

ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2006

XV



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
330
EXPRESS-ISSUE

2006 № 330

СОДЕРЖАНИЕ

- 843-846 О миграциях грачей *Corvus frugilegus* в Южном Приморье. В.А.НЕЧАЕВ, Г.А.ГОРЧАКОВ
- 846-848 О гнездовании овсянки Годлевского *Emberiza godlewskii* в южной части Приморского хребта. Ю.И.МЕЛЬНИКОВ
- 848-850 Миграции чернозобых гагар *Gavia arctica* над озером Ильмень осенью 2002 года. В.А.БУЗУН, А.В.КОНДРАТЬЕВ
- 851-867 Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля. А.М.ГИЛЯРОВ
- 868-869 Численность и биотопическое распределение лугового *Saxicola rubetra* и черноголового *S. torquata* чеканов на северо-востоке Украины. М.В.БАНИК, Ю.И.ВЕРГЕЛЕС
- 870-871 О весенних миграциях утиных в лесостепи Сумской области. Н.П.КНЫШ, А.Ф.АРХИПЕНКО
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X V
E x p r e s s - i s s u e

2006 № 330

CONTENTS

- 843-846 On migrations of the rook *Corvus frugilegus* in Southern Primorie. V.A.NECHAIEV, G.A.GORCHAKOV
- 846-848 On nesting of the Godlewski's rock bunting *Emberiza godlewskii* in the southern part of Primorsky range. Yu.I.MEL'NIKOV
- 848-850 The black-throated diver *Gavia arctica* passage over Ilmen Lake in autumn of 2002. V.A.BUZUN, A.V.KONDRATIEV
- 851-867 125 years of Ernst Haeckel's ecology. A.M.GHILAROV
- 868-869 Numbers and distribution of the whinchat *Saxicola rubetra* and stonechat *S. torquata* in north-western Ukraine. M.V.BANIK, Yu.I.VERGELES
- 870-871 On spring passage of Anseriformes through a forest-steppe of the Sumy Region. N.P.KNYSH, A.F.ARKHIPENKO
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

О миграциях грачей *Corvus frugilegus* в Южном Приморье

В.А.Нечаев, Г.А.Горчаков

Лаборатория орнитологии Биолого-почвенного института ДВО РАН,
проспект 100 лет Владивостоку, д. 159, Владивосток, 690022; Союз охраны птиц России

Поступила в редакцию 27 сентября 2006

В настоящее время восточноазиатский грач *Corvus frugilegus pastinator* Gould, 1845 – многочисленная гнездящаяся птица в западных районах Приморского края на Приханкайской низменности; не представляет редкости и севернее – по долине реки Уссури; эпизодически зимует (Тарасов, Глущенко 1995). Многочислен грач и в периоды сезонных миграций как в западных, так и в южных районах края. В частности, он обычен, а в отдельные годы многочислен на побережье залива Петра Великого на юге Хасанского района (Nazarov *et al.*, 2001). Основные места зимовок грачей – Северо-Восточный и Восточный Китай и южные районы полуострова Корея; птицы обычны зимой на Средних и Южных Японских островах. Залёты стай грачей зарегистрированы в период весенних миграций, в третьей декаде марта 2002, на Кунашир, Южные Курильские острова (Ушакова 2002) и в конце марта-апреле 2001-2004 гг. – на Южный Сахалин (Зыков 2002; Зыков, Здориков 2004).

Исследования авторов проводились с 1961 по 2005 г. в прибрежных районах Южного Приморья, главным образом на побережье Амурского залива (зал. Петра Великого), в долине нижнего и среднего течения реки Раздольная и других местах.

Весной на территории Приморского края грачи мигрируют широким фронтом из Китая и относительно узким потоком с полуострова Корея. Второй пролётный путь проходит приморской равниной вдоль побережья залива Петра Великого (Японское море) до вершины Амурского залива, а затем долиной реки Раздольной до Приханкайской низменности и далее на север. Наши многолетние наблюдения за миграциями этих птиц в Южном Приморье показали, что прибрежное направление пролёта сформировалось только в 1980-х годах, когда отмечалось заметное увеличение численности грачей в Приморье и Приамурье. Об этом свидетельствуют следующие литературные данные. Известно, что во второй половине XIX века грачи были редкими птицами Уссурийского края; гнездование отмечалось в районе озера Ханка (Пржевальский 1870; Taczanowski 1890–1893). В сборах братьев F. и G. Dörries (Bolay 1881), коллектировавших птиц в долине среднего

течения Раздольной у ст. Барановский, главным образом в марте-апреле 1879 и сентябре-октябре 1880, грачи отсутствовали; в сборах М.И.Янковского был представлен самец, добытый 22 марта 1883 в районе р. Нарва (= Сидими) (коллекция ЗИН; Назаренко 1971).

Грачи были редкими и в первой половине XX века. В 1945-1949 годах К.А.Воробьёв (1954) не встречал их в Уссурийском крае, однако приводит коллекционный экземпляр птицы, добытой 17 марта 1936 (без указания места сбора). Л.О.Белопольский (1950) наблюдал одиночных грачей в апреле 1944 и 1945 на полях в долине реки Соколовка (= Сяухе) вблизи границы Лазовского заповедника. Не указывает этих птиц и М.А.Омелько (1956), проводивший орнитологические наблюдения на полуострове Де-Фриза (побережье Амурского залива) с 1949 по 1953 г. Не наблюдал грачей и Ю.Н.Назаров (2004) во Владивостоке и его окрестностях в 1960-1990-х годах. Не были встречены они и авторами данной статьи в 1960-1970-х годах на побережье Амурского залива и в долине Раздольной.

На Приханкайской низменности увеличение численности гнездящихся грачей началось в 1960-х годах, и уже в 1980-х отмечался заметный подъём численности и расширение района гнездования этих птиц в Приморском крае (Тарасов, Глуценко 1995) и Амурской области на Зейско-Буреинской равнине (Дугинцов 1990). Возросла их численность и в периоды сезонных миграций.

В районе наших исследований грачи на весеннем пролёте стали регистрироваться в 1980-х годах. Впервые редкие стаи из 30-40 особей наблюдались в долине Раздольной в 1984 г. В 1988-1991 гг. за 3 ч было учтено до 12 стай; общая численность пролетающих птиц составила не менее 1 тыс. особей ежегодно. Грачи были многочисленными в 1990-х и в 2000-2005 годах. Так, 20 марта 1993 в стаях насчитывалось от 30 до 200 птиц; а всего за 5 ч в 7 стаях – от 600 до 650 особей, а 23 марта 2002 за 3 ч над нами пролетело не менее 2 тыс. птиц.

На юге Приморья весенняя миграция грачей начинается в первых числах марта, массовый пролёт в третьей декаде марта, завершается миграция в первой декаде апреля. Птицы летят плотными стаями чаще овальной формы из 30-100 особей или разреженными вытянутыми скоплениями, в которых одна птица от другой находится на расстоянии 10-30 м. Направление пролёта – северное. Высота над землёй – обычно 30-50 м. Над возвышенностями, поросшими лесом, грачи поднимаются до 200-300 м, а над автомобильными дорогами и сельскохозяйственными угодьями летят низко, на высоте 20-30 м. При благоприятной (ясной, безветренной) погоде пролёт начинается утром (в 9–10 ч) и продолжается до 17-18 ч. В пасмурные и холодные дни при низком тумане и кратковременных осадках слабо выраженный пролёт проходит в середине дня. Во время отдыха и кормёжек гра-

чи держатся на полях и лугах, предпочитая участки без снега и с выгоревшей травой во время осенних пожаров (палов), а также вдоль дорог и у животноводческих ферм. Залетают в населённые пункты, в частности, 11 марта 2006 стая из 4 птиц была встречена во Владивостоке (район Вторая Речка) на берегу Амурского залива.

Осенняя миграция грачей наблюдается во второй половине сентября – первой половине ноября. Пролёт растянут и проходит незаметно. Чаще всего стаи численностью от 10 до 100 особей держатся на полях и вблизи животноводческих ферм. На побережье бухты Нарва (= Сидими) стая из 50–70 особей встречена 6 сентября 1975 (Глущенко, Шибнев 1984). Стаи из 30-50 птиц наблюдались нами в октябре 1993 г. на полях в долинах рек Раздольная и Шмидтовка. На приморской равнине в 1 км от устья Шмидтовки стая из 30-40 грачей держалась на кукурузном поле с 5 ноября по 17 декабря 1994; птицы исчезли после большого снегопада.

Грачи – всеядные птицы. В желудке взрослого самца (от 28 марта 2002, устье р. Раздольная) обнаружено 10 семян хмелевидки *Himilapsis scandens* и песчинки, а у молодого самца (от 23 октября 1993) – около 30 гусениц совки Noctuidae, пупарии мух (Diptera) и остатки хитинового покрова насекомых.

Литература

- Белопольский Л.О. 1950. Птицы Судзухинского заповедника (воробьиные и ракеобразные) // *Памяти академика П.П. Сушкина*. М.; Л.: 359-406.
- Воробьев К.А. 1954. *Птицы Уссурийского края*. М.: 1-360.
- Глущенко Ю.Н., Шибнев Ю.Б. 1984. К орнитофауне заповедника «Кедровая Падь» и сопредельных территорий // *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 44-48.
- Дугинцов В.А. 1990. Материалы по экологии грача *Corvus frugilegus pastinator* Gould на Зейско-Буреинской равнине // *Экология и распространение птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 36-41.
- Зыков В.Б. 2002. Залёт грачей на Сахалин // *Вестн. Сахалин. музея* **9**: 371.
- Зыков В.Б., Здориков А.И. 2005. Об изменении статуса грача (*Corvus frugilegus*) в Сахалинской области // *Вестн. Сахалин. музея* **12**: 361-362.
- Назаренко А.А. 1971. Краткий обзор птиц заповедника «Кедровая Падь» // *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 12-51.
- Назаров Ю.Н. 2004. *Птицы города Владивостока и его окрестностей*. Владивосток: 1-276.
- Омелько М.А. 1956. О перелётах птиц на полуострове Де-Фриза // *Тр. ДВФ АН СССР*. Сер. зоол. **3** (4): 337-357.
- Пржевальский Н.М. 1870. *Путешествие в Уссурийском крае в 1867–1869 гг.* СПб.: 1-298.
- Тарасов А.А., Глущенко Ю.Н. 1995. Врановые Приханкайской низменности // *Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка*. Спасск-Дальний: 57-68.

- Ушакова М.В. 2002. Новые виды врановых на Южных Курилах // *Экология врановых птиц в антропогенном ландшафте*. Саранск: 126 [Ушакова М.В. 2004. Новые виды врановых на Южных Курилах // *Рус. орнитол. журн.* **13** (257): 323].
- Bolay H. 1881. Ueber Vögel aus dem Suifun — Gebiet, desammelt von Friedrich und Henry Dörries // *J. Ornithol.* **1** (153): 51-65.
- Nazarov Y.N., Shibaev Y.V., Litvinenko N.M. 2001. Birds of the Far East State Marine Reserve (South Primorye) // *The Status of Environment and biota of the Southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River Mouth*. Vladivostok, **3**: 163-199.
- Taczanowski L. 1890-1893. Faune ornithologique de la Siberie Orientale // *Memoirs de L'Academie des Sciences de St.-Peterburg*. Sér. 7. **39**: 1-1278.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2006, Том 15, Экспресс-выпуск **330**: 846-848

О гнездовании овсянки Годлевского *Emberiza godlewskii* в южной части Приморского хребта

Ю.И.Мельников

Государственный природный заповедник «Байкало-Ленский»,
ул. Байкальская, д. 291Б, Иркутск, 664050, Россия

Поступила в редакцию 18 октября 2006

Овсянка Годлевского *Emberiza godlewskii* (Taczanowski, 1874) – регионально редкий вид южного Предбайкалья (Дурнев 1993; Дурнев и др. 1996; Базаров и др. 2001) и включена в список птиц, рекомендованных для занесения в Красную книгу Иркутской области. Гнездование этой овсянки установлено от истока Ангары до посёлка Култук, на обращённых к Байкалу остепнённых склонах Приморского хребта (Дурнев и др. 1996).

Последние находки вида указывают на его более широкое распространение, чем это считалось ранее. Овсянка Годлевского найдена на гнездовье в верховьях Лены в нижнем течении р. Малый Анай, а также в районе ключа Красноталка (Байкало-Ленский заповедник) (Оловянникова 2003). Известно её гнездование во многих районах Западного Забайкалья (Доржиев, Юмов 1991). Обитает она и в долине реки Темник на южном макросклоне хребта Хамар-Дабан (Васильченко 1987). Наиболее полные данные по характеристике местообитаний и экологии вида собраны на территории Западного Забайкалья (Доржиев, Юмов 1991).

Южная часть Приморского хребта обследована нами 30 июня 2006 (в районе дер. Старая Ангасолка). В данном районе обитает оседлая

группировка *E. godlewskii* (Дурнев и др. 1996). Овсянки постоянно встречаются здесь летом и зимой. Биотопы овсянки Годлевского – открытые ксерофитные склоны южных экспозиций с выходами отдельных камней и скал – на данном участке Прибайкальского Национального парка сильно деградируют в результате весенних палов и выпаса скота (особенно коз), что ставит под сомнение возможность дальнейшего существования здесь этого вида (Дурнев и др. 1996).

За прошедшее десятилетие антропогенная нагрузка в этом районе Кругобайкальской железной дороги заметно выросла. Следы пребывания человека в естественных местообитаниях вида встречаются постоянно. Нередки палы, а также чрезмерный выпас скота (вблизи деревни). Тем не менее, в июне 2006 мы обнаружили на этом участке 3 беспокоящихся пары *E. godlewskii*, занимающие участок около выхода на поверхность довольно крупного каменистого массива. Сильное беспокойство птиц, постоянно перелетающих с места на место с кормом в клюве, указывало на выкармливание птенцов.

Овсянки гнездились вдоль склона очень крутого каменистого обрыва, в нижней его части, на расстоянии 70-100 м друг от друга. На всём остальном протяжении маршрута (около 7 км) они не встречены. Гнездование небольшими группами на расстоянии от 50 до 100 м для этого вида характерно и в Западном Забайкалье. Для нашего региона это является нормой, поскольку одиночно-семейного обитания этого вида в Восточной Сибири до сих пор не установлено (Доржиев, Юмов 1991).

Общая плотность гнездования *E. godlewskii* на обследованном участке составила 4.3 ос./км², что соответствует предыдущим сведениям по этому району Байкала – от 3.5 до 6.0 ос./км² (Дурнев и др. 1996). Очевидно, за прошедшее десятилетие видимых изменений в плотности населения птиц не произошло, несмотря на значительное усиление антропогенного пресса, преимущественно за счёт туризма. Однако для надёжного сохранения вида, несомненно, необходимо ограничение туристической нагрузки на природные местообитания этой части Прибайкальского национального парка.

Литература

- Базаров П.С., Бендер М.В., Матвеев А.Н., Мельников Ю.И., Овчинников И.П. 2001. *Кадастр редких и исчезающих животных Иркутского района*. Иркутск: 1-142.
- Васильченко А.А. 1987. *Птицы Хамар-Дабана*. Новосибирск: 1-103.
- Доржиев Ц.З., Юмов Б.О. 1991. К экологии овсянки Годлевского в Западном Забайкалье // *Орнитология* 25: 191-192.
- Дурнев Ю.А. 1993. Овсянка Годлевского *Emberiza godlewskii* Taczanowski, 1874 // *Редкие животные Иркутской области (наземные позвоночные)*. Иркутск: 84-86.

- Дурнев Ю.А., Мельников Ю.И., Бояркин И.В., Книжин И.Б., Матвеев А.Н., Медведев Д.Г., Рябцев В.В., Самусенок В.П., Сониная М.В. 1996. *Редкие и малоизученные позвоночные животные Предбайкалья: распространение, экология, охрана*. Иркутск: 1-288.
- Оловяннаякова Н.М. 2003. О гнездовании овсянки Годлевского *Emberiza godlewskii* и желтобровой овсянки *E. chrysophrys* в верховьях Лены // *Рус. орнитол. журн.* 12 (245): 1363.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2006, Том 15, Экспресс-выпуск 330: 848-850

Миграции чернозобых гагар *Gavia arctica* над озером Ильмень осенью 2002 года

В.А.Бузун, А.В.Кондратьев

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

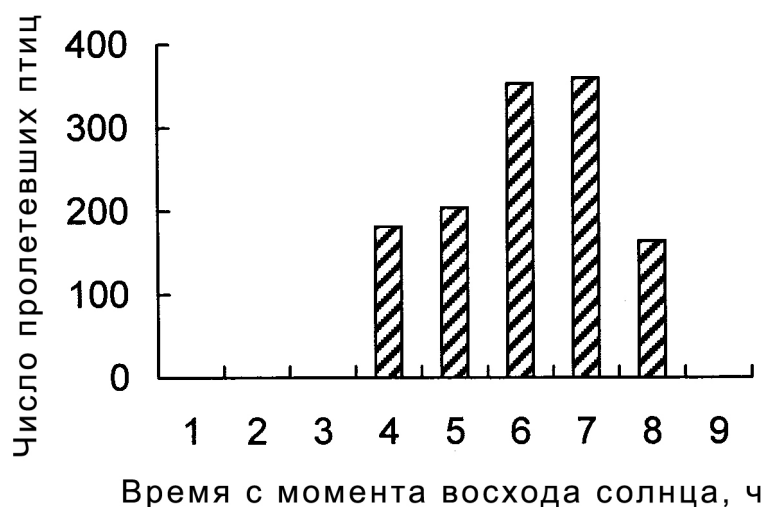
Поступила в редакцию 19 апреля 2005

На основании рассмотрения характера пространственного распределения чернозобых гагар *Gavia arctica*, мигрирующих осенью над южным берегом Финского залива и над Чудским озером (Бузун 2006, с. 755), предполагается, что «через внутренние материковые территории Северо-Западной России гагары, вероятно, не мигрируют». Как часто бывает при масштабном анализе всякого неполного и бедного фактическими сведениями материала, естественноисторические реалии преподносят сюрпризы, лежащие иной раз за пределами логики профессионалов.

С 1 по 13 октября 2002 мы вели целодневные наблюдения за миграцией водных и околоводных птиц на южном берегу озера Ильмень, в авандельте реки Ловать (мыс Каменный, Рубельский залив), в пределах 10-км полосы. Начало осени отличалось тёплой и относительно сухой погодой, так что первые представители арктических мигрантов (разные виды лебедей и гусей) появились над озером только 27 сентября (сведения егеря В.Н.Зюрина). Наиболее интенсивный пролёт гусей отмечен 1-2 октября. На протяжении первой декады октября сформировались стоянки *Sygnus sygnus* и *S. bewickii* (детали см.: Кондратьев, Бузун 2003). В дни перелёта гагар стояла ясная и почти безветренная (по крайней мере, в приземной страте) погода.

Перелёт чернозобых гагар был замечателен тем, что в массе своей продолжался всего один день – 7 октября, и только 3 стаи пролетели

5 и 12 октября. Пролёт разворачивался в течение дня так, как показано на рисунке. Стаи гагар численностью от 12 до 130 птиц (в среднем 74.2 ± 39.9 S.D., $n = 17$) появлялись с севера в построении по фронту до 300-400 м шириной (при величине стаи свыше 100 особей, 45% от всех стай). В день основной миграции, 7 октября 2002, за 2 ч 40 мин пролетело 1050 птиц в 14 стаях. Всего же мы наблюдали 1260 птиц за 3 дня. Все пролетевшие гагары были чернозобыми, причём у части птиц (1-3%) сохранялась брачная окраска оперения горла. Краснозобые гагары *G. stellata* нами не отмечены, но нельзя исключить, что они были представлены единично в крупных стаях *G. arctica*.



Гистограмма дневного хода миграции чернозобых гагар *Gavia arctica* 5, 7 и 12 октября 2002.

Рассмотрение высот пролёта и поведения птиц в стаях свидетельствует о транзитном характере миграции основной массы гагар над Ильменем. Пролёт шёл на высотах от 10 (только над водой) до 700 м (в среднем 282 ± 186.1 S.D., $n = 17$, глазомерная оценка), на скорости более высокой, чем над морем. После пересечения береговой линии практически все стаи (кроме одной) продолжали движение в южном и юго-западном направлениях. Стаи, летевшие низко над водой, после приближения к берегу перегруппировывались из развёртки по фронту в более скученную и, прежде чем продолжить полёт над сушей, совершали круги с набором высоты.

На основании временной компактности движения птиц и пролёта крупными стаями можно допустить, что над озером Ильмень мигрирует группировка гагар, одновременно стартующая из какого-либо района совместного гнездования или с какой-то общей промежуточной стоянки. Считая гагар дневными мигрантами и беря скорость их миграционного полёта в 70-80 км/ч (Йыги 1960), логично предположить, что достигая Ильменя 7 октября через 4 ч после восхода солнца масса

птиц стартовала в 300-400 км от точки наблюдений. В данной полосе лежат такие крупные водоёмы, как Ладожское (северная часть) и Онежское озёра. Однако на сегодняшний день на указанных местах крупные осенние стоянки мигрирующих гагар нам не известны. До установления их существования подобные расчёты будут оставаться чисто теоретическими.

Таким образом, подтверждается значение Волховского миграционного пути (от Ладоги по реке Волхов, через озеро Ильмень и Полисто-Ловатскую болотно-речную систему, вероятно, к Днепру и Чёрному морю или же через Прибалтику к юго-западному берегу Балтийского моря, и в обратном направлении весной) для сезонных перемещений некоторых арктических птиц (см.: Bakkal *et al.* 2001). Для гагар этот миграционный коридор оказался незамеченным, так как их пролёт длится осенью очень короткое время – всегда 1-3 дня (по сообщению В.Н.Зюрина), тогда как весной они на Ильмене не отмечены вовсе (Bakkal *et al.* 2001). Возможно, в случае миграции по Волхову мы имеем дело с наиболее ранним миграционным поворотом гагар на юг от генеральной линии осеннего движения по маршруту Белое море – Балтийское море (общее описание пролёта см.: Кищинский 1978; Флинт 1982).

Литература

- Бузун В.А. 2006. Осенний пролёт птиц над центральной частью Финского залива (остров Большой Тютерс) в 1996 году и особенности миграций над открытым морем. Миграции гагар *Gavia* spp. и морянок *Clangula hyemalis* широким фронтом // *Рус. орнитол. журн.* **15** (327): 747-769.
- Йыги А.И. 1960. О перелётах гагар в Эстонии // *Изв. АН ЭССР. Сер. биол.* **9**, 1: 41-46.
- Кондратьев А.В., Бузун В.А. 2003. Осенняя миграция гусей и других водоплавающих птиц на озере Ильмень в 2002 году // *Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии*. Петрозаводск: 77-78.
- Кищинский А.А. 1978. Миграция гагарообразных // *Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Гагарообразные–Аистообразные*. М.: 27-37.
- Флинт В.Е. 1982. Отряд гагарообразные // *Птицы СССР*. М.: 245-283.
- Bakkal S.N., Buzun V.A., Panteleyev A.V. 2001. Spring migration in the southern part of Lake Ilmen (Novgorod Region) in 1999 // *Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia*. St-Petersburg, 3: 124-130.



Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля

А.М.Гиляров

*Второе издание. Первая публикация в 1992**

Столь популярному ныне слову «экология» в прошлом [1991] году исполнилось 125 лет. Именно столько времени минуло с момента опубликования капитального труда Эрнста Геккеля «Всеобщая морфология организмов» (Haeckel 1866), в котором при построении иерархической классификации биологических наук и была выделена экология – «общая наука о взаимоотношениях организмов с окружающей средой» (Ibid, В. 2, s. 286). Из замечаний, разработанных по разным местам этой книги, ясно, что под средой понимались все условия существования – как «органической», так и «неорганической» природы. Геккель характеризует также экологию как «физиологию взаимоотношений организмов со средой и друг с другом» (Ibid, В. 2, s. 236). Обращаясь к последней дефиниции, современный читатель должен учитывать, что физиология во времена Геккеля понималась гораздо шире, чем сейчас, и включала всякое изучение процессов и движений в живой природе. Недаром раздел зоологии, к которому была отнесена физиология, Геккель называл иначе «зоодинамикой» или «форономией», противопоставляя ему «зоостатику», или «морфономию».

Отдавая должное Геккелю не только как автору термина «экология», но и просто как выдающемуся естествоиспытателю[†] второй половины XIX – начала XX века, мы вместе с тем вряд ли можем считать, что наука экология родилась в 1866 году одновременно с формальной её дефиницией. Конечно, каждое время пишет свою историю науки, и вопрос о том, когда возникла экология, естественно, по-разному решался в разные годы. Однако с позиций сегодняшнего дня есть достаточно оснований отнести начало экологии как науки к рубежу веков – к 1900-м годам (McIntosh 1985), а важнейшим для её становления периодом считать 1920-1940-е годы. На протяжении последующих десятилетий развитие экологии протекало довольно стабильно и постепенно, без преобразований, которые, пользуясь терминологией Куна (1977) или Когена (Cohen 1985), можно было бы назвать революционными. Концептуальный каркас современной экологии существенно не

* Гиляров А.М. 1992. Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля // *Журн. общ. биол.* 53, 1: 5-17.

† Характерно, что ранние биографы Геккеля (см., например: Bolsche 1900) даже не упоминают о введении им термина «экология».

изменился с 1920-1940-х, хотя в используемых методиках и был достигнут при этом значительный прогресс.

Задача настоящей работы – в краткой тезисной форме рассмотреть предысторию экологии, перечислить главные достижения 1920-1940-х годов и охарактеризовать основные подходы, существующие в ней на современном этапе. Следует специально оговорить, что экология будет пониматься как биологическая наука, а не как общественно-политическое или философское течение, касающееся проблем взаимоотношения человека и природы*. В качестве же конкретного содержания этой науки будет рассматриваться материал, нашедший отражение в основных экологических журналах, учебниках и монографиях. Иначе говоря, экологией мы будем называть то, чем занимаются экологи. И хотя такая трактовка может показаться тавтологией, нельзя не признать, что осознание учёными своей принадлежности к сообществу занимающихся одной наукой (т.е. называющих себя, к примеру, экологами, генетиками или астрофизиками) чрезвычайно важно для сохранения и развития любой науки как некой целостности.

Предыстория экологии

Если мы хотим схематически, в самых общих чертах представить историю формирования экологии, то наиболее подходящим её образом может быть совокупность нескольких деревьев, начинающихся отдельными стволами, но затем переплетающихся частью своих ветвей и образующих единую крону. Эта общая, не очень чётко ограниченная, поскольку некоторые ветви всегда остаются свободными, крона и есть экология. Отдавая себе отчёт в крайней упрощённости подобной схемы, всё же рискнём назвать те основные корни, которые позднее дали начало экологии.

Первый, пожалуй, наиболее важный – это е с т е с т в е н н а я и с т о р и я , или «полевая зоология и ботаника», т.е. преимущественно описательного характера изучение растений и животных в природе. Очевидно, что к компетенции естественной истории, особенно в период её расцвета, в XVIII веке, относился широкий круг проблем – фактически всё, что было известно о животных и растениях, за исключением, может быть, только узко понимаемых морфологии и систематики. Хотя, строго говоря, последняя также выросла из естественной истории – из познания разнообразия фауны и флоры.

Много ценных наблюдений, которые теперь мы бы отнесли к сфере экологии, было сделано натуралистами XIX века, в том числе авторами теории естественного отбора Ч.Дарвином и А.Уоллесом. Именно эту

* Подобный подход существует практически без всякой зависимости от экологии-науки и имеет свою историю, уже нашедшую отражение в специальных сводках (Worster 1977; Bramwell 1989).

ветвь биологического знания, по-видимому, в первую очередь имел в виду Геккель, когда вводил термин «экология». И не случайно уже в XX веке один из основателей современной экологии, тогда ещё совсем молодой английский исследователь, Элтон, пишет, что «экология – новое имя для очень старого предмета. Оно означает просто научную естественную историю» (Elton 1927, p. 1). Справедливости ради надо подчеркнуть, что сам Элтон пошёл гораздо дальше традиционной естественной истории, которую вряд ли ещё было можно назвать наукой в нынешнем значении этого слова.

Для естественной истории чрезвычайно важным было эстетическое начало, любованье разнообразием растений и животных. Как справедливо пишет Майр (Mayr 1982, p. 317): «Природа была переоткрыта после периода средневековья. Начиная примерно с 1520 г. начали выходить серии прекрасно иллюстрированных книг о растениях южной Германии и других частей Европы. Эти книги породили желание у читателей выйти из своих домов и поискать указанные растения, а может быть, даже постараться найти новые растения, не описанные и не изображённые на картинках ранее. Подобный интерес возник также к птицам, рыбам и другим продуктам природы. Всё это привело к осознанию того, что большинство обитающих в Западной Европе видов, оказывается, не упоминаются не только в Библии, но и в трудах Теофраста, Аристотеля, Плиния. Люди начали задаваться вопросом: что же мы действительно знаем о мире, в котором живём?».

Забегая вперёд, отметим, что проблема разнообразия организмов, так же как разнообразия местообитаний и ситуаций, в которых оказываются организмы, долгое время оставалась (да остаётся и сейчас!) серьёзнейшим камнем преткновения на пути формулирования в экологии неких общих, универсальных законов и принципов. Уделяющая столь много внимания разнообразию животного и растительного миров естественная история в то же время не очень совмещалась с той, базирующейся на механицизме картиной мира, что строилась европейской наукой. В дальнейшем механистическое начало оказалось чрезвычайно важным и для биологии, прежде всего её экспериментальных областей, но влияние его на экологию всегда было довольно ограниченным. Прогресс, достигнутый в экологии в 1920-1940-е годы, в некоторой мере был связан с отказом от изучения разнообразия или, осторожнее выражаясь, с концентрированием внимания на модельных упрощенных ситуациях. Однако это отвлечение от постижения разнообразия организмов и местообитаний произошло гораздо позже. На этапе же формирования предпосылок для развития будущей экологии естественная история с её повышенным интересом к биотическому разнообразию имела очень большое значение.

Второй корень экологии – это **биогеография**, изучение закономерностей распространения организмов. Конечно, биогеография существует и сейчас как самостоятельная наука, имеющая дело с географическим масштабом распределения видов или каких-либо иных таксонов. Но и на начальных этапах развития биогеография включала и изучение относимого теперь к сфере экологии локального распределения организмов по отдельным биотопам или даже в пределах одного биотопа.

Выдающуюся роль в становлении данного направления сыграли работы А.Гумбольдта, заложившего основы фитогеографии. Недаром экологи растений до сих пор широко пользуются такими введёнными Гумбольдтом терминами, как «ассоциация» и «жизненная форма». Важная особенность подобных, как мы теперь сказали бы, экологически ориентированных работ в области биогеографии – стремление не только описать определённое распределение организмов, но и объяснить его, связав с воздействием тех или иных факторов среды, прежде всего климатических.

Интересно, что в середине XIX века задача обстоятельного изучения жизни организмов в их природных местообитаниях отчасти возникала как бы в противовес если не самой биогеографии, то, во всяком случае, увлечению экспедициями, без которых биогеография немыслима. Так, один из предтеч экологии в России, К.Ф.Рулье, считал, что частые экспедиции в далёкие края дают только поверхностные результаты, но при этом отвлекают внимание исследователей от детального изучения природы, находящейся рядом. Характерно в этой связи, что часто цитируемая фраза Рулье о задаче изучения «трёх вершков ближайшего болота» как «достойной первого из первых научных обществ», будучи приведённой Н.А.Северцовым в качестве эпиграфа к его магистерской диссертации «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии», вызвала саркастические замечания известного зоолога и географа А.Ф.Миддендорфа, хотя сама работа была оценена им очень высоко (Новиков 1980).

Справедливости ради надо подчеркнуть, что для будущего развития экологии далёкие экспедиции натуралистов, особенно в тропики, также имели определённое значение. В частности, именно в тропиках, древние сообщества которых характеризуются высокой сложностью и стабильностью, были найдены примеры чрезвычайной пригнанности биотических отношений, сформировавшихся в результате длительной коэволюции. Достаточно напомнить, что идея естественного отбора возникла у Ч.Дарвина во время путешествия на «Бигле», а у А.Уоллеса – после работы в тропических лесах Южной Америки и Малайзии. Менее известно (Goodland 1975), что позднее в тропиках начинал свою деятельность датский ботаник Е.Варминг, «Ойкологическая гео-

графия растений» которого (Варминг 1901) оказала большое влияние на формирование экологии. В то же время нельзя сказать, что полностью оправдались надежды Ч.Элтона и некоторых других экологов, пытавшихся в 1920-е годы выяснить общие принципы организации сообществ путём изучения крайне упрощенных экосистем арктических широт. Суровые климатические условия и общая нестабильность данных систем мешали выявлению регулирующей роли чисто биотических отношений.

Связь экологии с биогеографией осознавалась Геккелем, но всё-таки в своей классификации наук рядом с экологией он поместил хорологию – науку, специально посвящённую пространственному распределению организмов. Термин «хорология» теперь употребляется крайне редко, и для этого есть основания, так как на самом деле факторы, ограничивающие распределение, т.е. изучаемые хорологией, и факторы, ограничивающие рост численности, т.е. изучаемые экологией, зачастую одни и те же. В отечественной экологии, в рамках так называемой биогеоценологии, этот термин иногда и использовался. В частности, именно биохорологической единицей называл биогеоценоз Н.В.Тимофеев-Ресовский (1980).

Третий корень экологии – демография. В отличие от естественной истории и биогеографии, демография во времена Геккеля и даже в начале XX века не рассматривалась в качестве дисциплины, имеющей прямое отношение к экологии. Однако если исходить из современного содержания экологии, то очевидно, что некоторые её разделы, прежде всего касающиеся популяций, немыслимы без методов и концептуальных подходов, разработанных ранее в демографии. Формулы для оценки рождаемости и смертности, кривые выживания, модель экспоненциального роста, представление о стабильной возрастной структуре – таков далеко не полный перечень разработок, пришедших в экологию из демографии. Именно в рамках демографии для описания закономерностей роста популяции, выходящей на стационарный уровень, бельгийским математиком Ферхюльстом ещё в 1838 году была предложена так называемая логистическая модель, которую, как мы сейчас понимаем, можно назвать первой математической моделью в экологии.

Нельзя также забывать о социально-экономических аспектах демографии, в частности тех, что нашли отражение в трудах Т.Мальтуса, а позднее оказали столь важное влияние на формирование идеи естественного отбора (и не только у Ч.Дарвина, но и у А.Уоллеса). Становление популяционной экологии в 1920-х годах неразрывно связано с объединением в трудах Р.Перля и других исследователей методов, разработанных демографами, с задачами, возникающими при изучении популяций любых организмов.

Естественная история, биогеография и демография – важнейшие источники того подхода в современной экологии, который можно назвать популяционным, поскольку он концентрирует своё внимание в конечном счёте на изучении закономерностей пространственного распределения и временной динамики разных организмов (подробнее см. ниже). Однако для возникновения экосистемного подхода, уделяющего основное внимание процессам трансформации вещества и энергии в экосистемах, определяющим было влияние ф и з и о л о г и и. Первые попытки количественной оценки прогресса первичного продуцирования (создания органического вещества в ходе фотосинтеза), предпринятые на рубеже веков, были бы невозможны без достигнутых к этому времени успехов физиологии. Чрезвычайно важно было и осознание того, что по сути дела одни и те же физиологические процессы протекают в организмах, порой очень сильно различающихся морфологически. Гениальные догадки об этом существовали уже давно (см., например: Cuvier 1798), однако достаточный экспериментальный материал был собран только к началу XX века.

Весьма ограниченное число биогеохимических «ролей» в сравнении с колоссальным разнообразием форм оказалось той предпосылкой, которая в принципе сделала возможным развитие экосистемного подхода (Винберг 1981). Представление о «дыхании озёр», сформулированное и подкреплённое количественными оценками в работах Бёрджа (Birge 1907), это как бы перенесение того, что было известно для организма, на целую экосистему (хотя слово «экосистема» ещё не было придумано). Характерно, что до того, как начать свои, как мы бы теперь сказали – экосистемные, исследования на Висконсинских озёрах, Бёрдж работал некоторое время в Германии в физиологической лаборатории под руководством К.Людвига.

Без широкого привлечения достижений физиологии нельзя себе представить и развитие в отечественной лимнологии так называемого балансового подхода (Россолимо 1934). Видимо, не случайно и то, что Г.Г.Винберг, внёсший большой вклад в становление данного подхода (в частности, впервые в мире измеривший величину первичной продукции водоёма за целый сезон), начинал свою научную деятельность в лаборатории физиологической направленности (под руководством С.Н.Скадовского). Познание жизнедеятельности отдельного организма и умение количественно её охарактеризовать (например, через оценку интенсивности дыхания) явились, таким образом, необходимыми условиями последующего развития исследований целой экосистемы.

Свою лепту в формирование экологии внесли также агрохимия, почвоведение, лесоведение и, конечно, биогеохимия (особенно учение о биосфере В.И.Вернадского), хотя в чисто концептуальном плане значение этих наук вряд ли было решающим.

«Золотым веком» теоретической экологии уже называли (Scudo, Ziegler 1978) период 1920-1940-х годов, когда были выполнены основополагающие работы по математическому моделированию экологических процессов. Однако с не меньшими основаниями это время можно назвать и «золотым веком» всей экологии, поскольку именно в эти два десятилетия сложился концептуальный каркас современной экологии, были сформулированы основные задачи и предложены принципиальные методические подходы к их решению. Подробное обоснование данного утверждения, к сожалению, не может быть изложено в рамках журнальной статьи, и поэтому мы вынуждены ограничиться только кратким (в виде тезисов) перечислением некоторых достижений экологии 1920-1940-х.

Термины, понятия и модели

1. Термин «экосистема» предложен впервые Тенсли (Tansley 1935) в 1935 г., а спустя семь лет по сути современная его трактовка была дана Линдеманом (Lindeman 1942).

2. Термин «экологическая ниша» введён Дж.Гриннеллом в 1914 г., подробнее охарактеризован им же в 1917 г. и, видимо, независимо использован Ч.Элтоном в 1927 г. (Подробнее об истории термина см.: Гиляров 1978; Hutchinson 1978; Schoener 1989).

3. Термин «биосфера», хотя и был предложен ещё в начале XIX века Ж.-Б.Ламарком, бесспорно, получил новую жизнь в 1926 г. после опубликования В.И.Вернадским (1926) очерков, в которых дана целостная концепция биосферы.

4. Понятие продукции впервые чётко определено Бойсен-Йенсеном (Boysen-Jensen 1919) в 1919 г.

5. Модель логистического роста популяции введена Р.Перлем и Л.Ридом в 1920 г. Правда, вскоре выяснилось, что модель эта была предложена ещё в 1838 г. Ферхюльстом, но тогда она не получила поддержки у коллег и по сути выпала из рассмотрения вплоть до 1920-х годов. (Подробнее историю вопроса см.: Kingsland 1985).

6. Представление о «пирамиде чисел» – убывании численности организмов при переходе с одного трофического уровня на другой, вышележащий, сформулировано Элтоном (Elton 1927) в 1927 г.

7. Математическая модель системы конкурирующих видов предложена Вольтеррой (Volterra 1926). Своё дальнейшее развитие она получила в работах Лотки (Lotka 1932).

8. Математическая модель системы хищник–жертва предложена Лоткой (Lotka 1925) в 1925 г. и независимо от него, чуть позже – Вольтеррой (Volterra 1926).

9. Понятие биотического потенциала введено Чепмэном (Chapman 1931) в 1931 г.

10. Правило конкурентного исключения (= закон Гаузе) сформулировано Гаузе (Gause 1934) в 1934 г.

11. Представление об «автоматической», зависимой от плотности регуляции численности популяции чётко сформулировано Никольсоном (Nicholson 1933) в 1933 г.

12. Разделение факторов популяционной динамики на зависящие и не зависящие от плотности предложено Смитом (Smith 1935) в 1935 г.

13. Математическая модель, описывающая закономерное соотношение численностей разных видов в сообществе, предложена Р.Фишером в соавторстве с Корбетом и Уильямсом (Fisher *et al.* 1943) в 1943 г.

14. Концепция континуума растительного покрова, положившая начало популяционно-центрическому подходу к анализу растительных сообществ, выдвинута Л.Г.Раменским в 1924 г. и независимо Г.Глизоном в 1926 г. (Уиттекер 1980; McIntosh 1985).

15. Представление о трёх типах эколого-ценотических (= жизненных) стратегий растений введено в 1938 г. Л.Г.Раменским (1938).

16. Чёткие представления об энергетическом балансе особи и популяции разработаны (как теоретически, так и экспериментально) В.С.Ивлевым в конце 1930-х годов (Ивлев 1937, 1938; Ivlev 1939).

17. Концепция превращения энергии при передаче с одного трофического уровня на другой предложена в конце 1930-х – начале 1940-х годов Хатчинсоном и Линдеманом (Lindeman 1942).

18. Оценка первичной продукции водоёма за вегетационный сезон впервые осуществлена в 1932 г. Г.Г.Винбергом (1934). Им же чуть позже была сформулирована идея продукционного подхода к изучению водных экосистем (Винберг 1936).

19. Понятие «биогеоценоз» предложено в 1940-х годах В.Н.Сукачёвым (1942, 1944).

Приведённый выше список, конечно, фрагментарен и при желании легко может быть дополнен. Кроме того, очевидно, что некоторые важные экологические идеи были предложены раньше этого периода (например, представления о сукцессии), а некоторые позже (например, многомерная модель экологической ниши, идея о *r*- и *K*-отборе, модель конкуренции, исходящая из пороговых концентраций ресурсов, и т.д.). Тем не менее, в 1920-1940-е годы явно заметно оживление экологической мысли, стремящейся обрисовать контуры молодой науки, указать её специфические проблемы и объекты. Многие вопросы, ранее относимые к компетенции зоологии или ботаники и рассматриваемые в контексте той или иной конкретной ситуации (например, каковы отношения определённых видов А и Б), именно в этот период стали трактоваться как частные проявления более общих проблем. Это ощу-

щение наличия каких-то общих закономерностей (пускай даже скорее подозреваемых, чем реально установленных) имело громадное значение для осознания экологами специфики своей науки.

Журналы и книги

Очевидно, что при формировании любой новой научной дисциплины очень важную роль играет создание специальных периодических изданий. Такие издания позволяют, с одной стороны, выделить данное направление, отобрав под шапкой нового названия работы, имеющие специфическую ориентацию, а с другой – объединить вокруг этого названия некоторое разнообразие конкретных тем.

В 1920-1930-е годы был основан целый ряд экологических журналов, которые, за редким исключением, существуют и поныне. Так, например, с 1920 года издаётся журнал «Ecology», с 1930-го – «The Journal of Ecology», с 1931-го – «Ecological Monographs», с 1932-го – «The Journal of Animal Ecology», с 1931-го – «Журнал экологии и биоценологии», позднее трансформированный в периодический сборник «Вопросы экологии и биоценологии».

Если мы обратимся к книгам по экологии, то увидим, что их в этот период вышло относительно немного (особенно по сравнению с 1960-ми и 1970-ми годами), но зато среди них такие основополагающие, давно ставшие классическими работы, как выдержавшая 7 изданий «Экология животных» Элтона (Elton 1927), «Элементы физической биологии» Лотки (Lotka 1925), переизданные в 1956 г. под названием «Элементы математической биологии», или опубликованная уже трижды на английском языке и один раз на французском «Борьба за существование» Гаузе (Gause 1934). Последняя работа по-прежнему сохраняет очень высокий индекс цитирования: с 1975 по 1979 г. она цитировалась 116 раз, с 1980 по 1984 г. – 129 раз, с 1985 по 1989 г. – 116 раз (по данным SCI).

Безусловно, среди выдающихся работ 1920-1940-х годов – книги В.И.Вернадского «Биосфера» (русское издание 1926 г., французское – 1929 г.) и «Очерки геохимии» (первое издание на русском языке 1927 г., в последующее десятилетие несколько изданий на русском, немецком и французском языках), хотя надо сказать, что сообщество экологов 1930-х годов, по-видимому, не считало ещё работы Вернадского относящимися к сфере экологии. Характерно, что крупные экологические сводки (например, Alee *et al.* 1949; Andrewartha, Birch 1954), а также первые учебники по общей экологии (Odum 1953; Clarke 1954) появились уже позже, когда наступил период обобщения и формулирования принципов, вокруг которых происходило накопление и систематизация нового материала.

Беглое знакомство с оглавлением ведущих экологических журналов за последние годы создаёт впечатление чрезвычайного разнообразия поднятых вопросов и методических подходов к их решению. Однако более пристальное рассмотрение конкретных работ и списков процитированной в них литературы позволяет навести в этом разнообразии определённый порядок и выявить отдельные группы публикаций, взаимосвязанных аппаратом ссылок, а главное – общностью развиваемых в них концепций. Данные группы объединяются в более крупные, хотя, конечно, и более рыхлые совокупности, которым соответствуют системы совместимых (или во всяком случае не противоречащих друг другу) концепций. Рассматривая последовательное объединение указанных совокупностей работ во всё более и более крупные, мы постепенно приходим к двум методологическим подходам – популяционному и экосистемному, фактически исчерпывающим в своей общности современную экологию (Гиляров 1990). Начиная с 1930-1940-х годов, когда эти подходы были сформулированы, и вплоть до недавнего времени они оставались в значительной мере самостоятельными.

Как свидетельствует само название, основным объектом экологов, придерживающихся популяционного подхода, является популяция – совокупность особей одного вида, живущих в каком-то месте в природе, содержащихся в лаборатории или существующих в форме неких абстрактных единиц в памяти компьютера. Не следует думать, что работа в рамках популяционного подхода всегда требует исчерпывающей дефиниции самого понятия «популяция» или способности провести чёткие границы между какими-либо реальными популяциями, соседствующими в природе. Хотя иногда и нужно охарактеризовать всю популяцию на всей занимаемой ею территории (или акватории), гораздо чаще исследователь имеет дело с выборочными оценками отдельных показателей (например, плотности, рождаемости, смертности и т.п.), полученными для небольшой части популяции. Не следует также думать, что использование популяционного подхода обязательно ограничивается апеллированием к усреднённым (или групповым) показателям. В современной экологии всё сильнее заявляет о себе тенденция уделять основное внимание изучению разнообразия особей, входящих в ту или иную популяцию, и именно из свойств отдельных особей (при учёте, конечно, их взаимодействия) выводить свойства популяции (Lomnicki 1988).

Чёткая дефиниция экологии в рамках популяционного подхода была дана канадским исследователем Кребсом (Krebs 1972): «экология – научное изучение взаимодействий, определяющих распространение и обилие организмов». Как указывает сам автор, эта дефиниция

представляет собой несколько изменённое определение экологии, предложенное в 1961 году Андревартой (Andrewartha 1961), который в свою очередь исходил из идей, развиваемых Элтоном (Elton 1927) в его «Экологии животных». Вот как описывал тогда задачи экологии Элтон: «... Решая экологические проблемы, мы сталкиваемся с тем, что животные делают как целостные живые существа <...> Мы должны затем изучить обстоятельства, при которых они это делают, и, что особенно важно, лимитирующие факторы, не позволяющие делать им что-то другое. Получив ответы на данные вопросы, мы можем выявить причины определённого распределения и численности разных животных в природе» (Ibid, p. 34). Эта формулировка задач экологии, данная 26-летним английским исследователем 65 лет тому назад, в настоящее время не только не потеряла своего значения, но и наполнилась новым содержанием. Не случайно и то, что дефиниция экологии, приведённая в недавно изданном объёмистом учебнике Бигона с соавторами (1989; Begon *et al.* 1990), фактически повторяет определение Элтона–Андреварты–Кребса.

В рамках популяционного подхода могут решаться вопросы, касающиеся не только отдельных популяций, но и совокупности взаимодействующих популяций разных видов, т.е. сообществ или биоценозов. И хотя порой в экологии и возникала надежда выяснить какие-то важные закономерности устройства сообществ, не обращаясь к популяционному уровню (т.е. не задавая вопросов о видах, входящих в данное сообщество*), вряд ли можно считать, что эта надежда оправдалась. Работы, в которых особо подчёркивалась их приуроченность к уровню сообщества, как правило, оставались чисто описательными. Для объяснения же наблюдаемой картины приходилось спускаться на уровень популяции или даже отдельных особей, т.е. использовать методологию редукционизма (Гиляров 1988).

Другой подход, существующий в экологии наравне с популяционным, — **э к о с и с т е м н ы й**, концентрирующий основное внимание на процессах трансформации вещества и энергии, происходящих благодаря активности организмов. В рамках экосистемного подхода могут изучаться и отдельные популяции, но основное внимание уделяется при этом той функциональной роли, которую играет (или по крайней мере может играть) данная популяция в той или иной экосистеме. В своё время Линдемман прозорливо определил экосистему как совокупность взаимосвязанных «физико-химико-биологических процессов, протекающих в любых пространственно-временных границах» (Lindeman

* Примером могут быть работы конца 1960-х — начала 1970-х годов, широко использующие индексы видового разнообразия, которые, как предполагалось (Гиляров 1967; Margalef 1968), характеризуют именно уровень сообщества и поэтому могут пролить свет на какие-то очень важные особенности его структуры и функционирования.

1942, р. 400). Из этого определения особенно ясно, почему понятие экосистемы оказалось столь чуждым для В.Н.Сукачёва (1944, 1946), пришедшего к своей концепции «биогеоценоза» через изучение растительных сообществ – фитоценозов. В отличие от экосистемы – единицы функциональной, биогеоценоз – прежде всего единица структурная, выделяемая на основе изучения состава сообщества. Недаром столь большое значение в биогеоценологии придавалось познанию структуры биогеоценозов, а также проблеме разграничения разных биогеоценозов. И хотя чисто формально один и тот же объект иногда с равным основанием может называться экосистемой и биогеоценозом, внимание специалистов, изучающих его как экосистему или как биогеоценоз, скорее всего, будет сосредоточено на разных аспектах.

Реальность существования в современной экологии двух указанных выше подходов была подтверждена недавно (Cherrett 1989) при проведённом Британским экологическим обществом анкетном опросе 645 его членов. Каждому опрашиваемому нужно было ранжировать по убывающей значимости 50 предложенных в списке концепций современной экологии. Статистическая обработка выявила две группы специалистов. Одна – это «практики-холисты», придающие основное значение изучению экосистем (ключевые слова: экосистема, охрана ресурсов, круговорот веществ, хрупкость экосистем, поток энергии и т.п.). Другая – это «теоретики-редукционисты», считающие наиболее важными проблемы, решаемые, как мы бы сказали, на популяционном уровне (характерные ключевые слова: жизненные стратегии, зависимость от плотности регуляция, взаимодействия хищник–жертва и растение–фитофаг и т.п.).

Связь экосистемного подхода с практическими задачами охраны среды, подмеченная при данном обследовании, не случайна. Она объясняется тем, что экологи, изучающие экосистемы, нередко имеют дело с интегральными величинами, характеризующими суммарный эффект многих процессов (не всегда даже чисто биологических). Примером могут быть такие часто используемые в пресноводной гидробиологии (= лимнологии) величины, как концентрация растворённого в воде фосфора, первичная продукция фитопланктона, общая биомасса взвешенного органического вещества и т.п. Сопоставляя эти величины, исследователь может получить простые эмпирические зависимости (выраженные, например, как уравнения регрессии), позволяющие с определённой вероятностью предсказать значение какой-либо одной, трудно определяемой, но нужной для него переменной по значению другой, определяемой сравнительно легче. Так, например, при изучении озёр в умеренных широтах достаточно чётко выявляется положительная корреляция между концентрацией растворённого в воде фосфора весной и биомассой фитопланктона, развивающегося в этих же

озёрах летом (Dillon, Rigler 1974). Известны также эмпирические соотношения между первичной продукцией и выловом рыбы (Бульон, Винберг 1981). Такого рода взаимосвязи могут служить основой для подхода, трактующего экосистему как «чёрный ящик», т.е. отказывающегося от рассмотрения всей цепи причинно-следственных связей и апеллирующего только к интегральным входным и выходным переменным, которые, как правило, отражают особенности круговорота веществ.

Отстаивая правомочность подобного эмпирического подхода, Риглер (Rigler 1982) справедливо указал на одно его очень крупное достоинство, а именно – возможность прогнозировать будущее поведение экосистемы, хотя, конечно, с некоторой вероятностью и только в определённом диапазоне выбранных показателей. Прогноз же поведения сообществ, основывающийся на аналитическом рассмотрении отдельных его популяций, по мнению Риглера, в принципе невозможен по ряду причин, важнейшие из которых – громадное число образующих систему элементов (= популяций разных видов), крайне ограниченная информация о зависимости отдельных популяций от разных факторов (тем более от их комбинации), а также значительный элемент случайности в поведении системы.

Экосистемный подход, как мы его обрисовали выше, широко использует «эмпирический подход» в понимании Риглера. Цель его – дать адекватное, по возможности количественное описание некоторого итога протекающих в экосистеме процессов. Безусловно, во многих случаях, например при оценке угрозы возможного эвтрофирования водоёмов, такой подход не только имеет право на существование, но и заслуживает гораздо более широкого применения.

На фоне заметных достижений экосистемного подхода в решении важных практических проблем может показаться на первый взгляд удивительным не только сохранение, но и явное усиление интереса экологов к чисто «академическому» (т.е. не связанному с решением каких-нибудь прикладных задач) изучению конкретных механизмов, определяющих распределение и динамику численности тех или иных организмов. Это изучение хотя и связано своими корнями с популяционным подходом, на самом деле выходит за его рамки, поскольку основным объектом здесь выступает не популяция в собственном строгом смысле этого слова, а скорее иерархическая система особь–популяция–сообщество. Интерес к подобным исследованиям объясняется не только продолжением традиций естественной истории с её стремлением познать неисчерпаемое по сути разнообразие организмов и местообитаний, но и, что особенно важно, успехами, достигнутыми на пути объяснения порой весьма сложных картин пространственно-временной динамики и структуры самых разных изучаемых экологией систем. И если ещё в 1960-е годы многие специалисты, пожалуй, со-

гласились бы с Р.Маргалефом, полагавшим, что «...экология — это биология экосистем... [и что] в задачи экологии не входит объяснять, почему индивидуумы разных видов (разных классов) ведут себя по-разному...» (Margalef 1968, p. 4), то в настоящее время, похоже, именно подобные объяснения как раз и находятся в центре внимания экологов. Поиски механизмов, ответственных за определённую структуру и динамику популяций и сообществ, всё чаще заставляют исследователей обращаться к особенностям физиологии и поведения отдельных организмов. Не случайно именно в последнее время появились специальные учебники «поведенческой» и «физиологической» экологии (Krebs, Davies 1981; Sibly, Calow 1986), начали издаваться соответствующие журналы (как, например, выходящий с 1987 г. «Functional Ecology» и устраиваться симпозиумы (Schoener 1986).

Ещё одна важная черта объяснительного (редукционистского) направления исследований — это стремление дать эволюционную интерпретацию тем морфофизиологическим или, что чаще, поведенческим особенностям организмов, которые определяют их экологический облик. Данная интерпретация не ограничивается при этом констатацией адаптированности организмов к их среде («панглосской парадигмой») или общими рассуждениями о том, как в ходе эволюции такая адаптированность могла возникнуть. Исследователи идут гораздо дальше, пытаясь количественно (часто с помощью оптимизационных моделей) оценить селективную ценность отдельных адаптаций, а также плату, которую всегда приходится отдавать организму за те или иные морфологические, физиологические или поведенческие приобретения (Krebs, Houston 1989; Caswell 1989).

Несмотря на очень интенсивное развитие экологии в последние десятилетия, мы вместе с тем должны отметить, что оно не сопровождается введением каких-либо новых «правил» и тем более «законов», а те, что по привычке ещё упоминаются в учебниках, серьёзно анализируются только в контексте истории науки. Цельность экологии на современном этапе поддерживается не какими-либо универсальными экологическими законами, не некоторой абстрактной (а потому почти всегда справедливой) теорией, а сходным характером задаваемых вопросов и, что особенно важно, общей методологией в поисках ответов. Пожалуй, единственная теория, которой не только придерживаются все редукционистски настроенные экологи, но и которую они активно используют в процессе объяснения, — это теория Ч.Дарвина*.

* Фразу «В экологии нет никакой теории кроме теории Дарвина» автор услышал летом 1990 г. во дворе Лимнологического института Макса Планка (Плён, Германия). Принадлежала она известному польскому экологу-гидробиологу Мачею Гливицу.

Возвращаясь к 125-летнему юбилею слова, столь удачно когда-то предложенного Э.Геккелем (ещё не известно, как бы сложилась судьба экологии, не будь этого термина), хотелось бы ещё раз привлечь внимание читателя к названию той книги, в которой экология была впервые упомянута. Полностью это название гласит: «Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Чарльзом Дарвиным». Экология, задуманная Геккелем при систематизации биологического знания, причём систематизации, проводимой под непосредственным влиянием эволюционной идеи, через 100 с лишним лет своего существования оказалась действительно теснейшим образом связанной с дарвинской теорией естественного отбора.

Литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. 1989. *Экология: Особи, популяції и сообщество*. М., 1: 1-667, 2: 1-477.
- Бульон В.В., Винберг Г.Г. 1981. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоёмов // *Основы изучения пресноводных экосистем*. Л.: 5-10.
- Варминг Е. 1901. *Ойкологическая география растений: Введение в изучение растительных сообществ*. М.: 1-538.
- Вернадский В.И. 1926. *Биосфера*. Л.: 1-147.
- Винберг Г.Г. 1934. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества // *Тр. лимнологической станции в Косине* 18: 5-24.
- Винберг Г.Г. 1936. Некоторые общие вопросы продуктивности озёр // *Зоол. журн.* 15, 4: 587-603.
- Винберг Г.Г. 1981. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // *Журн. общ. биол.* 42, 1: 5-18.
- Гиляров А.М. 1967. Теория информации в экологии // *Успехи соврем. биол.* 64, 4: 107-115.
- Гиляров А.М. 1978. Современное состояние концепции экологической ниши // *Успехи соврем. биол.* 85, 3: 431-446.
- Гиляров А.М. 1988. Соотношение органицизма и редукционизма как основных методологических подходов в экологии // *Журн. общ. биол.* 49, 2: 202-217.
- Гиляров А.М. 1990. *Популяционная экология*. М.: 1-191.
- Ивлев В.С. 1937. Превращение энергии водными животными. Сообщение IV. Коэффициент использования энергии и усвояемость у *Oligochaeta* // *Бюл. эксперим. биол. и мед.* 3, 2: 197-199.
- Ивлев В.С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 47, 4: 267-278.
- Кун Т. 1977. *Структура научных революций*. М.: 1-300.
- Новиков Г.А. 1980. *Очерк истории экологии животных*. Л.: 1-287.
- Раменский Л.Г. 1938. *Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель*. М.: 1-620.

- Россолимо Л.Л. 1934. Задачи и установки лимнологии как науки // *Тр. лимнологической станции в Косине* **17**: 5-20.
- Сукачёв В.Н. 1942. Идея развития в фитоценологии // *Сов. бот.* 1/3: 5-17.
- Сукачёв В.Н. 1944. О принципах генетической классификации и биоценологии // *Журн. общ. биол.* **5**, 4: 213-227.
- Сукачёв В.Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии // *Основы лесной биогеоценологии*. М.: 5-49.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. 1980. К публикации «Воспоминания о Н.А.Северцове» // *Природа* 4: 68-69.
- Уиттекер Р. 1980. *Сообщества и экосистемы*. М.: 1-327.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia: 1-837.
- Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. Chicago: 1-281.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Boston: 1-945.
- Birge E.A. 1907. The respiration of an inland lake // *Trans. Amer. Fish. Soc.* **36**: 223-241.
- Bolsche W. 1900. *Ernst Haeckel. Ein Lebensbild*. Dresden: 1-259.
- Boysen Jensen P. 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909-1917, its quantity, variation and annual production // *Rep. Dan. Biol. Stat.* **26**: 1-44.
- Bramwell A. 1989. *Ecology in the 20th Century: A History*. New Haven; London: 1-292.
- Caswell H. 1989. Life-history strategies // *Ecology Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford: 285-307.
- Chapman R.N. 1931. *Animal Ecology*. New York: 1-464.
- Cherrett J.M. 1989. Key concepts: The results of a survey of our member's opinions // *Ecology Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford: 1-16.
- Clarke G. 1954. *Elements of Ecology*. New York: 1-534.
- Cohen I.B. 1985. *Revolution in Science*. Cambridge (Mass.); London: 1-711.
- Cuvier G. 1798. *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. Paris: 1-710.
- Dillon P.J., Rigler F.H. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // *Limnol. Oceanogr.* **19**: 763-773.
- Elton G. 1927. *Animal Ecology*. London: 1-207.
- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // *J. Anim. Ecol.* **12**: 42-58.
- Gause G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: 1-163.
- Goodland R.J. 1975. the tropical origin of ecology: Eugen Warming's jubilee // *Oikos* **26**: 240-245.
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin, 1: 1-547, 2: 1-462.
- Hutchinson G.E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven: 1-260.
- Ivlev V.S. 1938. Transformation of energy by aquatic animals. Coefficient of energy consumption by *Tubifex tubifex* (Oligochaeta) // *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **38**: 449-458.

- Kingsland S.E. 1985. *Modelling Nature: Episodes in the History of Population Ecology*. Chicago: 1-267.
- Krebs J.R. 1972. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. New York: 1-678 (3d ed. 1985: 1-800).
- Krebs J.R., Davies N.B. 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: 1-292.
- Krebs J.R., Houston A.I. 1989. Optimization in Ecology // *Ecology Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford: 309-338.
- Lindeman R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology* **23**: 399-418.
- Lomnicki A. 1988. *Population Ecology of Individuals*. Princeton, New York: 1-223.
- Lotka A. 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: 1-460.
- Lotka A. 1932. The growth of mixed populations: Two species competing for a common food supply // *J. Washington Acad. Sci.* **22**: 461-469.
- Margalef R. 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago: 1-111.
- Mayr E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge (Mass.); London: 1-974.
- McIntosh R.P. 1985. *The Background of Ecology: Concept and Theory*. Cambridge: 1-383.
- Nicholson A.J. 1933. The balance of animal populations // *J. Anim. Ecol.* **2**: 132-178.
- Odum E.P. 1953. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: 1-384.
- Rigler F.H. 1982. Recognition of the possible: An advantage of empiricism in ecology // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* **39**, 9: 1323-1331.
- Schoener T.W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? // *Amer. Zool.* **26**, 1: 86-106.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche // *Ecology Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford: 79-113.
- Scudo F.M., Ziegler J.R. (Eds.). 1978. *The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940*. Berlin: 1-490.
- Sibly R.M., Calow P. 1986. *Physiological Ecology of Animals: An Evolutionary Approach*. Oxford: 1-179.
- Smith H.S. 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities // *J. Econom. Entomol.* **28**: 873-898.
- Tansley A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology* **16**: 284-307.
- Volterra V. 1926. Fluctuation in the abundance of a species considered mathematically // *Nature* **118**: 558-560.
- Worster D. 1977. *Nature's Economy: The Roots of Ecology*. San Francisco: 1-404.



Численность и биотопическое распределение лугового *Saxicola rubetra* и черноголового *S. torquata* чеканов на северо-востоке Украины

М.В.Банник, Ю.И.Вергелес

Второе издание. Первая публикация в 2001*

На северо-востоке Украины луговой *Saxicola rubetra* и черноголовый *S. torquata* чеканы обитают совместно с начала 1960-х годов, когда быстрая экспансия *S. torquata* в северном и восточном направлениях привела к тому, что он заселил рассматриваемый регион. В настоящее время оба вида встречаются в одних и тех же местообитаниях, поэтому проблема их сосуществования представляет значительный интерес.

Материал по численности и биотопическому распределению чеканов собирался в 1991-1993 гг. преимущественно в Харьковской области. Для учёта птиц применяли маршрутный метод Д.Хэйна (Hayne 1949) в модификации Ю.С.Равкина (1967) без ограничения ширины учётной полосы с последующим расчётом плотности населения по интервалам дальности обнаружения. При использовании для расчёта данных, полученных на маршрутах разной протяжённости, но расположенных в одном типе местообитания, плотность населения рассчитывали как средневзвешенную (Равкин, Челинцев 1990). Всего с учётами пройдено более 120 км.

Основные местообитания *S. rubetra* на северо-востоке Украины — это пойменные луга, а также суходольные остепнённые луга и степные участки по коренным берегам рек и склонам балок. В таких биотопах средняя плотность населения этого вида составляет 87.0 и 73.4 ос./км², соответственно, причём он входит в число доминантов в населении птиц (в среднем участие составляет 13.1 и 18.1%). Плотность населения луговых чеканов в биотопах первого типа варьирует в достаточно широких пределах, что соответствует естественному разнообразию этих местообитаний. Самых высоких значений она достигает в поймах малых рек лесостепной зоны, где луга с низким или средним уровнем пастбищной нагрузки перемежаются небольшими осоковыми или рогозовыми болотами, а также кустарниковыми зарослями (в среднем 109.1 ос./км²). На лугах пойм крупных рек (например, Северского Донца) со средней и высокой степенью пастбищной деградации сред-

* Банник М.В., Вергелес Ю.И. 2001. Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории северо-востока Украины // *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Казань: 67-69.

ная плотность населения луговых чеканов существенно ниже (56.0). Также достаточно низка плотность населения этого вида в поймах рек степной зоны, где значительные площади занимают тростниковые болота (42.9). Наконец, самые низкие значения средней плотности населения получены для пойменных лугов с признаками засоления на реках степной зоны (7.4 ос./км²).

Помимо естественных луговых биотопов луговой чекан гнездится на полях зерновых и картофеля на водораздельных участках (в среднем 15.2 ос./км²), а также на огородах и залежах как в поймах, так и на водоразделах. Средняя плотность его населения в таких биотопах, как правило, ниже, чем в естественных. Кроме того, гнездование *S. rubetra* отмечалось на зарастающих прудах и дамбах отстойников Сахарных заводов, где его численность выше, чем на полях, и составляет в среднем 35.0 ос./км².

Численность *S. torquata* на описываемой территории намного ниже. Наиболее обычен черноголовый чекан на пойменных лугах, где зачастую занимает территории, граничащие с огородами и залежными участками. Плотность населения составляет в среднем 5.7 ос./км² и варьирует незначительно. Весьма невысоко и участие этого вида в населении птиц луговых сообществ (в среднем 1.4%). В восточных частях обследованного региона черноголовый чекан гнездится также на меловых склонах по коренным берегам рек, как правило, занимая участки в нижней трети склона, граничащие с пойменными лугами.

Наши исследования показывают, что наблюдаемые различия в биотопическом распределении *Saxicola rubetra* и *S. torquata* на северо-востоке Украины могут быть связаны со значительными различиями в уровнях их численности. Численность лугового чекана повсеместно превышает численность черноголового. В связи с этим луговой чекан, как более многочисленный вид, занимает не только оптимальные, но и субоптимальные местообитания, к которым могут быть отнесены, например, солонцеватые луга и поля зерновых культур. В то же время численность черноголового чекана на северо-востоке Украины повсюду очень низка. В одних и тех же местообитаниях уровни численности этих двух видов могут различаться на порядок. В результате популяции луговых и черноголовых чеканов нормально существуют в условиях симбиотопии и между ними можно обнаружить лишь очень небольшую степень биотопической сегрегации.



О весенних миграциях утиных в лесостепи Сумской области

Н.П.Кныш, А.Ф.Архипенко

Второе издание. Первая публикация в 1978*

Наблюдения проведены в окрестностях города Сумы, в Сумском, Конотопском и Глуховском районах Сумской области в 1969-1977 годах.

Из 21 вида Anatidae здесь регулярно гнездятся кряква *Anas platyrhynchos*, трескунок *A. querquedula*, свистунок *A. crecca*, широконоска *A. clupeata*, красноголовый нырок *Aythya ferina*.

Начинаются миграции утиных в конце марта и заканчиваются в конце апреля–начале мая. При возврате холодов наблюдается обратный пролёт (у кряквы и гусей в марте 1973 и 1975). Пролёт многочисленных видов проходит волнами. В начале каждой волны самцы резко преобладают над самками (у красноголового нырка в 10-15, у кряквы в 7-10 раз), в конце соотношение полов почти выравнивается. На прудах Сумского рыбокомбината (около 100 га) в пике пролёта наблюдали до 600 уток в день.

Лебеди на пролёте редки. Один шипун *Cygnus olor* держался на прудах возле г. Сумы 12-16 апреля 1975.

Гуси обычны, преобладают гуменник *Anser fabalis* и белолобый *A. albifrons*, серый *A. anser* редок. Начало пролёта гусей отмечено 8 апреля 1969, 1 апреля 1970, 2 марта 1972, 31 марта 1974, 6 марта 1975, 4 апреля 1976, 13 марта 1977. В 1976 г. пролёт длился 14 сут, в 1977 г. продолжался до 24 апреля, т.е. более месяца. Направление миграций – северо-восток и север. В Глуховском районе гуси летят вдоль авто-трассы Киев–Москва.

Из речных уток (86.0% всех уток) наиболее многочислен трескунок (55.5%). Первые особи отмечены 26 марта 1969, 28 марта 1970, 27 марта 1973, 24 марта 1974, 29 марта 1975, 3 апреля 1976 и 25 марта 1977. В 1977 г. пролёт длился до 30 апреля. Начало пролёта кряквы (16.0%) зарегистрировано 27 марта 1970, 23 марта 1973, 19 марта 1974, 8 марта 1975, 3 апреля 1976 и 19 марта 1977. В 1977 г. пролёт закончился 9 апреля. Начало миграции свиязи *Anas penelope* (6.33%) отметили 31 марта 1973, 28 марта 1974, 3 апреля 1976 и 21 марта 1977. В 1976 г. пролёт длился 24 сут, в 1977 г. он закончился 20 апреля. Первые встречи свистунка (3.7%) происходили 24 марта 1974, 9 апреля 1976,

* Кныш Н.П., Архипенко А.Ф. 1978. О весенних миграциях утиных в лесостепи Сумской области // 2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата, 2: 67-69.

29 марта 1977. В 1977 г. пролёт длился 25 сут. Начало миграции шилохвосты *Anas acuta* (2.47%) отмечено 31 марта 1973, 2 апреля 1976, 22 марта 1977. Пролёт длился 12-14 сут. У широконоски (2%) прилёт отмечен 31 марта 1973, 29 марта 1975, 28 марта 1977. В 1977 г. пролёт длился 26 сут.

Единственного самца пеганки *Tadorna tadorna* наблюдали 9-14 апреля 1976. Огари *Tadorna ferruginea*, встречающиеся весной на прудах возле г. Сумы, улетают из городского парка. Серая утка *Anas strepera* встречается единичными особями, первых отмечали 2 апреля 1977, последних – 8 мая 1974.

Из нырковых (14.0% всех уток) преобладает красноголовый нырок (13.5%). Первые особи встречены 30 марта 1969, 31 марта 1974, 29 марта 1975, 9 апреля 1976, 27 марта 1977. В 1977 г. прилёт длился 28 сут. У хохлатой чернети *Aythya fuligula* (0.37%) пролёт начался 5 апреля 1973, 5 апреля 1975, 17 апреля 1976, 3 апреля 1977 и продолжался 18-30 сут. Соотношение самцов и самок – 2 к 1.

Гоголь *Viscerphala clangula* (0.13%) появлялся 31 марта 1973, 29 марта 1975, 14 апреля 1976, 28 марта 1977. Последний встречен 7 мая 1971. Морскую чернетку *Aythya marila* наблюдали 12 апреля 1973. Один белоглазый нырок *Aythya nyroca* замечен 19 апреля 1977, два самца морянки *Clangula hyemalis* – 27 апреля 1976.

Крохалей встречали нерегулярно. Лутка *Mergus albellus* (3 самца) наблюдали 9 апреля 1976, самку большого крохали *M. merganser* и 3 пары длинноносого *M. serrator* – 5 мая 1973.

