

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1068
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1068

СОДЕРЖАНИЕ

- 3533-3550 Сукцессионные изменения и эволюция экосистем
(некоторые вопросы эволюционной экологии).
В. Ф. ЛЕВЧЕНКО,
Я. И. СТАРОБОГАТОВ
- 3550-3554 О взаимоотношениях песца *Alopex lagopus*
и некоторых видов тундровых птиц.
Ф. Б. ЧЕРНЯВСКИЙ
- 3555-3560 Зимнее гнездование клеста-еловика
Loxia curvirostra в Московской области.
Д. В. ТЕРНОВСКИЙ
- 3561-3564 Новые находки гнездовых колоний большой
белой цапли *Egretta alba* в Брестском Полесье.
А. В. АБРАМЧУК
- 3564-3565 Новые данные о гнездовании серого гуся
Anser anser в Белорусском Поозерье.
В. П. БИРЮКОВ
-

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 X I I I

E x p r e s s - i s s u e

2014 № 1068

CONTENTS

- 3533-3550 Succession changes and evolution of ecosystems.
V . F . L E V C H E N K O ,
Y a . I . S T A R O B O G A T O V
- 3550-3554 Interrelations of the Arctic fox *Alopex lagopus* and
some tundra birds. F . B . C H E R N Y A V S K Y
- 3555-3560 Winter breeding of the red crossbill
Loxia curvirostra in Moscow Oblast.
D . V . T E R N O V S K Y
- 3561-3564 New finds of nest colonies of the great white egret
Egretta alba in the Brest Polesie.
A . V . A B R A M C H U K
- 3564-3565 New data on nesting of the greylag goose
Anser anser in Belorussian Poozerie.
V . P . B I R Y U K O V
-

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

Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии)

В.Ф.Левченко, Я.И.Старобогатов

*Второе издание. Первая публикация в 1990**

Вопрос о том, как эволюционируют экосистемы, очень важен, поскольку его решение – ключ к пониманию существующего разнообразия сообществ живых организмов на нашей планете, смены флор и фаун в ходе её геологической истории и ключ к пониманию своеобразия процессов макроэволюции и видообразования (Разумовский 1981; Левченко 1984а; Старобогатов 1984а, 1985, 1988; Левченко, Старобогатов 1986а,б; Starobogotov 1987).

Ещё до появления работ по самоорганизации было понятно, что свойства системы как целого в общем случае неоднозначно связаны со свойствами её отдельных элементов хотя бы потому, что система – это отнюдь не механическая сумма частей. Поэтому при изучении экосистем важно вычленять такие группы объектов рассмотрения и их характеристик, которые в пределах каждой из групп более менее определённым образом связаны между собой присущими группе причинно-следственными отношениями или, другими словами, описываются в главных чертах в рамках какой-нибудь определённой замкнутой логической структуры. Это согласуется с вытекающими из феноменологии представлениями о существовании различных уровней описания (и соответственно уровней причинности), а также выдвигаемыми современной математикой формальными требованиями полноты, которыми должна удовлетворять модель или теория.

К сожалению, нельзя сказать, что данная в общем случае вряд ли вызывающая возражения методология оказала достаточное влияние на развитие представлений об эволюции экосистем. Многие ошибочные умозаключения по этому вопросу обязаны своим происхождением тому, что смешиваются видовой («микро-») и экосистемный («макро-») уровни рассмотрения, в результате чего изменения видового состава в экосистеме интерпретируются как её эволюция, что часто ошибочно, если под эволюцией экосистемы понимать изменение только её макрохарактеристик. Ниже мы будем придерживаться именно последнего подхода, так как полагаем, что без чёткого разделения свойств системы

* Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // *Журн. общ. биол.* **51**, 5: 619-631.

как целого («макро-») и её внутренних особенностей («микро-») не избежать путаницы. В соответствии с этим экосистемы, состоящие из разных, но экологически эквивалентных видовых популяций, мы будем считать идентичными.

Другой источник ошибок связан с тем, что многие экологические процессы имеют значительную по сравнению со временем жизни человека продолжительность. Исследователи подчас не одного поколения наблюдают, как в экосистемах суши или водной среды происходят изменения, которые можно было бы назвать усложнением или, наоборот, деградацией. В последнее время изучаются также и результаты антропогенного воздействия как общее правило искажающего и ускоряющего естественные процессы в природных экосистемах. Именно в таких изменениях, относительно легко наблюдаемых, многие исследователи и ищут возможность понять пути эволюции экосистем, чаще всего забывая о циклическом характере многих из них. Между тем закономерны и многократно повторяющиеся состояния, которые фактически изучаются при данном подходе, это вовсе не эволюция, а лишь разные фазы классического сукцессионного цикла одной и той же экосистемы, и поэтому эволюционных выводов здесь непосредственно сделать нельзя. Этому также препятствует и принцип дополнительности стационарного и эволюционного аспектов живого (Старобогатов 1968, 1980, 1985; Скарлато, Старобогатов 1984). Таким образом, представления об устойчивости и эволюции экосистем, связанные своим происхождением с анализом процессов изменения этих систем, происходящих за небольшие интервалы (в масштабе времени экосистемы), мало что дают для понимания их эволюции. Эволюцию экосистемы, если это только не катастрофа, необходимо изучать за промежутки времени, значительно превышающие период сукцессионного цикла (можно считать его собственным временем экосистемы), и отвлекаясь от микроспецифичности, присущих каждой фазе сукцессии. При таком подходе мы увидим, что большинство из ныне существующих экосистем оказывается в сущности в стационарном состоянии.

Очевидно, что процессы циклической и субциклической смены структур экосистем, доминирующих в них на данный момент популяций, функциональные связи между популяциями экосистемы и внешней средой имели место во все времена существования экосистем. Тем не менее, палеонтологические данные чётко доказывают, что экосистемы с момента появления жизни на Земле претерпели существенную эволюцию.

Попробуем более детально разобраться во всем том разнообразии процессов, которые происходят с экосистемами, разделив их на две большие категории: 1) процессы, не выводящие систему из стационарного состояния, а также процессы, заменяющие одну систему другой,

существующей, как и первая, в стационарном состоянии; 2) собственно процессы эволюции экосистем.

Во избежание недоразумений отметим, что под экосистемой мы понимаем сообщество жизненных форм, симбиотически (точнее, экобиотически – Левченко, Старобогатов 1986а) взаимосвязанных между собой потоками вещества и энергии и рассматриваемых на промежутках времени, больших периода сукцессионного цикла. Вещество, участвующее в круговороте, также включено в экосистему. При этом мы учитываем, что экосистемные свойства проявляются только при размерах пространства, занимаемого сообществом, превышающих некоторую характерную для каждого сообщества величину. Любые такие или более крупные фрагменты экосистемы являются репрезентативными, так как они в стационарной среде обладают сходными свойствами. Репрезентативные фрагменты могут существовать самостоятельно. Экосистема может быть иерархической и включать в себя другие экосистемы низших уровней. Соответственно этому сукцессионные изменения на низших уровнях связаны с таковыми на высших.

Процессы, не выводящие экосистему из стационарного состояния

Процессы, не выводящие систему из стационарного состояния, т.е. процессы циклического и субциклического характера, мы вслед за большинством современных авторов называем сукцессионными. Их условно можно подразделить на несколько групп.

1. Классический сукцессионный процесс, при котором видовые популяции организмов и типы функциональных связей между ними закономерно, периодически и обратимо сменяют друг друга. Для эволюции в точном смысле здесь нет места (Левченко, Старобогатов 1986а,б; Дымина 1987), и такого рода субциклический процесс может протекать бесконечно долго в том случае, если внешние по отношению к экосистеме условия сохраняются, а среда обладает свойством самовосстановления. Хорошим тому примером может служить заиление устричников в результате жизнедеятельности организмов-эдификаторов – устриц. Это заиление ведёт к деградации устричника (за отсутствием субстрата для оседания новых поколений устриц), и если сильные штормы или мутьевые потоки (в зависимости от батиметрии и рельефа) периодически удаляют ил, то такой устричник существует неопределённо долго. Если же это не происходит, то устричник постепенно сменяется соседней экосистемой, приуроченной к илистым грунтам. Процессы такого рода в случае наземной растительности рассмотрены в работе Г.Д.Дыминой (1987).

Цикличность в таких процессах может быть весьма различной и подчас очень сложной в связи с наложением циклов разной периодич-

ности. Даже внутригодовые (сезонные) изменения экосистем относятся к этой группе. Тут нам сразу возразят – смена сезонных аспектов в высшей растительности предусматривает сохранение в разные сезоны одних и тех же организмов растений и лишь изменения фаз их вегетации. Однако именно это, последнее, означает изменение характера потоков энергии и функциональных связей в экосистеме. Если же мы возьмём, например, почвенных простейших, обитающих там же, то будет ясно, что осенью живут весьма дальние потомки тех организмов, которые здесь были весной в активном или покоящемся состоянии. При этом, разумеется, могут сильно меняться и видовой состав, и показатели обилия, и потоки энергии через популяцию каждого из видов.

При рассмотрении системы, подверженной такого рода процессам, как целостной конструкции, можно сделать вывод о том, что она самоповторяема и поэтому устойчива, несмотря на неодинаковость её характеристик в тот или иной кратковременный по сравнению с периодом сукцессионного цикла промежуток времени. Периоды разрушения и восстановления среды в случае сукцессионной системы одинаковы. Здесь мы, таким образом, имеем устойчивость на макроуровне описания, цикличность и изменяемость при описании системы в более мелком временном и пространственном масштабе.

2. «Заторможённый» сукцессионный процесс – субциклический процесс, при котором одна или некоторые фазы сохраняются неопределённо долго. Эта ситуация уже давно обращала на себя внимание исследователей и нашла своё отражение в концепции серисса и климакс-сообщества (Одум 1986; Clements 1910; Shelford 1911a,b). С первого взгляда из-за резко неодинаковой длительности фаз этот процесс не выглядит циклическим. Однако это не всегда так. Возьмём классический пример. Гарь зарастает мхами и пионерной травянистой растительностью, затем их сменяет ассоциация с малиной и иван-чаем, далее березняк, а затем неопределённо долго хвойный лес. Тем не менее, субциклическость здесь очевидна: хвойный лес (особенно в более северных районах его произрастания) постепенно истощает почву, в связи с этим усиливается покров сфагновых мхов (не нуждающихся в почвенном минеральном питании) и в конце концов на этом месте остаётся (опять же на неопределённо долгий срок) верховое болото. При чрезмерном росте болота сфагновый покров редет, открытая поверхность торфа начинает пылить, торф самовозгорается и после пожара остаётся гарь, обогащённая минеральными элементами, накопленными как в мёртвых остатках леса, так и в торфе. В итоге все может начинаться сначала.

Важно отметить, что для того, чтобы рассмотренный субциклический процесс протекал неопределённо долго, необходимо, чтобы минимальный репрезентативный фрагмент содержал представителей

всех видовых популяций, характерных для его разных стадий. Практически это эквивалентно тому, что в пределах фрагмента имеются все варианты сообществ, существующих на каждой фазе (Дымина 1987).

«Заторможённость» той или иной фазы, как, например, в случае тундровых болот, обычно обусловлена климатическими факторами, ограничивающими или, напротив, ускоряющими переход от одной фазы к другой (устойчивой). Это хорошо показано в монографии С.М.Разумовского (1981). Видовой состав и численности популяций не меняются, отбор идёт в основном в стабилизирующей форме. Неизменность видового состава и численностей влечёт за собой стабилизацию условий среды для каждой из популяций, а это в свою очередь в сочетании с морфо-функциональными и морфогенетическими ограничениями приводит опять же к неизменности видового состава (Левченко 1984а). Таким образом, имеет место устойчивость как на макро-, так и на более мелкомасштабном уровне описания. Возможны также промежуточные варианты между крайними из упомянутых здесь и в пункте 1 случаями. Сукцессионный цикл имеет тогда те или иные «пропуски» по сравнению с полным.

3. Сукцессионно-переходный процесс, который в пределе заключается в переходе от ситуации, описанной в пункте 1, к ситуациям пункта 2 или наоборот. Этот процесс может наблюдаться при относительно малых изменениях макроусловий (например, климатических), в которых находится экосистема. Эволюций при этом нет, видовой состав сохраняется, но соотношения между усреднёнными за собственное время экосистемы численностями популяций меняются. Меняются также макрохарактеристики системы (например, период сукцессионного цикла, поток энергии через систему и составляющие её популяции и т.п.), однако эти изменения также не являются эволюционными, поскольку они адаптивны и обратимы, а восстановление макроусловий приводит к возврату к исходному состоянию. Объясняется всё это тем, что диапазон изменения внешних условий здесь недостаточен для того, чтобы какие-нибудь из видов были бы элиминированы отбором или же чтобы были сняты морфогенетические ограничения на эволюцию хотя бы некоторых из них. Если указанное не соблюдается, имеется эволюционный процесс.

Движущие силы сукцессионного процесса можно обобщённо разделить на две группы, подчас действующие синхронно. Во-первых, это подгонка периода разрушения среды экосистемой к периоду самовосстановления среды. Если система разрушает среду быстрее, чем она восстанавливается, то данная система или данная её фаза неизбежно должна уступить место другой, для которой такая изменённая среда вполне пригодна, и в итоге возможно возникновение сукцессионного цикла. Естественно, что периоды самовосстановления среды всецело

определяются физико-географическими факторами. Во-вторых, это «стремление» к поддержанию баланса использования поступающей в систему энергии. В систему всегда поступает некоторое количество энергии в виде солнечной радиации (фотосинтез), аллохтонной органики, а в некоторых системах ещё и энергии, накопленной при хемосинтезе. Какое-то количество энергии рассеивается в виде тепловой в результате жизнедеятельности системы и, наконец, какое-то количество энергии в виде органического вещества уходит из экосистемы в биотический круговорот других экосистем или выходит вообще из биотического цикла в виде захороненного в осадках органического вещества. Если приход равен расходу плюс рассеяние, то данная фаза на некоторое время остаётся стабильной, если же первый превышает, то система приспособляется за счёт возрастания численности организмов, обеспечивающих экосистеме более полное использование энергии. Это может выглядеть как усложнение (хотя эволюции нет) из-за того, что становятся заметными видовые популяции, до этого времени находившиеся в угнетённом состоянии. Наконец, если первая величина меньше (дефицит поступающей энергии), то система упрощается (Odum 1957). В терминах теории информации последняя ситуация рассмотрена в статье Петтена (Patten 1959).

Эволюционные процессы

Эволюционные процессы принципиально отличаются от описанных выше тем, что они необратимы, а следовательно, и ацикличны. При этом обычно необратимо одновременно меняются как макро-, так и микро-характеристики системы. Периоды разрушения и восстановления среды здесь никак не согласованы и преобладают движущая и дизруптивная формы отбора. В силу неравномерности темпов эволюции наиболее интенсивный отбор идёт до тех пор, пока не будет достигнуто новое устойчивое макросостояние по типу первого или второго из описанных выше. Это вовсе не означает, что микроэволюция после этого полностью прекращается, она идёт заметно более медленными темпами, не меняя тех наиболее существенных характеристик и того набора массовых видов, которые мы учитываем при выделении и описании экосистем (Левченко, Меншуткин 1987).

Причины эволюции экосистем можно разделить на две категории. К экзогенным причинам можно отнести изменение физико-географических условий, приводящее к нарушению функционирования экосистем. Однако если такие изменения локальны и постепенны, то это, как правило, ведёт к смещению областей распространения экосистем, причём при восстановлении условий экосистемы могут вернуться на прежние места. Достаточные примеры этого дают нам изменения природной зональности умеренных и холодных широт Северного полуша-

рия в течение плейстоцена–голоцена. Значит, нужны более серьёзные – глобальные изменения, а они в свою очередь обычно связаны с изменениями планетарного или даже космического характера (Левченко 1984б; Левченко, Старобогатов 1986а,б). Следует подчеркнуть, что такие изменения сами по себе не приводят к «прогрессивной» эволюции*, но скорее к деградации и упрощению экосистем вследствие исчезновения части видовых популяций, хотя бы даже характерных только для одной из фаз сукцессии. Дальнейшую прогрессивную эволюцию обуславливают эндогенные или эндогенные в сочетании с экзогенными причины.

Главнейшей эндогенной причиной усложнения экосистем следует считать появление в ней новых более конкурентоспособных видов. Если учесть, что в сложившейся экосистеме появление существенно более приспособленных мутантов в любой из популяций маловероятно из-за их значительной функциональной специализации (морфогенетические и морфофункциональные ограничения) и действия стабилизирующей формы отбора, то встаёт вопрос: откуда они берутся? Чтобы понять это, мы должны вспомнить, что даже в очень функционально сложной экосистеме на границе с соседними экосистемами имеются пограничные зоны – экотоны, где взаимоотношения между популяциями не столь стабилизированы и часто неустойчивы. Именно зоны экотонов могут являться поставщикам эволюционного материала. Кроме того, среди фаз сукцессионного цикла всегда есть такие, при которых остаётся много недоиспользованной энергии. Именно в системы на таких фазах, а также в экотоны возможно вселение видов из других экосистем. Этот процесс сам по себе ещё не эволюционный, составляет необходимую предпосылку к эволюции экосистем. Развиваясь в новой для них среде, виды-вселенцы эволюционируют в новые, более приспособленные к имеющимся здесь абиотическим и биотическим условиям. В стабилизированных системах этот процесс медленный и вид приобретает заметную роль в экосистеме лишь через весьма длительное время (подчас тут сменяется даже чередой новых видов). Однако экзогенные воздействия, нарушающие функционирование экосистем, могут приводить новые виды к быстрому достижению преобладания, иными словами, создавать предпосылки к формированию новых, доселе не существовавших экосистем.

Эндогенные факторы могут приводить и к разрушению существующих экосистем путём нарушения в них функциональных связей. Мо-

* Здесь и ниже мы используем неоднозначное понятие биологического прогресса в традиционном смысле и подразумеваем не более чем известное усложнение биологических систем всех уровней, имевшее место в течение эволюции жизни на Земле. С формальной точки зрения, о прогрессе допустимо говорить, рассматривая только какой-нибудь один обобщённый параметр, описывающий изменения изучаемой системы.

делирование на ЭВМ системы из немногих функционально связанных видов при наличии мутационного процесса показывает, что при отсутствии достаточных морфогенетических ограничений в такой системе начинают появляться популяции-паразиты или, точнее, «популяции-дармоеды», использующие факторы среды системы, но ничего не дающие для существования каким-либо другим популяциям системы. Биологически это легко представить себе в виде таких ситуаций: вид растений, играющий значительную роль в образовании первичной продукции, приобрёл способность вырабатывать токсические вещества, сделавшие его непригодным для использования существующими здесь растительноядными организмами, или растительноядный организм приобрёл способность полностью спастись от поедавшего его ранее хищника. Это, конечно, упрощённые примеры, но они дают представление о том, как микроразволюционные процессы внутри экосистемы при отсутствии достаточных морфогенетических ограничений могут со временем привести к её разрушению.

Наконец, существует ещё один эндогенный фактор, проявляющийся за исторически значительные промежутки времени: это медленное, постепенное изменение среды существования экосистемы ею самой за продолжительности, много превышающие период сукцессионного цикла. Так, например, на определённом этапе эволюции биосферы, которая является предельным случаем экосистем, в атмосфере начал накапливаться кислород, что в конечном итоге привело к коренной перестройке всей системы биосферы. Это наводит на мысль о гипотетических фазах сукцессии биосферы в целом, а также об «управлении» сукцессионных процессов в экосистемах низшего уровня экосистемами высоких уровней. Внешние условия по отношению к некоторым из экосистем при этом не сохраняются и это приводит к тем или иным из рассмотренных выше изменениям.

Экологические ниши и лицензии

Понятие «экологическая ниша» — одно из основных в экологии. В связи с некоторыми разногласиями в понимании этого термина подчеркнём, что под фундаментальной экологической нишей мы понимаем характеристику вида, определяющую: 1) положение его в пространстве и времени, 2) роль в тех экосистемах, в которых он участвует и 3) положение его по отношению к градиенту абиотических факторов среды. Иными словами, фундаментальная ниша — это многомерная область, включающая характеристики пространства, времени и условий среды (как абиотической, так и биотической), при которых в принципе может существовать вид. Таким образом, мы вслед за Хатчинсоном (Hutchinson 1965) и Мак Артуром (McArthur 1968) принимаем, что фундаментальная ниша — это n -мерный гиперобъём в фазовом про-

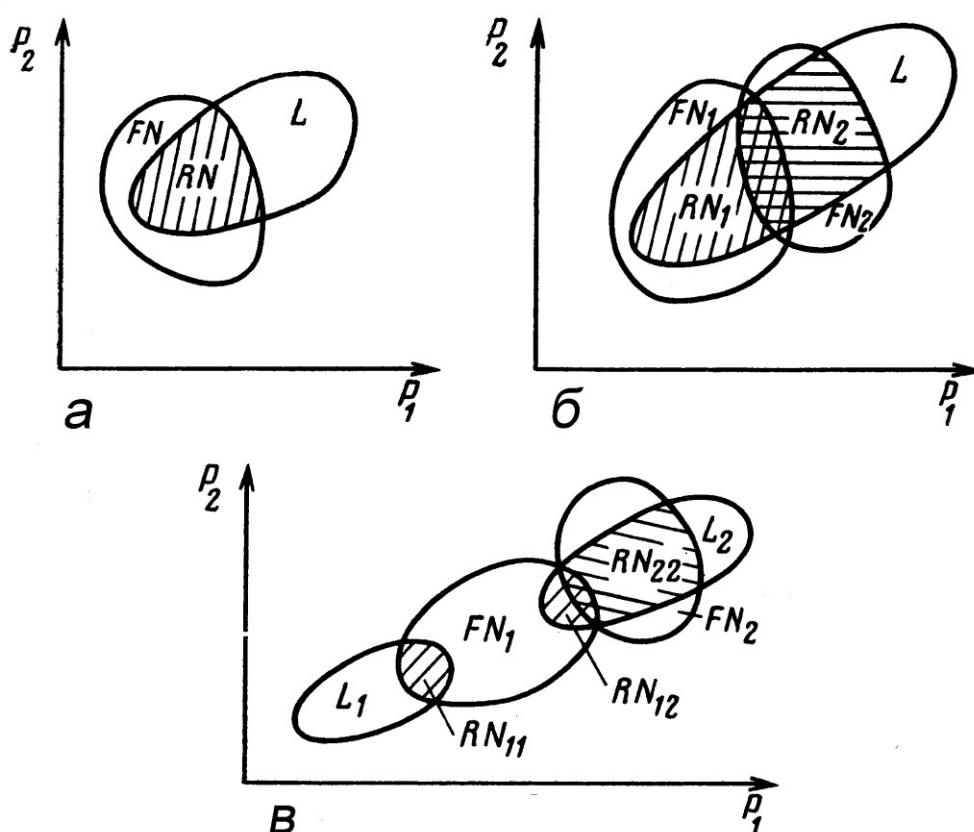
странстве, однако не «ящик» со сторонами, соответствующими экстремальным значениям, а n -мерное тело, вложенное в него. Такое понимание ближе к трактовке Гаузе (Gause 1934) и Одума (1986). Под реализованной экологической нишей мы понимаем ту же тройную характеристику, но по отношению к конкретной популяции или группе популяций вида в определённой экосистеме.

Необходимо несколько подробнее остановиться на координатах n -мерного пространства фундаментальной или реализованной ниши. Строго говоря, исходя из физических представлений о сущности жизни (Бауэр 1935; Шредингер 1972), мы должны принять, что лицензии и ниши могут возникать везде, где есть источники энергии и вещества, необходимые для жизни (Левченко 1984б; Левченко, Старобогатов 1986а), причём каждому виду энергии и каждому веществу соответствуют свои группы координат. Однако для упрощения можно говорить только об органической жизни и принять совокупность совместно встречающихся соединений как источник химической энергии, что заметно уменьшает число координат. Координаты, принимаемые исходя из такого рода рассуждений, мы будем называть обобщёнными. Кроме того, в число координат фазового пространства должны быть включены такие, которые характеризуют необходимые сопутствующие факторы и условия, в которых или при которых может быть обнаружен и использован или, напротив, блокирован тот или иной источник энергии. Наконец, поскольку в разных пространственно разнесённых частях экосистемы и в разное время условия могут различаться, сюда же должны быть включены обычные трёхмерные координаты пространства и координата времени.

В литературе часто употребляется понятие «свободная» («незанятая», «пустая») экологическая ниша. Это понятие нам представляется лишённым биологического смысла, поскольку фундаментальная экологическая ниша – это характеристика определённого вида (по часто употребляемой аналогии – его профессия), и когда вида (и притом неизвестно какого) нет, ни о какой его характеристике говорить нельзя. Чтобы охарактеризовать тот смысл, который обычно вкладывается в слова «свободная ниша», было введено понятие лицензии (Левченко 1984а; Старобогатов 1984а; Левченко, Старобогатов 1986а,б). Под лицензией мы понимаем место и функции, которые предоставляет видовой популяции или группе видовых популяций экосистема в целом. Соответственно лицензия – тоже n -мерная область условий, но уже определяемая экосистемой в целом. Если продолжить упомянутую выше аналогию, то лицензию можно сравнить со штатным расписанием, в котором возможны вакансии. Лицензию следует считать непрерывной, если возможен последовательный переход от использования совместно встречающихся источников вещества и энергии одной группы

к источникам другой группы, иными словами, если группы содержат некоторые одинаковые и доступные источники вещества и энергии.

Определённые таким образом лицензии (одна или несколько для каждого трофического уровня) обладают тем свойством, что могут использоваться как одной, так и несколькими популяциями каждая (см. рисунок). Поскольку лицензия характеризует условия среды, предоставляемые экосистемой популяции или нескольким популяциям, то размеры пространственной области, внутри которой описывается лицензия, не должны быть меньше минимального репрезентативного фрагмента экосистемы.



Примеры взаиморасположения фундаментальных ниш FN (с индексами 1 и 2 или без них, если речь идёт об одной нише), реализованных ниш RN (с теми же индексами) и лицензий L (с теми же индексами) в двумерном пространстве двух факторов P_1 и P_2 .

Изображены эволюционно неустойчивые ситуации; в процессе эволюции происходит «подгонка» FN и RN к лицензиям.

а – в лицензии L одна популяция; **б** – в лицензии две популяции, конкурирующие в области перекрывания RN_1 , RN_2 и L ; **в** – популяция 1 в лицензиях L_1 и L_2 имеет реализованные ниши RN_{11} и RN_{12} .

Сложнее обстоит дело с временным интервалом, в течение которого рассматривается лицензия. Необходимо различать: 1) «мгновенные» лицензии в определённый «момент» (точнее, за малый ограниченный интервал) времени, например меньший времени жизни наиболее короткоживущих особей экосистемы или за сезон; 2) лицензии на определённой фазе сукцессионного цикла и 3) лицензии за время, превы-

шающее собственное время экосистемы. При рассмотрении экосистем, продолжительно существующих в стационарном состоянии, достаточно ограничиться вторым и третьим вариантами усреднения, говоря же об их эволюции, не всегда можно игнорировать и первый. Отметим, что если не сделано специальных оговорок, то речь идёт о лицензиях на определённой фазе сукцессионного цикла.

Лицензии предоставляются экосистемой и повторяются на одинаковых фазах сукцессионного цикла, если экосистема не меняется. Если лицензия начинает использоваться популяциями нескольких видов, то между ними возникает конкуренция, которая может привести не только к вытеснению менее конкурентно-способных видов, но и к изменению макрохарактеристик экосистемы, например к разделению единой лицензии на несколько, что в свою очередь может повлиять и на другие лицензии, т. е. привести к эволюционным изменениям экосистемы.

Сосуществование при использовании одной лицензии несколькими видовыми популяциями повышает устойчивость экосистемы при сезонных и иных колебаниях условий внешней по отношению к экосистеме среды (Жерихин, Расницын 1980; Левченко 1984а). В этом случае можно говорить, что реализованные ниши таких популяций образуют групповую реализованную нишу, соответствующую использованной лицензии.

Если говорить не о видовых популяциях и видах, а о таксонах более высокого ранга, где сильно сказывается канализирующее влияние плана строения и функционального типа, другими словами, результаты предшествующей эволюции (Starobogatov 1987; Старобогатов 1988), то можно утверждать, что адаптивная зона макротаксона (Симпсон 1948) – это совокупность лицензий, которые могут быть использованы членами макротаксона за всё время его существования.

Механизмы эволюции экосистем и их классификация

В ходе создания и усложнения экосистемы в ней возникают новые лицензии (Odum *et al.* 1960), которые постепенно используются. Этот противоречивый процесс приводит к возникновению систем, в которых неиспользованные лицензии имеются только в экотонах и на некоторых фазах сукцессионного цикла. Именно сюда могут вселяться посторонние виды. Дальнейшая их эволюция в пределах экосистемы ведёт к образованию нового вида, уже полностью приспособленного к условиям системы. Это – эволюция экосистемы по интродукционному типу (Старобогатов 1984а, 1985; Левченко, Старобогатов 1986а,б). При этом, хотя лицензия необязательно сразу меняется, в экосистеме появляются новые реализованная и фундаментальная экологические ниши.

Сложившаяся экосистема в целом постепенно всё более приспособ-

ливается к тем абиотическим условиям, в которых она существует. Это неизбежно ведёт к постепенному изменению лицензий и экологических ниш видов, использующих их. Если в одной части области распространения экосистема приспосабливается к одним условиям, а в другой – к другим, то справедливо говорить о дивергенционном типе эволюции системы (Старобогатов 1984а, 1985) и соответственно эволюции на видовом уровне, а если система приспосабливается к постепенно меняющимся по всей области её распространения условиям, то об анагенетическом типе (Старобогатов 1985; Левченко, Старобогатов 1986а,б).

Наконец, экосистема может строиться целиком на «внутренних ресурсах», т.е. почти в точном согласии с аналогией, приведённой в работе Одума с соавторами (Odum *et al.* 1960). Это бывает, когда поступление нововселенцев крайне ограничено или просто невозможно. При этом в системе образуются и постепенно используются (как крайний случай – вследствие «эволюционных изобретений») новые лицензии, что может приводить к резким изменениям экологических ниш. Эволюция системы в этом случае идёт быстро, а морфологическая дивергенция может быть очень значительной, поскольку родственные виды вынуждены использовать весьма несходные лицензии. Это – эволюция по диверсификационному типу (Старобогатов 1984а, 1985; Левченко, Старобогатов 1986а,б).

Неправильно было бы считать, что перечисленные типы эволюции существуют отдельно. Чаще всего наблюдается их сочетание. Так, длительная диверсификационная эволюция понто-каспийских экосистем неоднократно сочеталась со вселением дрейссены из впадающих в Понто-Каспий рек. Ещё более часто сочетаются дивергенционный или анагенетический типы с интродукционным.

Можно предположить, что диверсификация в экотонах или на какой-то относительно кратковременной фазе сукцессии имела место и при возникновении первых покрытосеменных. В дальнейшем могла происходить как их дивергенция, так и интродукция. Сохранность остатков этих растений в развитых, сложившихся экосистемах крайне мала (как, например, мала сохранность остатков иван-чая, найти которые на поздних фазах сукцессии после появления леса невозможно уже через несколько десятков лет), и поэтому палеонтологические данные практически ничего не говорят о начальных этапах развития покрытосеменных.

В плане использования популяциями лицензий могут наблюдаться два предельных варианта (и помимо них ряд промежуточных):

I. В каждой из непустых лицензий экосистемы находится по одной популяции и, следовательно, имеется по одной реализованной нише. Такие экосистемы будем называть простыми. Приведённая выше классификация сукцессионных процессов подходит для этого случая

без каких-либо дополнительных оговорок. Упомянутые процессы можно описать на языке лицензий и экологических ниш. Так, ситуации «заторможенного» сукцессионного процесса (климакса) соответствует взаимообусловленная неизменность лицензий, фундаментальных и реализованных ниш, тогда как необратимым нарушениям физико-географических условий – значительное изменение лицензий и ниш в силу изменения среды (Левченко 1984а; Левченко, Старобогатов 1986а).

Ситуации циклического процесса при рассмотрении локальных областей простой экосистемы соответствуют колебания численностей (вплоть до близких к нулю значений) по типу «потребитель – ресурс» (Свирижев 1987) со значительными изменениями характеристик среды. При рассмотрении достаточно крупных пространственных областей данной ситуации соответствует непостоянная во времени мозаичная структура из фрагментов с различной плотностью представителей экосистемы. Однако это ещё не сукцессионный цикл, а тоже климакс, так как конкурентной смены одних доминирующих популяций другими в каждой локальной области не происходит. Возможна ситуация, когда две или несколько простых экосистем поочерёдно занимают одну и ту же зону мозаики. В этом случае на промежутке времени больше периода этого процесса будем иметь простую иерархическую экосистему с чередованием видовых популяций, имеющих несовпадающие реализованные ниши, и включающую в себя экосистемы более низших уровней. Лицензии и ниши в случае такого сукцессионно-циклического процесса меняются значительно, а конкуренции между представителями разных фаз (т.е. разных экосистем низших уровней) здесь практически нет.

Минимальным репрезентативным фрагментом простой иерархической экосистемы с чередованием видов является такой, который содержит представителей всех характерных видов, включает в себя экосистемы низших уровней, другими словами, все типы вариантов мозаики. В процессе сукцессии происходит их «круговорот», взаимозамещение и в итоге каждая из локальных пространственных областей проходит все фазы сукцессионного цикла.

II. В каждой из лицензий находится по несколько популяций и соответственно реализованных ниш. Такие экосистемы будем называть сложными. Для того чтобы наглядно представить себе происходящие внутри них процессы, можно проделать следующий мысленный эксперимент: заменить часть особей каждой из популяций простой экосистемы особями других, экологически близких видов, причём так, что их фундаментальные ниши в сумме составляют исходные для каждой лицензии. В случае даже небольшого перекрытия новых фундаментальных ниш внутри лицензий там будут наблюдаться межвидовая конкуренция, дивергенционные явления и необратимые микроэволю-

ционные изменения. Связи между реализованными нишами составляют здесь из совокупности связей между отдельными популяциями. В то же время во всех остальных отношениях экосистема будет вести себя как простая, а проделанная классификация будет правильно отражать явления, происходящие в экосистемах, если вместо видовых популяций и их реализованных ниш мы будем рассматривать экологические группы популяций (Серебряков 1962; Шарова 1987) в лицензиях и соответствующие этим группам групповые реализованные ниши (Левченко, Старобогатов 1986а). Понятно, что у простых экосистем объёмы видовой популяции и экогруппы совпадают, тогда как у сложных объём экогруппы больше, поскольку последняя объединяет популяции сразу нескольких видов. В одной лицензии чаще находится одна экогруппа, имеющая одну групповую реализованную нишу, хотя возможно сосуществование нескольких экогрупп с практически перекрывающимися (например, из-за морфогенетических ограничений для каждого из участвующих макротаксонов) групповыми нишами. Необратимая микроэволюция, происходящая в сложных экосистемах внутри каждой лицензии, имеет нефинальный, т.е. «нейтральный», флуктуационный, ненаправленный к «прогрессу» или «регрессу» характер (Эйген 1973) и обычно не приводит к самопроизвольному изменению макрохарактеристик экосистемы, поскольку не приводит к изменению её групповых реализованных ниш. Это же демонстрируют результаты моделирования на ЭВМ (Левченко, Меншуткин 1987). Помимо групповой реализованной ниши можно рассматривать также и групповую фундаментальную нишу для видов лицензии и адаптивную зону для этой же группы организмов лицензии; последние могут совпадать между собой, но могут быть и разными (например, в случае организмов, которые имеют несколько фаз развития).

Нефинальная микроэволюция обеспечивается анагенетическим и дивергенционным процессами, причём для малых репрезентативных фрагментов, где можно говорить о «близодействии» взаимодействия между популяциями,— первым из них, для более крупных — вторым. То, что дивергенция и эволюция на видовом уровне необязательно приводят к эволюции экосистемы, заставляет более осторожно подходить к использованию этих понятий в эволюционной экологии и выделять нефинальную эволюцию в отдельный класс процессов.

Для того чтобы сложная экосистема была устойчивой, необходимо, чтобы на каждой из фаз сукцессии любая из конкурирующих популяций могла бы сохраняться. Это возможно, если реализованные ниши каждой из популяций внутри общей групповой реализованной ниши не совпадают полностью, а у популяций в фазовом пространстве лицензий имеются области, где бы они могли существовать практически без конкуренции, что напоминает ситуацию простых иерархических

систем с чередованием видов. Как и в случае последних, это может быть реализовано через мозаичную структуру. Однако в силу частичного совпадения реализованных ниш здесь возможны ещё колебания численностей, связанные с борьбой за тот или иной ресурс, причём не приводящие к полному исчезновению каждой из конкурирующих популяций из пространственно-локальной зоны мозаики. Это позволяет говорить о конкурентном типе сукцессионно-циклического процесса в сложных экосистемах, необязательно или не всецело связанного с постепенным истощением абиотических факторов среды, хотя и частично синхронизированного изменением этих факторов.

Наконец, если сложная экосистема включена в более крупную иерархическую экосистему, то здесь, как и в случае простых экосистем, может наблюдаться периодическая смена одних экосистем другими. Все замечания относительно мозаичного характера пространственной структуры минимального репрезентативного фрагмента для сложных экосистем и различных вариантов иерархических экосистем высокого уровня, включающих в себя как простые, так и сложные, и в этом случае остаются в силе.

Таким образом, в течение сукцессионного цикла лицензии простых и сложных экосистем меняются, однако, как следует из изложенного, для них имеет место повторяемость, что связано с периодическим истощением абиотических и (или) биотических факторов среды на каждой из фаз и с восстановлением этих факторов после прохождения системой остальных фаз сукцессионного цикла. В случае простых экосистем возможны колебания численностей по типу «потребитель – ресурс». Такие колебания, хотя они и обусловлены периодическим истощением среды, в соответствии с современной терминологией ещё нельзя называть сукцессионными, поскольку здесь нет чередования доминирующих популяций. В иерархической простой экосистеме чередование неконкурирующих видов уже может иметь место и тогда говорить о сукцессионном цикле можно. Признаком того, что мы имеем дело со сложной экосистемой, имеющей групповые реализованные ниши, является межвидовая конкуренция. В сложных экосистемах и иерархических экосистемах с участием сложных экосистем низших уровней сукцессионный цикл может протекать в более мягкой по сравнению с предыдущим типом форме и не приводить к смене некоторых видовых популяций в каждой локальной области.

В соответствии с изложенным под эволюционными изменениями экосистемы следует понимать любые **необратимые** изменения, меняющие макрохарактеристики экосистемы, например те, которые приводят к переходу экосистемы от одного сукцессионного процесса к качественно новому. Необратимые микроэволюционные изменения на популяционном уровне не всегда ведут к эволюции экосистем. Напротив,

эволюция последних (в пределе – кризис) обязательно должна сопровождаться массовыми вымираниями и т.п., бросающимися в глаза резкими глобальными переменами на биотическом уровне.

Что касается вопроса видового разнообразия, то он имеет подчинённое значение по отношению к упомянутым в первых двух параграфах типам изменений. В случае сукцессионного процесса разнообразие может способствовать устойчивости, в случае эволюционного процесса – даёт больше вариантов «выбора» при переходе к новому типу устойчивости. Разнообразие внутри даже одной групповой реализованной ниши способствует устойчивости (Жерихин, Расницын 1980; Левченко 1984а). Низкое разнообразие при наличии эволюционного процесса может способствовать более быстрой эволюции некоторых из имеющихся видов.

Если мы рассмотрим итог всех этих процессов за длительные (в геологическом масштабе) периоды времени, то можно обратить внимание на то, что эволюция первичных продуцентов в экосистемах идёт прежде всего по пути повышения эффективности фотосинтеза. Оно осуществляется сначала за счёт совершенствования физиологических и биохимических механизмов, а затем за счёт увеличения фотосинтезирующей поверхности над единицей поверхности Земли. Это (особенно последнее) приводит к накоплению всё больших количеств углерода в восстановленном (органическом) состоянии, что в свою очередь расширяет возможности деятельности гетеротрофов, обуславливает их совершенствование и увеличение разнообразия. Происходит закономерная смена главнейших конструктивных особенностей экосистем (какие организмы составляют круг первичных продуцентов, как и кем используется эта продукция и сколько её остаётся не использованной) на протяжении фанерозойской истории Земли. Особенно чётко это прослеживается на эволюции пресноводных экосистем (Старобогатов 1984б). Можно отметить даже некоторый параллелизм между сменяющимися друг друга в ходе эволюции типами пресноводных экосистем и рядом трофности водоёмов (Калугина 1980, Старобогатов 1984б).

Такой общий ход эволюционных изменений позволяет наметить универсальный экологический признак прогресса в живой природе. Прогрессивными в плане увеличения устойчивости экосистем и более полного использования факторов среды следует считать такие морфологические, физиологические, поведенческие или связанные с изменением плодовитости или динамики численности изменения организмов, которые у автотрофов ведут к замедлению круговорота углерода в биосфере, а у гетеротрофов – к ускорению (Левченко, Старобогатов 1986а).

Многие из ранее существовавших типов древних экосистем существуют и ныне, однако в вытесненном состоянии, при неблагоприятных

в целом условиях, или несамостоятельно, а как та или иная фаза (чаще ранняя) сукцессии иерархической экосистемы. Сложный характер сукцессионных процессов, сложившихся за десятки и сотни миллионов лет, не даёт, как правило, оснований аналогизировать сукцессионный цикл с этапами эволюции экосистем.

Л и т е р а т у р а

- Бауэр Э.С. 1935. *Теоретическая биология*. М.; Л.: 1-206.
- Дымина Г.Д. 1987. *Онто- и филогенез. Объём основной эволюционирующей единицы фитоценозов*. Новосибирск: 1-53.
- Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция эволюционных процессов // *Микро- и макроэволюция*. Тарту: 77-81.
- Калугина Н.С. 1980. Насекомые в водных экосистемах прошлого // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР* **175**: 224-240.
- Левченко В.Ф. 1984а. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // *Методологические проблемы эволюционной теории*. Тарту: 21-23.
- Левченко В.Ф. 1984б. Физическая модель эволюции биосистем // *Журн. общ. биол.* **45**, 2: 158-163.
- Левченко В.Ф., Меншуткин В.В. 1987. Имитация макроэволюционного процесса на ЭВМ // *Журн. эволюц. биохим. физиол.* **23**, 5: 668-673.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986а. Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический // *Физика: проблемы, история, люди*. Л.: 102-142.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986б. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // *Важнейшие биотические события в истории Земли: Тез. докл. 32-й сес. Всесоюз. палеонтол. общ-ва*. Таллин: 44-45.
- Одум Ю.П. 1986. *Экология*. М.: 1-376.
- Разумовский С.М. 1981. *Закономерности динамики биоценозов*. М.: 1-232.
- Свирижев Ю.М. 1987. *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии*. М.: 1-366.
- Серебряков И.Г. 1962. *Экологическая морфология растений*. М.
- Симпсон Дж.Г. 1948. *Темпы и формы эволюции*. М.: 1-156.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1984. Филогенетика и принципы построения естественной системы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **53**: 30-46.
- Старобогатов Я.И. (1968) 2013. Практические приёмы систематики и вопрос о критерии вида // *Рус. орнитол. журн.* **22** (899): 1915-1930.
- Старобогатов Я.И. 1980. О соотношении стационарного и эволюционного аспектов в изучении живого // *Микро- и макроэволюция*. Тарту: 42-45.
- Старобогатов Я.И. 1984а. Эволюция экосистем // *Методологические проблемы эволюционной теории*. Тарту: 70-72.
- Старобогатов Я.И. 1984б. Эволюция пресноводных экосистем // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ* **223**: 24-33.
- Старобогатов Я.И. 1985. Проблема видообразования // *Итоги науки и техники. Общ. геол.* **20**: 1-94.
- Старобогатов Я.И. 1988. О соотношении между макро- и микроэволюцией // *Дарвинизм: история и современность*. Л.: 138-145.
- Шарова И.Х. 1987. *Экологическая морфология животных*. М.: 1-68.
- Шредингер Э. 1972. *Что такое жизнь? С точки зрения физика*. М.: 1-88.
- Эйген М. 1973. *Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул*. М.: 1-216.
- Clements F.E. 1910. Plant succession. Analysis of the development of vegetation // *Publ. Carnegie Inst.* **242**: 1-512.

- Gause G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: 1-163.
- Hutchinson G.E. 1965. The niche. An abstractly inhabited hyper-volume // *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play*. New Haven: 26-78.
- MacArthur R.H. 1968. The theory of the niche // *Population Biology and Evolution*. Syracuse: 159-176.
- Odum H.T. 1957. Trophic structure and productivity of Silver springs, Floride // *Ecol. Monogr.* **27**: 55-112.
- Odum H.T., Cantlon J.E., Konricker L.S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species – individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index // *Ecology* **41**: 395-399.
- Patten B.C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect // *Ecology* **40**: 221-231.
- Shelford V.E. 1911a. Ecological successions stream fishes and the method of physiographic analysis // *Biol. Bull.* **21**: 9-34.
- Shelford V.E. 1911b. Ecological succession: pond fishes // *Biol. Bull.* **21**: 127-151.
- Starobogatov Ya.I. 1987. Causes of the peculiarity of the macroevolution // *Towards a New Synthesis in the Evolutionary Biology*. Praha: 214-216.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1068: 3550-3554

О взаимоотношениях песца *Alopex lagopus* и некоторых видов тундровых птиц

Ф.Б.Чернявский

*Второе издание. Первая публикация в 1967**

Песец *Alopex lagopus* – самый многочисленный и наиболее активный наземный хищник тундровой зоны. Весьма характерные морфологические особенности и глубокие эколого-физиологические приспособления песца к условиям Севера (Шварц 1963) заставляют отнести этот вид к числу арктических автохтонов и предполагать его существование в тундровых биоценозах по крайней мере с нижнего плейстоцена. Зимой песец предпринимает широкие кочёвки, в том числе и по морским льдам, тогда как в летнее время, напротив, привязан к довольно ограниченному по площади участку обитания около выводковой норы. Принято считать, что популяции данного вида, не связанные с морским побережьем, в период размножения зависят почти исключительно от леммингов и некоторых других полёвок. Между тем песец успешно размножается и в таких местах, где мышевидные грызуны вообще отсутствуют (запад и юг Гренландии, Шпицберген). Основу ра-

* Чернявский Ф.Б. 1967. О взаимоотношениях песца и некоторых видов тундровых птиц // *Зоол. журн.* **46**, 6: 937-940.

циона песка в этих районах составляют птицы, главным образом их яйца и птенцы (Braestrup 1941; Larson 1960). Анализ литературных источников, а также собственные наблюдения приводят нас к выводу, что даже там, где имеются лемминги, хищническая деятельность песка оказывает заметное воздействие на численность некоторых видов птиц, у которых в свою очередь выработались интересные поведенческие приспособления для защиты кладки от этого хищника.

Одним из первых, кто обратил внимание на роль песка как наиболее опасного врага птиц в гнездовое время, был А.А.Бируля (1907), исследовавший Западный Таймыр и Новосибирские острова. Он упоминает о характерных гнездовых сообществах тундровых птиц, устраивающих гнёзда в непосредственной близости от мест гнездования крупных чаек, поморников, сапсанов *Falco peregrinus* и белых сов *Nyctea scandiaca*, которые успешно отгоняют песка от своих гнёзд.

С.П.Наумов (1931) установил, что в полосе типичной тундры Гыданского полуострова в годы с малой численностью мышевидных грызунов птицы, их яйца и птенцы – основная пища песцов в летнее время. А.Н.Дубровский (1937) пришёл к такому же выводу на основании наблюдений на Новой Земле. По данным А.А.Романова (1941), в тундрах Лено-Хатангского края от песцов больше всего страдают гнёзда белых *Lagopus lagopus* и тундряных *L. mutus* куропаток, некоторых куликов и воробьиных. Иногда хищнику удаётся разграбить также кладки гуменников *Anser fabalis* и белолобых казарок *Anser albifrons*. Местами песцы разоряют до 40% от общего количества гнёзд различных видов птиц.

По наблюдениям В.М.Сдобникова (1958), на Северном Таймыре песцы разоряют гнёзда всех обитающих там птиц, за исключением сокола-сапсана, мохноногого канюка *Buteo lagopus* и белой совы. Автор показывает, что в годы обилия песка при малом количестве лемминга прирост птичьего населения в тундре наименьший.

Имеются данные о гнездовании различных видов тундровых птиц вблизи гнёзд хищных птиц – таких как сапсан, мохноногий канюк, что связывается с поисками птицами защиты от четвероногих хищников (Сдобников 1959; Кречмар 1965; Леонович, Залетаев 1963). С.Ларсон (Larson 1960), анализируя состав и численность авифауны Шпицбергена и Гренландии, приходит к выводу, что хищническая деятельность песка оказывает заметное воздействие как на птиц побережий, так и на пернатых обитателей удалённых от моря участков открытой тундры. Если первые находят спасение от песцов на недоступных скалах и небольших изолированных островках, то представители второй группы (тундряная куропатка, морской песочник *Calidris maritima*, чернозобик *Calidria alpina*, исландский песочник *Calidris canutus*, галстучник *Charadrius hiaticula*, песчанка *Calidris alba* и др.) уберегают свои

кладки с помощью покровительственной окраски и специфического поведения около гнезда.

В 1964 году мы провели наблюдения на острове Врангеля за взаимоотношениями песца с гнездящимися там птицами. Во время летних пеших маршрутов и поездок на вездеходе было проведено картирование всех встреченных нор, заселённых песцами. Всего на острове с учётом данных, полученных от местных охотников, было насчитано около 100 жилых нор. Основной очаг размножения песцов располагался в районе гнездовья белых гусей *Chen caerulescens* (верховья реки Тундровой). Участки, непосредственно прилегающие к гнездовью, были заселены песцами с большой плотностью, вероятно, близкой к предельной для данного вида (2 норы на 1000 га). На остальной части острова песцовые норы распределялись более или менее равномерно, встречаясь главным образом по краям речных террас в тундре Академии и на южном побережье.

В настоящее время на острове Врангеля имеется лишь одна крупная колония белых гусей, расположенная, как уже было упомянуто, в верхнем течении реки Тундровой. Общая численность птиц, населяющих эту колонию, судя по результатам учёта в 1964 году, составляет около 300 тыс. (Uspenski 1965). Есть основания предполагать, что возникновение колониальной формы гнездования у белых гусей, лишённых покровительственной окраски, носило приспособительный характер и было направлено в основном против песца.

Сразу же после прилёта гусей песцы начинают преследовать особей, ослабленных тяжёлой дорогой, а также подранков. Здоровые птицы активно обороняются от хищников, причём оборона часто осуществляется коллективно. Позже, во время насиживания, песцы постоянно шныряют по колонии, избегая, однако, заходить в центральные её участки, заселённые гусями наиболее плотно. Гусаки, как правило, успешно отгоняют зверька от своих гнёзд, стремительно его атакуя. Иногда несколько птиц объединяются для совместной атаки. Гусыни при этом чаще всего остаются сидеть на яйцах, но иногда тоже участвуют в обороне гнезда. Тем не менее, настойчивому хищнику время от времени удаётся похищать яйца, особенно в начале насиживания, когда самки сидят не очень плотно и часто уходят на кормёжку, а также в моменты нередко возникающих среди гусей потасовок.

Приходилось наблюдать и более сложные формы поведения песца: подкравшись под каким-нибудь прикрытием, он с хриплым лаем делает несколько прыжков в сторону насиживающей пары. От неожиданности гуси обычно взлетают, а песец успевает схватить яйцо.

Пока нет возможности дать количественную характеристику тому урону, который наносят песцы врангельской колонии белых гусей, однако нужно думать, что он не так уж мал и, во всяком случае, заметно

увеличивается по направлению от центра гнездовья к его периферии. В начале июля пары гусей с выводками покидают гнездовье и уходят на север, в тундру Академии. Значительная часть гусяного молодняка попадает при этом в лапы хищников, так как защитить разбегающихся в разные стороны гусят взрослым птицам значительно труднее, чем отогнать песка от гнезда.

Интенсивность хищнической деятельности песка на гнездовье резко возрастает при неблагоприятных изменениях погодных условий, в частности во время нередких на острове летних снегопадов. Мы имели возможность наблюдать последствия такой пурги, разыгравшейся 21 июня 1964. В результате глубина образовавшегося снежного покрова достигла 30-40 см, и гусыни, ни на миг не покидавшие гнёзда, оказались заключёнными в снеговые камеры, откуда были видны лишь их головы и шеи. Песцы в полной мере воспользовались бедственным положением гусей. Утром 22 июня, пройдя по гнездовью около 5 км, мы насчитали 25 гнёзд, полностью разграбленных хищниками. Яйца были утащены или съедены тут же на месте.

Кроме основного гнездовья, удалось обнаружить две небольшие колонии белых гусей (по несколько десятков пар каждая) в среднем течении реки Гусиной и в верховьях реки Мамонтовой. Обе эти колонии группировались около гнёзд белой совы, представляя таким образом классический пример тундрового гнездового сообщества. На реке Мамонтовой по соседству с совой и белыми гусями устроила гнездо и чёрная казарка *Branta bernicla*. В другом месте рядом с белой совой гнездилась обыкновенная гага *Somateria mollissima*. Гаги, кроме того, устраивают гнёзда на косах, куда доступ песцу затруднён широкими лагунами. Немногочисленные гаги, гнездящиеся во внутренних частях острова без совиной защиты, постоянно демонстрировали весьма характерное защитное поведение: самка, сливающаяся благодаря покровительственной окраске с окружающей местностью, слетала с гнезда буквально из-под самых ног человека. Несомненно, что благодаря такому поведению гаге часто удаётся остаться незамеченной и сохранить свою кладку от песка.

Длиннохвостые поморники *Stercorarius longicaudus*, в большом количестве гнездящиеся на острове, не делают, как известно, никаких попыток замаскировать свои кладки. Зато их поведение настолько агрессивно, что песцы избегают даже появляться близ гнездовых участков этого вида. Неоднократно приходилось наблюдать, как пара поморников атаковала песка столь энергично, что зверёк то и дело был вынужден принимать оборонительную позу, сопровождая её очень характерным пронзительным лаем. Не менее энергично ведут себя около гнёзд и вилохвостые чайки *Xema sabini*, гнездящиеся небольшими колониями среди сильно заболоченных участков тундры Академии. Оби-

татели колонии обычно стремительно пикируют на любого пришельца, оберегая кладки. Видимо, этим птицам почти всегда удаётся отогнать песка от своей гнездовой территории. Тулес *Pluvialis squatarola* и камнешарка *Arenaria interpres* снимаются с гнёзд задолго до приближения песка и атакуют его поодиночке или парами, что, как правило, отвлекает внимание хищника от кладки, хотя и не гарантирует полностью её сохранность. Исландский песочник, напротив, сидит довольно плотно и отводит от гнезда, притворяясь раненым. Сходное с этим поведение около гнезда характерно для дутыша *Calidris melanotos*.

Пуночкам *Plectrophenax nivalis* удаётся сохранить от песка большинство кладок благодаря гнездованию в глубоких нишах и пустотах между камнями. Лапландские подорожники *Calcarius lapponicus* достигли высокой степени совершенства в маскировке своих гнёзд, но тем не менее урон, наносимый им песцом, довольно велик.

Все приведённые данные, таким образом, свидетельствуют о том, что хищническую деятельность песка, особенно в те годы, когда мало леммингов, следует считать важным экологическим фактором, оказывающим сильное влияние на численность многих птиц внутренней тундры. Возможно, что именно влияние песка определило многие особенности гнездового поведения различных представителей тундровой орнитофауны.

Л и т е р а т у р а

- Бируля А.А. 1907. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири // *Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд.* 17, 2: 1-157.
- Дубровский А.Н. 1937. Песец и песцовый промысел на Новой Земле // *Тр. Аркт. ин-та* 27.
- Кречмар А.В. 1965. Наземная фауна позвоночных Западного Таймыра, её экологическая и зоогеографическая характеристика. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Леонович В.В., Залетаев В.С. 1963. Под защитой сильных // *Природа* 3: 91-96.
- Наумов С.П. 1931. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова // *Тр. Поляр. комиссии АН СССР* 4: 5-106.
- Романов А.А. 1941. Пушные звери ЛеноХатангского края и их промысел // *Тр. н.-и. ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва* 17: 1-138.
- Сдобников В.М. 1958. Песец на Таймыре // *Проблемы Севера* 1: 212-220.
- Сдобников В.М. 1959. Гуси и утки Северного Таймыра // *Тр. н.-и. ин-та сель. хоз-ва Крайнего Севера* 9: 154-183.
- Шварц С.С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие // *Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР* 33: 1-431.
- Braestrup F.W. 1941. A study on the Arctic fox in Greenland // *Medd. Grönl.* 131: 1-101.
- Larson S. 1960. On the influence of the Arctic fox *Alopex lagopus* on the distribution of Arctic birds // *Oikos* 2, 2: 276-305.
- Uspenski S.M. 1965. The geese of Wrangel Island // *Wildfowl Trust Ann. Rep.* 16: 126-129.



Зимнее гнездование клеста-еловика *Loxia curvirostra* в Московской области

Д.В.Терновский

Второе издание. Первая публикация в 1954*

В литературе имеются указания о том, что клесты-еловики *Loxia curvirostra* гнездятся в любое время года. Однако о самом гнездовании клестов, особенно в зимнее время, известно мало.

В 1940/41 году в Московской области появилось много клестов-еловиков. Появление их совпало с очень хорошим урожаем еловых шишек, достигавшим по шкале Каппера высшей оценки – 5 баллов. Обилие корма создало благоприятные условия для гнездования клестов. С ноября 1940 по март 1941 года мне удалось обнаружить 8 гнёзд клестов, из них 7 в окрестностях Краснозаводска (Загорский район) и 1 в Лосиноостровской лесной даче. Над гнёздами проводились систематические наблюдения. Кроме того, в вольере содержались две семьи клестов, отловленных после вылета молодых, что позволило проследить рост и развитие птенцов. Клесты хорошо переносили неволю; старые птицы продолжали кормить птенцов. В феврале наблюдение над одним из гнёзд дополнялось киносъёмкой, отдельные кадры которой вошли в кинофильм «Крылатые путешественники».

В Московской области первые клесты в 1940 году были отмечены в сентябре. Они держались стайками, состоящими из 7-15 взрослых птиц. В октябре количество стай возросло; к концу ноября – началу декабря число их было наибольшим. С января-февраля оно стало снижаться, достигнув минимума в марте. Уменьшение числа стай было связано с гнездованием, когда стайки распались на отдельные пары. В начале апреля количество стай опять резко увеличилось и началась откочёвка клестов, которая прошла более интенсивно, чем прилёт; к середине мая клесты уже не встречались. Весенние стайки в отличие от осенних состояли из молодых и старых птиц. Зависимость между количеством стай и гнездованием клестов показана на рисунке 1.

Учёт встреченных стай проводился на маршрутах, проходящих по местам, наиболее типичным для клестов (смешанные насаждения с значительным преобладанием ели). Учёт гнездившихся птиц проводился одновременно путём: 1) нахождения гнёзд, регистрации числа поющих самцов и тревожных криков самок, обнаруживших опасность в районе гнезда (например, при появлении сойки *Garrulus glandarius*,

* Терновский Д.В. 1954. Зимнее гнездование клестов // Бюл. МОИП. Нов. сер. Отд. биол. 59, 1: 37-40.

кедровки *Nucifraga caryocatactes*, собаки), наблюдений драк между самцами, вызванных залётом чужого самца в район гнездового участка, 4) наблюдений за отдельными птицами, периодически летавшими за кормом из района гнезда.

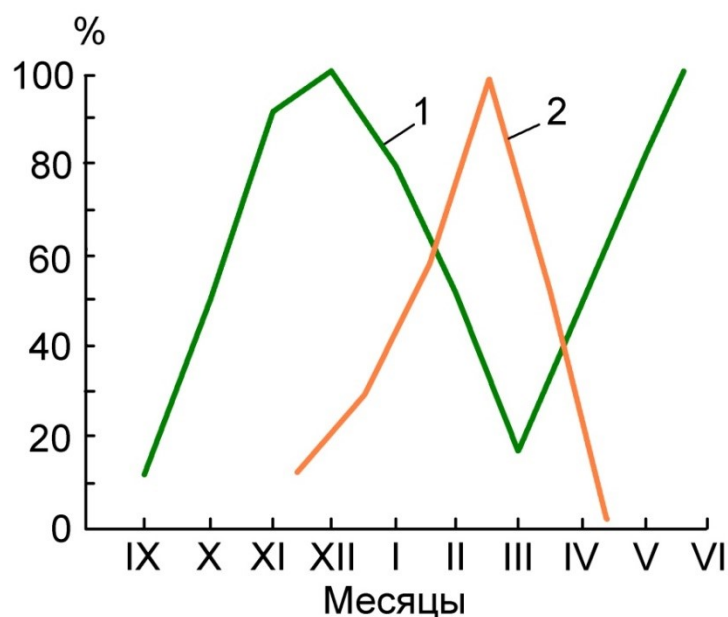


Рис. 1. Изменение количества стай и гнездящихся клестов-еловиков в Московской области с сентября 1940 по июнь 1941 года.
1 — стаи, 2 — гнездящиеся клесты.

Время нахождения гнёзд клеста-еловика *Loxia curvirostra* (по месяцам)

Дата	Число найденных гнёзд	Гнездо			Высота гнезда над землёй, м	Место нахождения
		Строящееся	С кладкой	С птенцами		
24.11.1940	1	+	—	—	7	Окр. Краснозаводска
03.12.1940	2	+	—	—	10, 12	».....»
16.01.1941	1	—	+ (2)	—	16	».....»
01.02.1941	1	+	—	—	6	».....»
15.02.1941	1	—	—	+ (3)	5.5	».....»
17.02.1941	1	+	—	—	10	».....»
24.02.1941	1	—	—	+	10	Лосиный остров

Клесты начали размножаться в конце ноября. Во второй половине ноября появились парочки птиц, наблюдались драки и пение самцов. У клеста, добытого 21 ноября, были сильно увеличены семенники (левый семенник — длина 6.8, ширина 5.0 мм, правый семенник — длина 5.8, ширина 4.8 мм). 24 ноября было обнаружено первое строящееся гнездо. Другие находки гнёзд приведены в таблице.

Гнездо строится на ели вблизи ствола или на конце ветки в месте, защищённом от ветра густыми лапами ели, покрытыми иногда толстым слоем снега. Вся забота по постройке гнезда лежит на самке. Самец в это время независимо от погоды распевает на макушке ближнего

дерева, время от времени с пением перелетая с одной маковки ели на другую. Самка вначале собирает сухие ветки ели до 20 см длиной, которые укладывает в основании гнезда. Остов гнезда сплетается из расщепленного луба коры осины, берёзы и древесных лишайников. Лоток выстилается преимущественно древесными лишайниками, изредка встречаются отдельные перья птиц. Гнездо имеет форму чаши. Размеры гнезда следующие: ширина (диаметр) в верхней части постройки 100 мм, высота гнезда 55 мм, толщина стенок 20 мм, глубина лотка – 35 мм. Во время постройки гнезда самец часто спаривается с самкой.



Рис. 2. Насиживающая самка клеста-еловика *Loxia curvirostra*.



Рис. 3. Самка клеста-еловика кормит 3-дневных птенцов

Кладка состоит из 4, реже из 3 яиц, по беловато-серому фону скорлупы которых разбросаны коричнево-красные, бурые пятна и полосы, часто сконцентрированные венчиком на тупом конце. Средние размеры яйца: длина 22 мм, ширина 16 мм, вес – 3.00-2.10 г. Яйца откладываются каждый день, обычно между 9-11 ч. Во время кладки самка часто слетает с гнезда, особенно в тёплую погоду, но по окончании кладки птица почти его не покидает (рис. 2). Так, например, 25 января за 5 ч. 20 мин самка отлучалась 2 раза на 5 и 8 мин. Заботу о кормлении насиживающей самки принимает на себя самец. Он с рассвета и до сумерек летает во всех направлениях за кормом, часто удаляясь от гнезда на 1-2 км. Он подлетает к сидящей в гнезде самке с цоканьем; при его приближении она начинает тихо посвистывать (похоже на звук «гип-гип») и, часто трясая крыльями, напоминает поведением птенца. Кормление длится 1-2 мин, в течение которых самка получает 5-7 отрыжек еловых семян. Промежуток между кормлениями в среднем составляет 35 мин. У клестов, в отличие от большинства птиц, активность при добывании корма не снижается в течение всего дня, что, очевидно, связано с коротким днём и постоянным наличием корма (еловыми семенами).

Самец охраняет свой гнездовой участок от залёта других клестов, и пришелец быстро выгоняется (минимальное расстояние между гнёз-

дами отмечено в 130 м). Совсем иначе ведут себя птицы при опасности, грозящей гнезду от врагов – сойки или кедровки, разоряющих гнёзда клестов (одно из находящихся под наблюдением гнёзд было разорено сойкой). На тревожный крик самки появляются рядом гнездящиеся соседи, принимающие деятельное участие в преследовании врага. К человеку клесты скоро привыкают, но если с людьми пришла собака, птицы долго находятся в возбуждённом состоянии: спускаются на снег, прыгают близ собаки или кружатся над головой животного. На мелких воробьиных – чечёток, снегирей, синиц и т.п. – клесты реагируют только в том случае, если они находятся в непосредственной близости от гнезда.

Насиживание длится 13 дней. Вылупление птенцов не растянуто, они появляются в один день слепыми, с редким тёмным пушком на голове и спине. Клюв у них прямой. Первое время самка редко оставляет птенцов. В двух гнёздах вылупление птенцов происходило при температуре воздуха, равной минус 35°C. Отсутствие самок, спугнутых с этих гнёзд на несколько минут, не повлияло на дальнейшее развитие птенцов. Из одного гнезда, при температуре воздуха, равной минус 24°, был взят четырёхдневный птенец; принесённый в помещение, он казался застывшим, но при постепенном обогревании начал двигаться, а затем и открывать рот, требуя корм. Отсюда можно заключить, что птенцы в раннем возрасте хорошо переносят низкую температуру, что связано с ещё не установившейся у них терморегуляцией.

В природе обогревание самкой застывших птенцов, оставленных на несколько минут, очевидно, происходит быстро, так, например, 16 февраля при температуре воздуха минус 18° в гнезде с 3-дневными птенцами, на которых сидела самка, температура равнялась +38.8°C. Температура внутри гнезда измерялась медицинским термометром.

В первый период выкармливания птенцов забота о добывании корма лежит на самце, передающем принесённый корм самке. Получив корм, самка встаёт на край гнезда, сейчас же поднимаются головки птенцов с широко раскрытыми ртами, в которые быстро отпрыгивается корм, раздаваемый птенцам, наиболее сильно реагирующим на кормление (рис. 3). Так, в одном гнезде птенец еле открывал рот, а поэтому он не получал корм и в скором времени погиб. Самка в клюве вынесла мёртвого птенца из гнезда. Покончив с кормлением, самка очищает гнездо, поедая помёт птенцов, интенсивно выделяемый ими во время кормёжки. В раннем возрасте помёт молодых состоит из плохо переваренных семян ели и, видимо, играет значительную роль в питании самки, которая сама в это время не летает за кормом.

До 4-5 дней после вылупления птенцов самка редко покидает последних, сидя в гнезде и получая корм от самца. Промежуток между кормлениями составляет в среднем 30 мин. На 5-й день у птенчиков

заметны щели открывающихся глаз. Вес птенцов достигает 9.5-10 г.

С ростом птенцов учащаются слёты самки с гнезда за кормом к подлетевшему самцу, причём наибольшее число случаев оставления птенцов наблюдается в середине дня и, очевидно, связано с повышением температуры воздуха и солнечным освещением. В феврале, в один из солнечных дней, проводилась киносъёмка. Оператор для лучшего освещения гнезда навёл зеркалом луч на неподвижно сидящую самку, которая при этом стала беспокоиться и, наконец, слетела, оставив птенцов. Несмотря на то, что освещение гнезда зеркалом продолжалось, самка после незначительного отсутствия вернулась в гнездо.

Когда птенцы достигают 11-дневного возраста, самка начинает летать за кормом вместе с самцом. У птенцов к этому времени маховые перья достигают 15 мм, на шее пуховой покров равен 10 мм. Птенчики напоминают пушистые шарики. Птенцы хорошо переносят низкую температуру воздуха благодаря густому пуховому покрову и высококалорийному корму (семена ели содержат 30% жира). Вес птенцов достигает 18-19 г. При отлёте родителей за кормом птенцы испражняются на край гнезда. Ветки, окружающие гнездо, препятствуют падению помёта на землю и под действием низкой температуры воздуха испражнения быстро замерзают, превращая край гнезда в сплошной барьер из помёта. Прилетевшая с кормом самка очищает гнездо от помёта молодых, выделяемого во время её присутствия. Помёт подросших птенцов уже не поедается, как отмечалось раньше, а выносится из гнезда. В это время помёт, видимо, уже теряет питательность, так как более взрослые птенцы хорошо переваривают семена, чему способствует появление в их желудках гастролитов (при анализе желудка 14-дневного птенца в нем обнаружены песчинки).

В первые дни после того, как за кормом начали летать оба родителя, птенцов продолжает кормить только самка. Она использует корм, полученный от самца и собранный своими силами. Самец, подлетая к гнезду, подолгу рассматривает птенцов, принимая при этом комичные позы. На 15-й день после вылупления в кормлении птенцов наравне с самкой участвует уже и самец. С ростом птенцов, когда у них увеличивается потребность в корме, учащается и кормление птенцов – промежутки между кормлениями составляют в среднем 15-18 мин. В это время кормовой участок резко сокращается, и родители собирают семена поблизости от гнезда, где у них оставались нетронутые запасы. Постепенное сокращение кормового участка к концу выкармливания птенцов имеет приспособительный характер. В период насиживания для самки нужно относительно мало корма и, чтобы его собрать, самец может далеко отлетать от гнезда, не пользуясь запасами вблизи гнезда. С выводом птенцов увеличивается количество собираемого корма, учащается кормление и по необходимости укорачиваются маршруты

за кормом. Если бы в этот период родители летали далеко от гнезда, то за короткий зимний день не смогли бы собрать необходимое количество корма для птенцов.

На 20-й день птенцы имеют серое оперение с продольными тёмными отметинами на груди. В это время появляются признаки, отличающие самца от самки: у самца на горле выступает желтоватое пятно, а через несколько дней желтеют спина и голова. Птенцы начинают выходить из гнезда на ближние ветки. На 22-23-й день они окончательно покидают гнездо. Вес при вылете доходит до 30 г. Первое время семья держится в районе гнезда, родители кормят птенцов до тех пор, пока они не смогут самостоятельно добывать корм. В отличие от большинства мелких воробьиных, кормление выводка после вылета из гнезда длится долго: оно связано с длительным процессом формирования (перекрещивания) и укрепления клюва у молодых клестов.

В.В.Мальцев (1937), разбирая вопрос загибания клюва у молодых клестов, пишет: «Перекрёст клюва клестов с правой или с левой стороны – явление, по-видимому, случайное и происходит у молодых птиц с первоначально не перекрещённым клювом при росте роговых концов челюстей. Когда челюсти встречаются концами, по мере роста, они должны перекрещиваться с той или другой стороны, так как по своей форме иного положения они занять не могут».

На основании наших наблюдений можно сказать, что загибание челюстей происходит с определённой последовательностью. На 14-й день жизни у птенца намечаются первые признаки загибания вниз конца верхней челюсти. Когда птенцы достигают 27-дневного возраста и конец верхней челюсти далеко зашёл вниз, происходит загибание вверх конца нижней челюсти. На 30-й день конец нижней челюсти начинает слегка выдаваться над верхней. Молодые упражняются над шишками, стараясь засунуть клюв под чешуйки; на 38-й день они начинают вытаскивать семена, но не окрепшие челюсти ещё не в силах ошкурить их. На 45-м дне жизни клюв молодого клеста уже способен производить работу взрослой птицы, и молодёжь приступает к самостоятельной жизни.

Во время работы я пользовался консультациями П.А.Мантейфеля. Помощь в наблюдениях и отлове клестов мне часто оказывали В.Г.Стахровский, Н.Свиридов, К.Черныш, Т.Марковская. Приношу им свою глубокую благодарность.

Литература

Мальцев В.В. 1937. О форме клюва клестов (*Loxia*) в связи с питанием семенами хвойных // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 46, 5: 280-285.



Новые находки гнездовых колоний большой белой цапли *Egretta alba* в Брестском Полесье

А.В.Абрамчук

Второе издание. Первая публикация в 2003*

В Европе гнездовой ареал большой белой цапли *Egretta alba* разорван и охватывает в основном южную и юго-восточную части континента. Наибольшая численность вида сосредоточена на юге России, Украине, а также в Австрии и Венгрии (Nagemeijer, Blair 1997). Ближайшая к территории Белоруссии гнездовая колония на Украине известна на озере Любязь Любешевского района Волынской области. В 1997 году её максимальная численность оценивалась в 23-25 пар (Горбань, Фладе 1997).

В Белоруссии большая белая цапля – редкий, сравнительно недавно начавший гнездиться вид. До настоящего времени были известны три её гнездовые колонии в Лунинецком, Пинском районах Брестской области и Хойникском районе Гомельской области (Никифоров 2001). Все они приурочены к бассейну реки Припять.

Нами большая белая цапля с конца 1990-х годов в Брестском Полесье регулярно в небольшом количестве отмечается на весенней миграции (озеро Ореховское, рыбхоз «Страдочь», рыбхоз «Руда»). Более многочисленна она в осеннее время: отмечалась на рыбхозе «Страдочь» – от 30 особей в 2000 году (Абрамчук 2001) до 100 птиц в 2002 году; на рыбхозе «Руда» (до 50 особей), на рыбхозе «Новосёлки» (до 220-250 особей). Большая белая цапля была встречена нами в октябре 2000 года на рыбхозе «Селец» (более 80 особей), в 2000 году – на осеннем, в 2002 году – на весеннем пролёте несколько особей в Беловежской пуще. В феврале 2002 года одна птица наблюдалась на зимовке на реке Мухавец в черте города Бреста (А.С.Хвалей, устн. сообщ.).

Весной 2002 года большая белая цапля на весеннем пролёте отмечена практически на всех крупных водоёмах Брестского Полесья. В мае-июне 2002 года в Брестском Полесье обнаружены две новые колонии данного вида. В этой работе приводится подробная информация об указанных колониях, а также некоторые данные по экологии вида в Брестском Полесье и на прилегающих территориях.

Колония № 1. Обнаружена во время проведения учётов птиц 7 мая 2002 на одном из прудов рыбхоза «Страдочь». Первоначально во

* Абрамчук А.В. 2003. Новые находки гнездовых колоний большой белой цапли (*Egretta alba*) в Брестском Полесье // *Subbuteo* 6: 3-5.

время учётов было отмечено около 10 больших белых цапель, причём большинство из них – взрослые птицы в брачной окраске (имели чёрный клюв). Затем при осмотре с помощью оптики колонии серой цапли *Ardea cinerea* в рогозово-тростниковых зарослях центральной части пруда «Долгий», кроме взрослых серых цапель, стоящих на гнёздах, и гнёзд с молодыми серыми цаплями, локализованных преимущественно в рогозе, в тростниковых участках колонии, обнаружено пять точек, где стояли (предположительно на гнёздах) большие белые цапли. На следующий день была предпринята попытка тотального «прочёсывания» рогозово-тростниковых зарослей. В результате, кроме гнёзд серой цапли, обнаружено 5 гнёзд большой белой цапли. Одно гнездо было пустое, а в 4 гнёздах находились кладки из 4 яиц в каждом. В отличие от гнёзд *A. cinerea*, основным строительным материалом для которых служили сухие ветки древесных растений, реже рогоз, гнёзда *E. alba* были построены исключительно либо преимущественно из тростника. При повторном посещении колонии 6 июня 2002 с целью кольцевания птенцов серой цапли все гнёзда белой цапли оказались разорёнными, однако взрослые птицы продолжали держаться на рыбхозе. К концу июля – началу августа их численность увеличилась до 40 особей (А.А.Сербун, устн. сообщ.), к началу сентября – до 100 особей.

Колония № 2. Обнаружена в начале июня 2002 года на одном из прудов рыбхоза «Новосёлки». Во время первого посещения рыбхоза 6 мая 2002 на нём было учтено не менее 13 больших белых цапель (обследовано около 40% территории). Основываясь на этих наблюдениях, 1-2 июня 2002 мы повторно обследовали этот рыбхоз с целью обнаружения колонии *E. alba*. Она была обнаружена 2 июня на одном из прудов в юго-восточной части рыбхоза и располагалась, как и в первом случае, в зарослях тростника. При осмотре в бинокль учтено не менее 8-10 гнездовых участков (по взрослым птицам, стоящим на гнёздах среди тростников). На основании некоторых особенностей поведения взрослых особей, а также по доносившимся со стороны гнёзд характерным крикам был сделан вывод о том, что в гнёздах находятся птенцы. Следующее посещение колонии было предпринято 22 июня 2002 с целью проведения кольцевания птенцов. Обнаружено 7 гнёзд больших белых цапель: 3 гнезда с птенцами, 2 гнезда пустых (свежестроенных) и 2 гнезда, затопленных, предположительно, после вылета птенцов. Гнёзда располагались группами по несколько штук в зарослях тростника недалеко от «окон» открытой воды. В гнезде № 1 находились 3 разновозрастных птенца: 2 слётка и один – в половину меньше предыдущих двух, а рядом с гнездом в воде лежал один мёртвый птенец. В гнезде № 2 находился один мёртвый птенец в возрасте около двух недель, птенец был убит самкой болотного луня *Circus aeruginosus* непосредственно перед нашим приходом (при приближении она была

нами вспугнута). В гнезде № 3 находились 5 разновозрастных, почти полностью оперённых птенцов.

Таким образом, 22 июня 2002 в районе колонии отмечено минимум 12 молодых (этого года) особей, всего на рыбхозе – минимум 25-30 молодых особей, а общая численность больших белых цапель на рыбхозе «Новосёлки» на середину лета 2002 года оценивается минимум в 50 особей. Семь птенцов *E. alba* и три птенца *A. cinerea* были окольцованы. При посещении рыбхоза в начале сентября здесь было учтено не менее 220-250 больших белых цапель. Только одна из стай этого вида насчитывала 187 особей.

Новые находки гнездовых колоний большой белой цапли в Брестском Полесье подтверждают факт экспансии данного вида в Европе в северном направлении и рост его численности в Белоруссии. На 2002 год в республике известны 5 гнездовых колоний *E. alba*: в Хойникском, Лунинецком, Пинском, Брестском и Дрогичинском районах. Все они приурочены к южным районам Белорусского Полесья и сосредоточены южнее линии Брест–Пинск–Житковичи–Брагин. На осенней миграции численность больших белых цапель возрастает до 600-700 особей, причём основная их часть концентрируется на рыбхозах «Селец», «Белое», «Страдочь» – до 100 особей на каждом из них, «Руда» – до 50, «Новосёлки» – до 250. Кроме гнездящихся, близ колоний обычно держатся неразмножающиеся белые цапли, численность которых в Белоруссии составляет не менее 50 особей.

Кроме колоний, обнаруженных в 2002 году на рыбхозах «Страдочь» и «Новосёлки», высока вероятность существования колонии *E. alba* на рыбхозе «Селец», где, по свидетельствам работников рыбхоза и нашим собственным данным, большие белые цапли последние 3-4 года регулярно в значительном количестве (до 100 особей) отмечаются осенью, а во время обследования рыбхоза 9-10 июня 2002 было учтено более 10 птиц, из которых не менее 6 были взрослыми половозрелыми (имели чёрный клюв). И хотя колония не была обнаружена (найти её летом достаточно сложно, так как отросший молодой тростник полностью скрывает и гнёзда, и птиц, стоящих на них), её существование здесь вполне возможно. Также высока вероятность существования колоний большой белой цапли на рыбхозах «Белое» и «Полесье».

Автор выражает искреннюю благодарность за помощь в проведении обследования колонии № 1 С.В.Абрамчуку, А.С.Хвалею, А.А.Сербуну, Ю.Бакуру; за помощь в обследовании колонии № 2 и кольцевании птенцов – С.В.Левому, а также А.С.Хвалею и А.А.Сербуну за дополнительно предоставленную информацию. Приведённые наблюдения утверждены БОФК (протокол от 14-16 декабря 2002).

Литература

Абрамчук А.В. 2001. Орнитофауна рыбхоза «Страдочь» и его окрестностей // *Subbuteo* 4, 1: 41-45.

- Горбань И., Фладе М. 1997. Значение верхней Припяти (Украина) для охраны птиц // Докл. междунар. науч. конф. «Экология и охрана пойм низинных болот Полесья». Минск: 32-39.
- Никифоров М.Е. 2001. Белорусская орнито-фаунистическая комиссия: обзор сообщений о наиболее редких находках за 1990-1999 гг. // *Subbuteo* 4, 1: 25-40.
- Hagemeijer E.J.M., Blair M.J. (Eds.). 1997. *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. London: 1-903.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1068: 3564-3565

Новые данные о гнездовании серого гуся *Anser anser* в Белорусском Поозерье

В.П.Бирюков

Второе издание. Первая публикация в 2003*

Все известные к настоящему времени случаи обнаружения серого гуся *Anser anser* на гнездовании в Белорусском Поозерье относятся к крупным сообщающимся мезотрофным озёрам Снуды (22 км²) и Струсто (13 км²) Браславского района. Размножение здесь этого вида предполагалось начиная с 1993 года, но было доказано только в 1996 году находкой гнезда с кладкой из 2 сильно насиженных яиц 14 мая на острове Липовец озера Снуды. Информация об этой находке опубликована (Дорофеев и др.1996).

В последующие годы отмечено постепенное заселение серым гусем и других островов этих озёр. Так как учёты гнездящихся водоплавающих птиц здесь в 1997-2002 годах выполнялись в третьей декаде мая и позже, факты гнездования серого гуся констатировались в основном по регистрациям выводков и находкам гнёзд, покинутых птенцами. Принадлежность последних определялась не только по размерам и наличию гусяного пуха, но и по достаточно крупным фрагментам скорлупы и подскорлуповых оболочек яиц, остающихся на гнезде и в непосредственной близости от него.

Всего нами обследовано 8 гнёзд, два из которых содержали кладки из 2 и 6 яиц. Шесть гнёзд располагались на островах, в 2.5-4 м от поверхности воды (открытой или с разреженной порослью макрофитов), одно – в прибрежных зарослях тростника в 1 м от кромки густого многолетнего травостоя и одно – на берегу небольшого стоячего водоёма,

* Бирюков В.П. 2003. Новые данные о гнездовании серого гуся (*Anser anser*) в Белорусском Поозерье // *Subbuteo* 6: 39-40.

находящегося среди острова Турмос и практически полностью заросшего белокрыльником болотным. Кроме того, по сообщению научного сотрудника НП «Браславские озера» В.А.Кошечева, 17 мая 2003 ещё одно гнездо серого гуся найдено им на озере Снуды на острове Красногорка. Гнездо содержало кладку из 2 яиц.

При постройке гнёзд на островах серые гуси использовали в основном ветки деревьев и кустарников, выстилая лоток сухой прошлогодней травой. В одном случае в качестве основы гнезда была использована естественным образом скопившаяся куча хвороста. Гнёзда, промеренные ещё с кладками, имели следующие размеры ($n = 3$): общий диаметр 32, 43 и 52 см, высота 18, 19 и 21 см, диаметр лотка 21, 21 и 24 см, глубина лотка 6, 7 и 7.5 см. Для постройки гнезда в зарослях тростника использовался только тростник, и оно отличалось более крупными размерами: имело диаметр 110 см и высоту 65 см.

К откладке яиц, судя по находкам гнёзд с кладками (14 мая 1996 – 2 сильно насиженных яйца; 23 мая 2001 – 6 в той или иной степени наклюнутых яиц) и степени развития птенцов в учтённых выводках, птицы приступали в конце первой или во второй декадах апреля. Продолжительность насиживания при расчёте принималась в 28 суток (Makatsch 1974).

Размеры яиц, мм: 1-я кладка: 86.9×57.8; 85.1×58.2. 2-я кладка: 87.2×56.7; 86.8×57.0; 84.4×57.9; 86.5×58.2; 84.9×58.3; 88.1×56.2. 3-я кладка (В.А.Кошечев): 80.8×56.1; 83.5×55.2. Величина учтённых майских выводков ($n = 11$) – 3-7, в среднем 4.9 птенца.

В 2002 году, по данным наших учётов, на озере Снуды гнездились 3-4 пары серых гусей, на озере Струсто – 1-2 пары; здесь же держалось около 20 не приступавших к гнездованию особей.

Л и т е р а т у р а

Дорофеев А.М., Бирюков В.П., Захарова Г.А., Наумчик А.В. 1996. Новые данные о гнездовании редких видов птиц в Белорусском Поозерье // *Вестн. Витебск. ун-та* 2 (2): 115-116.

Makatsch W. 1974. *Die Eier der Vögel Europas*. Leipzig, 1: 1-468.

