гусеобразные, зимующие в Китае: предварительный анализ // Казарка, № 11, М. - С.161-180.
- Карякин И.В., Николенко Э.Г., Барашкова А.Н., 2006. Крупные пернатые хищники степных котловин Байкальского региона, Россия // Пернатые хищники и их охрана, № 7. - С.21-45.
- Китай: угрозы, риски, вызовы развитию, 2005.- Под редакцией В. Михеева.- М.: Моск. Центр Карнеги. — 647 с.
- Корепов М.В., Бородин О.В., 2010. Мониторинг гнездовых группировок мотильника на ключевых орнитологических территориях «Приволжская лесостепь» и «Бассейн Малой Свияги» в 2010 г., Россия // Пернатые хищники и их охрана, № 20. - С.48-53.
- Малеев В.Г., Попов В.В., 2007. Птицы лесостепей Верхнего Приангарья. – Иркутск: Изд-во «Время странствий». - 300 с.
- Минг М., Пенг Д., Вейдонг Л., Юинг Ч., Баоуэн Х., 2010. Гнездовая биология и статус беркута в Китае // Пернатые хищники и их охрана, № 19. - С.75-87.
- Паевский В.А., 2006. Проблемы изучения механизмов динамики численности птиц: регуляция или популяционное лимитирование? // Орнитол. исследования в Сев. Евразии: Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии.- Ставрополь: Изд-во СГУ. - С.22-23.
- Попов В.В., Малеев В.Г., 2008. Сокращение численности некоторых обычных вдов птиц на территории Верхнего Приангарья // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: Межвуз. сб. науч. тр., вып.5.- Красноярск. - С.216-230.
- Рябцев В.К., 2010. О биологических проблемах орнитологии // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл.- Оренбург: Изд-во Оренбург. гос. пед. ун-та. - С.19-20.

- Рябцев В.В., 1984. Экология и охрана орла-могильника (*Aquila heliaca*) в Предбайкалье // Вестник ЛГУ, № 9, вып.2. - С.20-27.
- Рябцев В.В., 1999. Орел-могильник в Сибири // Королевский орел: Распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника (*Aquila heliaca*) в России: Сб. науч. трудов. Серия: Редкие виды птиц, вып.1.- М: Союз охраны птиц России.- С.54-61.
- Рябцев В.В. 2000а. Краткие результаты учетов хищных птиц Байкальского региона в 1999 году // Русский орнитол. журнал, Экспресс-выпуск 104. - С.18-22.
- Рябцев В.В., 2000б. Орлы Байкала. - Иркутск. - 128 с.
- Рябцев В.В., 2006. Прибайкальская популяция могильника: у последней черты // Орнитол. исследования в Сев. Евразии: Тез. XII Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии.- Ставрополь: Изд-во СГУ. - С.460-461.
- Рябцев В.В., 2006. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* вновь заселяет Байкал? // Русский орнитол. журнал, т.15, № 331.- С.900-902.
- Савченко А.П., 2009. Об особенностях направленности миграций птиц на территории Центральной Сибири // Совр. пробл. орнитологии Сибири и Центр. Азии: Мат-лы IV Междунар. орнитол. конф. (17-20 сентября 2009 г.).- Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ун-та.- С.25-29.
- Савченко А.П., 2010. Место и роль орнитологических исследований в профилактике гриппа А на примере Центральной Сибири // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл.- Оренбург: Изд-во Оренбург. гос. пед. ун-та. - С.20-22.
- Соколов А.А., Диксон Э., Соколов В.А., 2010. Сокол-сапсан (*Falco peregrinus calidus*) на юго-западном Ямале: результаты спутникового слежения // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл.- Оренбург: Изд-во Оренбург. гос. пед. ун-та. - С.291-292.
- Сырочковский Е.Е., Лапша Е.Г., 2010. Кулик-лопатень на грани вымирания: некоторые итоги десяти лет исследований // Орнитология в Сев. Евразии: Мат-лы XIII Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии: Тез. докл.- Оренбург: Изд-во Оренбург. гос. пед. ун-та. - С.299-300.
- Торопов К.В., Граждан К.В., 2010. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. - Новосибирск: Наука-Центр. - 394 с.
- Фефелов И.В., Тупицын И.И., Подковыров В.А., Журавлев В.Е., 2001. Птицы дельты Селенги. - Иркутск: Вост.-Сиб. издательская компания. - 320 с.
- Harris J., 1991. A necklace for the Yangtze // ICF Bugle, 17, № 2. - P.1.
- Ryabtsev V.V., 2009. Peregrine Falcon in the Baikal region, Russia // Peregrine Falcon populations – status and perspectives in the 21 century, Poznań University of Life Sciences Press, Warsaw-Poznań - P.395-414.
- Ryabtsev V.V., Katzner T.E. Severe declines of Eastern Imperial Eagle *Aquila heliaca* populations in the Baikal region, Russia: a modern and historical perspective. - Bird Conservation International (2007) 17, P.197–209.
- Ueta M., Ryabtsev V.V. Migration routes of four juvenile Imperial Eagles *Aquila heliaca* from the Baikal region of eastern Russia // Bird Conservation International (2001), 11. - P.93-99.

РЕЗОЛЮЦИЯ XIII МЕЖДУНАРОДНОЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ (г. Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.)

XIII Международная орнитологическая конференция Северной Евразии состоялась с 30 апреля по 6 мая 2010 г. в г. Оренбурге на базе Оренбургского государственного педагогического университета. Организаторы Конференции — Оренбургский государственный педагогический университет, Мензбирское орнитологическое общество, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Зоологический музей МГУ, Союз охраны птиц России, Министерство образования Оренбургской области, Министерство природных ресурсов, экологии и имущественных отношений Оренбургской области. К открытию Конференции опубликованы тезисы докладов «Орнитология в Северной Евразии» объемом 42,25 печ. л. (360 стр.).

В Конференции приняли участие 245 орнитологов из 114 вузов и других учреждений России, Казахстана, Украины, Латвии, Эстонии, Узбекистана, Туркменистана, Великобритании и Польши.

На 4 пленарных сессиях и 22 симпозиумах было заслушано более 120 докладов. Проведены дискуссии на 9 круглых столах и две постерные сессии (32 сообщения). В дни работы Конференции проведен Съезд Мензбирского орнитологического общества, рабочие встречи коллективов, занимающихся подготовкой томов в серии «Птицы России и сопредельных регионов», фотоконкурс и фотовыставка. 5–6 мая участники Конференции познакомились с природой Оренбуржья на трех полевых экскурсиях. Работу Конференции впервые освещал Пресс-центр университета, выпускавший ежедневные стенгазету «Эндемик» и видеоматериалы, о Конференции прошли материалы по телеканалу "Россия 1" (Оренбург) и по "Радио России".

Конференция подвела итоги орнитологических исследований в Северной Евразии за период после Ставропольской конференции (2006 г.) по широкому кругу вопросов изучения (фаунистика, систематика, морфология, экология, поведение птиц, оология, новые методы исследований, городская орнитология, палеоорнитология и др.) и ох-

раны птиц. Конференция показала, что орнитология продолжает развиваться, но условия для её развития, в первую очередь финансовые, оставляют желать лучшего, в частности, в использовании новейших технических средств и в финансировании полевых исследований. Отмечена высокая активность орнитологов по изданию различного рода журналов, монографий и других печатных работ, развитию международной кооперации в исследованиях, в том числе с использованием новейших технических разработок (телеметрия и др.), вовлечению молодежи в научные исследования.

Для современного этапа развития орнитологии в Северной Евразии характерно продолжение фундаментальных и прикладных исследований, активная деятельность по охране птиц, а также вовлечение в орнитологические исследования любителей птиц.

Конференция постановляет:

Констатируя успехи научных исследований и активизацию работ по приоритетным темам современной орнитологии, поддержать их дальнейшее развитие, уделяя особое внимание фундаментальным научным дисциплинам, а также участию орнитологов в междисциплинарных исследованиях и в решении практических природоохранных задач.

Активизировать работы по изданию томов в серии «Птицы России и сопредельных регионов», региональных сводок, атласов, определителей и монографий по фауне птиц городов.

Поддержать проведение региональных и проблемных конференций и совещаний.

Поддержать деятельность рабочих групп по изучению различных экологических и систематических групп птиц, а также Фаунистической комиссии, действующей в России, и приветствовать создание региональных фаунистических комиссий.

Продолжать работу по орнитологическому образованию: развивать и поддерживать методическую базу работы учителей и работников дополнительного образования путем распространения методических публикаций и электронных материалов, считать недопустимым происходящее сокращение финансирования дополнительного образования. Всемерно поддерживать работу по охране птиц с использованием научных разработок, считать положительной практикой вовлечения населения, любителей птиц в практическую деятельность по сохранению и изучению птиц в заповедниках, национальных и региональных природных парках и других ООПТ. Конференция призывает орнитологов активнее участвовать в организации и проведении просветительской

работы среди населения, в том числе в области охраны, изучения и мониторинга птиц, шире вовлекать любителей птиц в сбор первичного научного материала. Способствовать активному взаимодействию между природоохранными организациями России, стран СНГ и Северной Евразии.

Признать необходимость более глубокого взаимодействия между государственными и общественными структурами охотничьего хозяйства России с орнитологами и орнитологическими организациями в вопросах изучения, устойчивого использования ресурсов, экологического просвещения и сохранения птиц. Обратиться к Минприроде России и руководителям субъектов Федерации с просьбой учесть острую необходимость увеличения численности инспекторского состава на местах при формировании новых структур государственного охотничьего контроля и надзора, для ограничения развивающегося масштабного браконьерства во многих регионах России. Учёные также осознают степень ответственности, которая лежит на них в вопросе просвещения охотников, как основных пользователей данного природного ресурса, по вопросам видового состава, распространении и биологии птиц.

Активизировать сотрудничество с международными и зарубежными организациями, в том числе в целях мониторинга популяций птиц, охраны мигрирующих и зимующих птиц, дальнейшего расширения высокоинформативных методов исследования птиц с помощью спутниковой телеметрии и других приёмов дистанционного слежения.

Шире использовать щадящие методы толерантной орнитологии для минимизации исследовательского пресса, прежде всего, при изучении редких и уязвимых видов птиц.

Выразить глубокую благодарность Ректору Оренбургского государственного педагогического университета профессору В.С. Болодурину, проректору ОГПУ по НИР А.Г. Ивановой, заведующему кафедрой зоологии, экологии и анатомии А.В. Давыгоре, всему коллективу университета, обеспечившим прекрасное проведение Конференции.

Выразить признательность Министерству образования и Министерству природных ресурсов, экологии и имущественных отношений Оренбургской области, а также Российскому фонду фундаментальных исследований за финансовую и организационную поддержку конференции.

Принять предложение о проведении в 2015 г. очередной XIV Международной орнитологической конференции Северной Евразии в г. Пензе.

* * *

В качестве Приложения к Резолюции Конференция одобрила также несколько конкретных предложений природоохранной направленности.

Учитывая, что планируемый подъём уровня Чебоксарского водохранилища до 68-й отметки приведёт к катастрофическим экологическим и социальным последствиям для Республики Марий Эл и Нижегородской области, к деградации по крайней мере 5 ключевых орнитологических территорий России, имеющих международное значение, в том числе единственного в Приволжском федеральном округе Рамсарского водно-болотного угодья, Конференция ходатайствует перед Президентом Российской Федерации Д.А. Медведевым не допустить подъёма уровня Чебоксарского водохранилища, которое приведёт к серьёзным экологическим и социальным разрушениям и сорвет выполнение международных обязательств Российской Федерации по Рамсарской конвенции о водно-болотных угодьях.

Обратить внимание Федерального агентства по рыболовству Российской Федерации на недопустимость массовой гибели морских птиц, в том числе занесённых в Красную книгу Российской Федерации, в орудиях лова на японском и российском дрейферном промысле лососей в дальневосточном рыбохозяйственном бассейне и на ярусном промысле донных рыб в морях Российской Федерации.

Рекомендовать Росрыболовству:

- возобновить научно-обоснованный мониторинг прилова морских птиц на дрейферном промысле лососей в Исключительной экономической зоне Российской Федерации;

- внедрять в практику деятельности пользователей водных биоресурсов существующие приспособления и методы сокращения прилова птиц, для сохранения их популяций и морских экосистем в целом.

Конференция обращается к Минприроды Российской Федерации с протестом против введения на территории России новых сроков весенней охоты продолжительностью в 16 дней с возможностью регионов самостоятельно открывать её в разных частях региона в разные сроки, в результате чего общая продолжительность охоты в регионе может составлять до 30 дней. Конференция указывает на несбалансированное, широкомасштабное и в целом весьма продолжительное использование водоплавающих птиц в качестве объекта охоты в охотгодьях стран Северной Евразии, на территории которых проходят все этапы жизненного цикла этих птиц.

Для распространения положительного опыта защиты птиц от массовой гибели на линиях электропередач, успешно внедрённого в ряде областей:

- провести на территории Оренбургской области ревизию эффективных защитных устройств участков ЛЭП,

- просить Министерство природных ресурсов, экологии и имущественных отношений Оренбургской области привести в соответствие с действующим законодательством Российской Федерации оснащение птицевозащитными устройствами утверждённого к использованию образца имеющихся в области и проектируемых ЛЭП Вл 1–6 кВ.

В связи с глубокой озабоченностью массовым истреблением мигрирующих сибирских и дальневосточных птиц на зимовках в Юго-Восточной Азии и антропогенным преобразованием важных для зимующих птиц территорий считаем необходимым интенсифицировать контакты с орнитологическими и общественными природоохранными организациями Китая, Таиланда и других азиатских стран, предпринять усилия по заключению двухсторонних конвенций по охране перелетных птиц с Вьетнамом, Таиландом, Бирмой, Индонезией.

Конференция подтверждает важнейшее значение заповедников и национальных парков для сохранения редких и исчезающих видов птиц, для проведения научных исследований, направленных на разработку научных основ сохранения природы России, для осуществления непрерывного мониторинга состояния биологического разнообразия в Российской Федерации.

Конференция рекомендует продолжать и всемерно поддерживать долговременные ряды наблюдений на ООПТ, проводить анализ этих наблюдений, использовать возможности долговременных исследований на ООПТ для мониторинга и изучения глобальных явлений, в том числе климатических изменений и их последствий.

Конференция считает необходимым оказание государственной поддержки развитию мониторинга биоразнообразия на базе заповедников и нацпарков России, а также включение данных мониторинга в государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды в Российской Федерации. Конференция считает недопустимым осуществление экологического туризма на территории государственных природных заповедников.

Конференция обращается к Институту проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова РАН с просьбой начать подготовку каталога редких птиц Красной книги России на основе критериев МСОП.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СОВЕТ Мензбирова орнитологического общества

избранный на IV Съезде
Мензбирова орнитологического общества
в г. Оренбурге 4 мая 2010 г.

Президент:

Анатолий Федорович Ковшарь, ibisbilkovshar@mail.ru

Вице-президенты:

Белик Виктор Павлович, vpbelik@mail.ru

Джамирзоев Гаджибек Сефибекович, dzhamir@mail.ru

Калякин Михаил Владимирович, kalyakin@zmmu.msu.ru; kalyakin@rambler.ru

Почетный Президент:

Курочкин Евгений Николаевич, enkur@paleo.ru

Члены Центрального Совета:

Бакка Сергей Витальевич, sopr@dront.ru

Галушин Владимир Михайлович, v-galushin@yandex.ru

Зубакин Виктор Анатольевич, vzubakin@yandex.ru

Краснов Юрий Владимирович, kharlov51@mail.ru

Лебедева Наталья Викторовна, lebedeva@mmbi.krinc.ru

Митяй Иван Сергеевич, oomit@mail.ru

Москвитин Сергей Степанович, evil_breakfast@sibmail.com

Нумеров Александр Дмитриевич, oriolus@vmail.ru

Паевский Владимир Александрович, payevsky@zin.ru

Рябицев Вадим Константинович, riabits@etel.ru

Соколов Леонид Викторович, leonid-sokolov@mail.ru

Томкович Павел Станиславович, pst@zmmu.msu.ru

Шергалин Евгений Эдуардович, zoolit@hotmail.com, zoolit@mail.ru

Ученый секретарь:

Белоусова Анна Вадимовна, menzbier-birds@mail.ru

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЙ КОМИТЕТ

Северной Евразии,

избранный на XIII Международной
орнитологической конференции

Северной Евразии в г. Оренбурге 4 мая 2010 г.

Артюхин Юрий Борисович, Россия, artukhin@mail.kamchatka.ru
Белик Виктор Павлович, Россия, vpbelik@mail.ru
Ветров Виталий Владимирович, Украина, vetrov.vit@gmail.com
Виксне Янис Арвидович, Латвия, ornlab@latnet.lv
Галушин Владимир Михайлович, Россия, v-galushin@yandex.ru
Гричик Василий Витальевич, Белоруссия, grishik@mail.ru
Давыгора Анатолий Васильевич, Россия, davygora@esoo.ru
Джамирзоев Гаджибек Сефибекович, Россия, dzhamir@mail.ru
Доржиев Цыдыпжаб Заятуевич, Россия, tsydypdor@mail.ru
Зубакин Виктор Анатольевич, Россия, vzubakin@yandex.ru
Ковшарь Анатолий Федорович, Казахстан, ibisbilkovshar@mail.ru
Курочкин Евгений Николаевич, Россия, enkur@paleo.ru
Митропольский Олег Вильевич, Узбекистан, olmit@list.ru
Митяй Иван Сергеевич, Украина, oomit@mail.ru
Мянд Райво, Эстония, raivo.mand@ut.ee
Нанкинов Дмитрий Николов, Болгария, nankinov@yahoo.co.uk
Носков Георгий Александрович, Россия, G.Noskov@GN15216.spb.edu;
g.noskov@mail.ru
Рахимов Ильгизар Ильясович, Россия, rakhim56@mail.ru
Рустамов Эльдар Анверович, Турменистан, elldaru@mail.ru
Рябицев Вадим Константинович, Россия, riabits@etel.ru
Торопова Валентина Исмаиловна, Кыргызстан, suzak1943@mail.ru
Фролов Вячеслав Владимирович, Россия, s_lynx2004@mail.ru
Шергалин Евгений Эдуардович, Эстония, zoolit@hotmail.com

Научное издание

**Труды Мензбировского
орнитологического общества
Том 1**

Материалы XIII Международной
орнитологической конференции Северной Евразии
(Оренбург, 30 апреля – 6 мая 2010 г.)

Макетирование: В.П. Белик

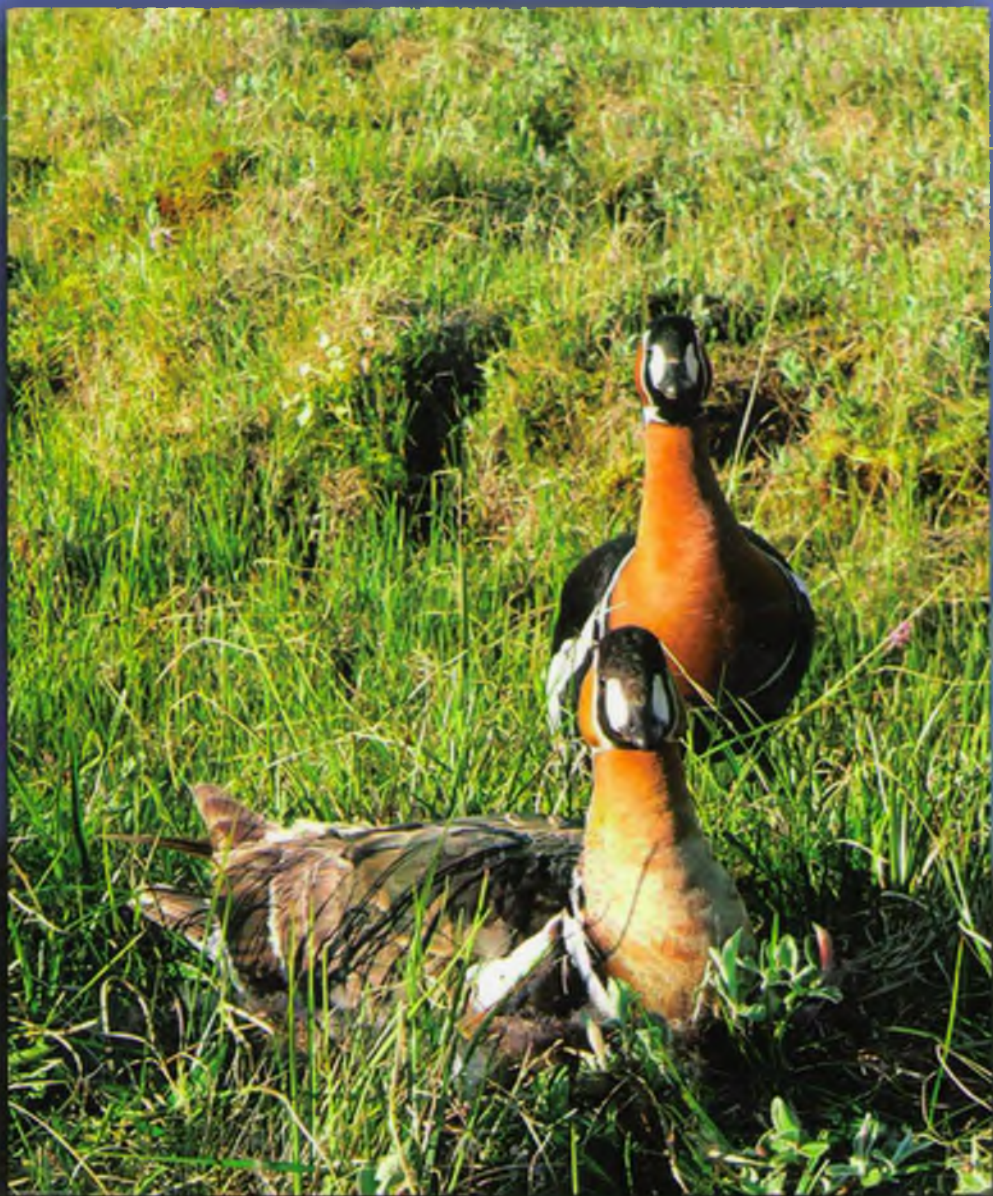
Авторы фотографий на обложке:
С.Б. Розенфельд и М.Ю. Соловьев

Подписано в печать 10.02.2012г.

Формат 60х84_{1/16}. Печать ризографная. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Усл. п. л. 22,2. Уч.-изд. л. 20,7. Тираж 300 экз.



Отпечатано в типографии АЛЕФ, ИП Овчинников М.А.
Тел.: +7-903-477-55-64, +7-988-2000-164



ISBN 978-5-4242-0033-5



9 785424 200335

