ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал



2019
XXVIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1756
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2019 № 1756

СОДЕРЖАНИЕ

1645-1655 Материалы по распространению и гнездованию ремеза *Remiz pendulinus* в Санкт-Петербурге. В. А. ФЁДОРОВ

1655-1657 Перепончатопалый галстучник *Charadrius semipalmatus* – новый вид орнитофауны Приморского края и Лазовского заповедника. В. П. ШОХРИН

1657-1659 Случай гнездование восточной малой мухоловки *Ficedula albicilla* в центральной части города Якутска. А. Г. ЛАРИОНОВ, А. Н. СЕКОВ

1659-1661 Залёт южной белой цапли *Casmerodius albus modestus* в Чуйскую долину (Северный Тянь-Шань, Киргизия). И. Р. РОМАНОВСКАЯ, Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ

1661-1662 Встреча восточной белой цапли *Casmerodius (albus) modestus* в дельте Волги. Н. Д. РЕУЦКИЙ, Г. М. РУСАНОВ, М. А. ФЁДОРОВ

1663-1678 Значение позвоночных в структуре и функционировании экосистем. А. С. СЕВЕРЦОВ

Редактор и издатель А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2019
Дата опубликования: 26 марта 2019

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXVIII
Express-issue

2019 № 1756

CONTENTS

1645-1655 Materials on the distribution and nesting of the Eurasian penduline tit *Remiz pendulinus* in St. Petersburg. V.A.FEDOROV

1655-1657 The semipalmated plover *Charadrius semipalmatus* – a new species of avifauna of the Primorsky Krai and the Lazovsky reserve. V.P.SHOKHRIN

1657-1659 The case of nesting of the taiga flycatcher *Ficedula albicilla* in the central part of the city of Yakutsk. A.G.LARIONOV, A.N.SEKOV

1659-1661 The record of the southern white egret *Casmerodius albus modestus* in the Chuy Valley (Northern Tien Shan, Kyrgyzstan). I.R.ROMANOVSKAYA, N.N.BEREZOVIKOV

1661-1662 The record of the southern white egret *Casmerodius (albus) modestus* in delta of the Volga river. N.D.REUTSKY, G.M.ROUSSANOV, M.A.FEDOROV

1663-1678 The importance of vertebrates in the structure and function of ecosystems. A.S.SEVERTSOV

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2019

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1756**: 1645-1655*

Материалы по распространению и гнездованию ремеза *Remiz pendulinus* в Санкт-Петербурге

В.А.Фёдоров

Владимир Аркадьевич Фёдоров. Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: va_fedorov@mail.ru

Поступила в редакцию 22 марта 2019

В последние десятилетия наблюдается заметное расширение ареала ремеза *Remiz pendulinus* в северном и северо-восточном направлениях. История его расселения в странах Балтии и на Северо-Западе России подробно описана А.В.Бардиным и Э.В.Григорьевым (2017). Этот процесс начался примерно в середине XX века и продолжается в настоящее время.

В Санкт-Петербурге случаи обнаружения гнёзд данного вида особенно участились в XXI столетии. Находили как старые постройки, которые становятся хорошо заметными после опадания листвы, так и жилые гнезда. Целью данной работы является попытка обобщить все имеющиеся данные о характере распространения и особенностях гнездования ремеза в нашем городе.

Начиная с 2007 год, при работе в административных границах города Санкт-Петербурга автор уделял этому виду повышенное внимание. Всего за период работы в 2007-2018 годах в городе и его ближайших окрестностях нам удалось обнаружить 161 жилое и строящееся гнездо ремеза, а также несколько старых, прошлогодних построек.

При выявлении мест обитания этого вида широко использовался метод звуковых аттрактантов (воспроизведение голоса ремеза). В подходящих местах включалась соответствующая запись: свист и фрагменты песни. Ремезы довольно активно реагировали на неё на разных этапах гнездования, что существенно облегчало задачу их обнаружения. Этот метод был основным при поисках мест размножения птиц.

При описании найденных гнёзд ремеза обязательно регистрировалась порода (вид) дерева, на котором построено гнездо, а также определялась высота его расположения. В гнёздах, размещённых сравнительно невысоко (до 5 м) она измерялась с помощью рулетки и, если это требовалось, небольшого шеста. При более высоком расположении гнезда этот показатель определялся «на глаз» либо с помощью самодельного высотомера (Мельников 2004).

Первое свидетельство гнездования ремеза в окрестностях Ленинграда (Санкт-Петербурга) получено лишь в начале 1970-х годов, когда

В.Д.Ефремов нашёл два старых гнезда на южном берегу Финского залива. Об этой находке сообщается в книге «Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий» (Мальчевский, Пукинский 1983), при этом место обнаружения обозначено как «под Ленинградом на Знаменке». В данном случае речь идёт не об усадьбе «Знаменка», расположенной между парком «Александрия» и усадьбой «Михайловка», а о так называемых Знаменских болотах. Это участок побережья, расположенный гораздо ближе к центру города, между устьями речек Красненькой и Дудегрофки. Здесь В.Д.Ефремов проводил свои наблюдения в 1960-1970-х годах.

Следующие доказательства размножения ремеза относятся к 1980-м годам. В августе 1983 года Р.А.Сагитов (устн. сообщ.) нашёл гнездо текущего года на южной окраине города – между Пулковским шоссе и Авиагородком. Годом позже, в 1984 году, Е.Н.Смирнов (1986) нашёл три гнезда ремеза в районе Стрельны, на южном берегу Финского залива. Два из них были новыми и одно прошлогоднее. В одном из гнёзд удалось определить дату откладки первого яйца (8 мая) и величину полной кладки (9 яиц). В 1988-1989 годах Е.Н.Смирнов (устн. сообщ.) нашёл несколько старых гнёзд на юго-восточной окраине города в конце Народной улицы. Ещё одно гнездо ремеза (старое) было найдено Е.Н.Смирновым (2004) в районе Пулково.

В 2000-х годах количество находок гнёзд этого вида значительно увеличилось. С.Л.Занин (2008) обнаружил нескольких старых гнёзд в юго-западной части города. Три гнезда (одно в 2007 году и два в 2008 году) он нашёл на берегу залива в устье речки Красненькой (примерно в том месте, где гнёзда ремеза находил В.Д.Ефремов). Ещё одно гнездо было найдено между железнодорожными платформами Дачное и Ленинский проспект.

В апреле 2008 года на восточной окраине Санкт-Петербурга между посёлками Кудрово и Заневка «гнездо на стадии завершения строительства» обнаружил Д.Н.Фёдоров, о чём сообщает В.М.Храбрый (2015). Кроме этого, строящееся гнездо было найдено 5 мая 2008 года в том же месте, между посёлками Кудрово и Заневка (Четверикова 2009). Впоследствии оно погибло. К сожалению, В.М.Храбрый (2015) в своей книге допустил неточность и датировал гнездо, о котором сообщает Т.Г.Четверикова 2009 годом, что неверно. Обе находки относятся к 2008 году. Вполне вероятно, что речь в данном случае идёт об одном и том же гнезде. Однако поскольку координаты его местоположения не приводятся, уточнить этот факт уже не представляется возможным.

В феврале 2009 года старое гнездо ремеза удалось найти во Фрунзенском районе города, несколько юго-восточнее парка Интернационалистов (Горелов, Кичко 2009). В последующие годы в том же месте уже жилые гнезда ремезов находил С.Л.Занин (устн. сообщ.).

Впервые в период размножения на территории Санкт-Петербурга нам удалось зарегистрировать ремезов в 2005 году. Это произошло на южной окраине города между железнодорожными станциями Купчино и Шушары. Птиц наблюдали 17 мая и 16 июня. Гнездо обнаружить не удалось, хотя поиски в данном случае не были очень тщательными.

Первое гнездо ремеза было найдено в 2007 году в Сосновой Поляне на комплексе прудов-отстойников бывших очистных сооружений. Эта территория уже описана довольно подробно в сообщениях о других редких птицах (Фёдоров 2015; Фёдоров, Попова 2013). Пруды-отстойники зарастают тростником *Phragmites australis*, рогозом широколистным *Typha latifolia* и другими водно-болотными растениями. Они окружены мелколесьями, ивняками, сырыми лугами, болотцами, пустырями и небольшими прудами. Координаты центральной части этого комплекса 59º48.48′ с.ш., 30º 08.65′ в.д.

Первое посещение этого места пришлось на 25 мая 2007 года, когда ремезов наблюдали на двух удалённых друг от друга участках. В следующий визит, 10 июня, удалось обнаружить строящееся гнездо. Оно было почти закончено, не хватало лишь лётной трубки. Его активно достраивали две птицы. В следующий раз данная территория посещалась лишь 2 июля. Гнездо оказалось брошенным, оно почти не изменилось после предыдущего визита. Однако приблизительно в 200 м от гнезда на иловых площадках был замечен выводок. Птенцы (не менее шести) уже хорошо летали, но ещё получали корм от родителей.

В 2008 году здесь было найдено уже 5 жилых гнёзд. В 2009 году численность ремеза на этой территории была максимальной. В тот сезон здесь обнаружено 20 гнёзд. Затем произошёл спад численности. В 2010-2012 годах район этих прудов стал местом специальных совместных исследований биологии ремеза. Их результаты пока опубликованы лишь в виде тезисов (Попова, Фёдоров 2013). В этот период поиск гнёзд производился более тщательно и целенаправленно. Однако итоги оказались скромнее, чем в 2009 году. Всего удалось найти 12 гнёзд в 2010 году, 15 – в 2011 и 18 – в 2012 году.

Очевидно, динамика численности ремеза в этом районе в 2007-2012 годах примерно отражала ситуацию с данным видом на окраинах города в целом: наблюдалась тенденция к общему росту численности вида с периодическими её падениями и заметными годовыми флуктуациями. К сожалению, в 2012 году на отстойниках и на прилегающих к ним территориях начались серьёзные хозяйственные преобразования. В итоге многие участки, где обитали ремезы, были утрачены (засыпаны строительным грунтом). Поэтому начиная с 2013 года это место уже нельзя было использовать в качестве «модельной площадки» для мониторинга численности данного вида, хотя ремезы в небольшом числе продолжали здесь гнездиться.

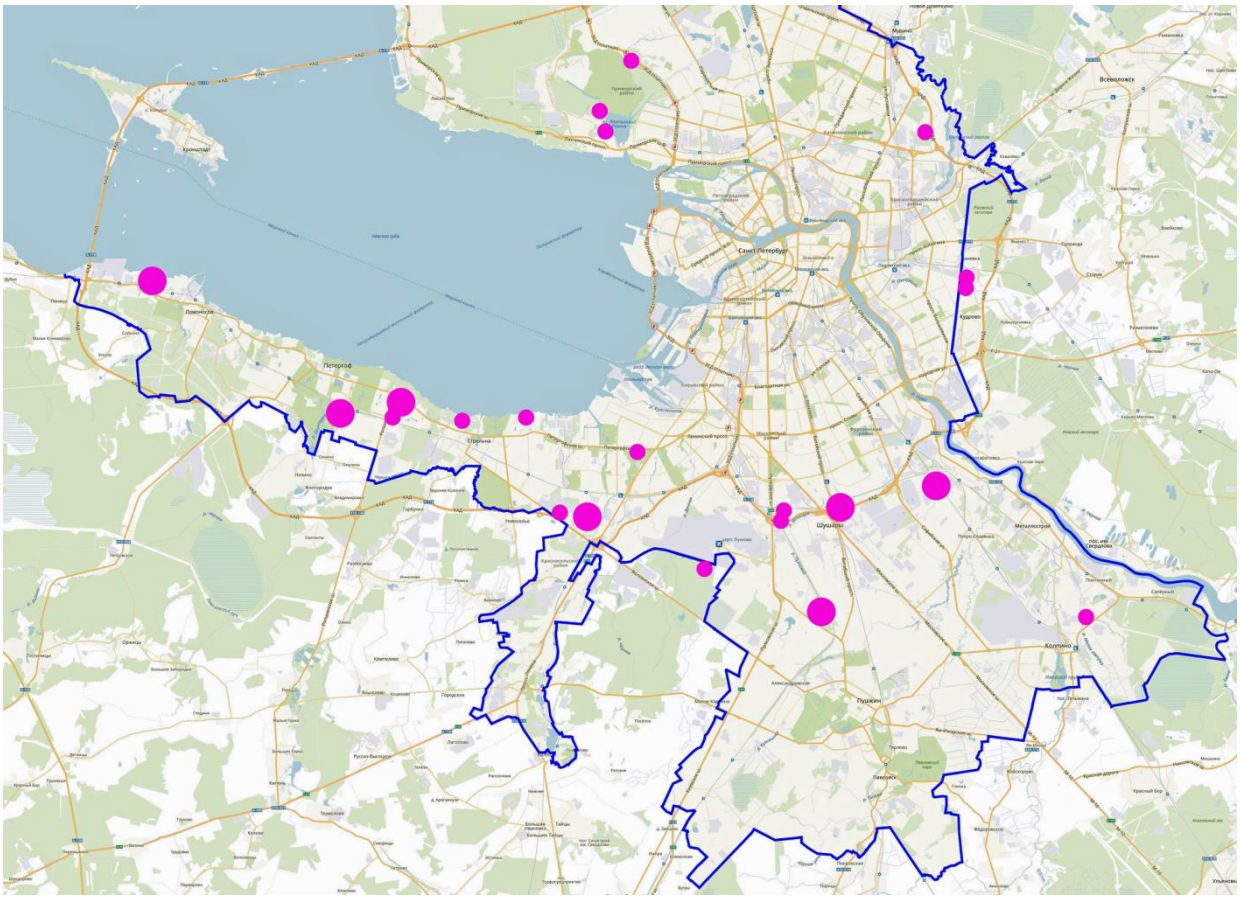


Рис. 1. Местоположение гнёзд ремеза, найденных автором в 2007-2018 годах в Санкт-Петербурге и его окрестностях. Большие кружки – групповые поселения, маленькие кружки – одиночные гнёзда; синяя линия – административная граница Санкт-Петербурга.

Помимо Сосновой Поляны, местом регулярного гнездования ремеза на южных окраинах города был участок между железнодорожными станциями Купчино и Шушары. Здесь, начиная с 2009 года, практически ежегодно удавалось обнаружить 2-4 гнезда. Также регулярно небольшое поселение ремезов формировалось на водоёме, расположенном в районе Пулково около железнодорожной ветки Санкт-Петербург – Гатчина-Варшавская, напротив комплекса «Экспофорум». Отдельные гнёзда и небольшие групповые поселения, которые характерны для данного вида (Бардин, Григорьев 2017), находили также в других точках на южных окраинах города: на участке между станцией Рыбацкое и Южной ТЭЦ, в Колпино, в районе аэропорта Пулково, а также вдоль всего южного берега Невской губы: в Кронштадтской Колонии, Петергофе, Знаменке, Стрельне (рис. 1).

Таким образом, на южных окраинах Санкт-Петербурга, до границы сплошной городской застройки ремез гнездится во многих местах. Кроме того, по «экологическим коридорам», в качестве которых может выступать побережье залива, а также «полосы» парков и просто зелёных зон, скверов и пустырей вдоль шоссе и железных дорог, эти птицы проникают непосредственно в городские кварталы. О гнездовании в устье речки Красненькой и в районе парка Интернационалистов уже сооб-

щалось. Также автору этих строк в 2014 году удалось обнаружить жилое гнездо ремеза в Полежаевском парке, что на пересечении Петергофского шоссе и проспекта Маршала Жукова (рис. 2).



Рис. 2. Гнездо ремеза *Remiz pendulinus* в Полежаевском парке. На заднем плане хорошо виден «приметный» дом, расположенный по адресу Петергофское шоссе 17, корпус 1. 28 апреля 2014. Фото В.А.Фёдорова.

На восточных окраинах города гнезда ремеза также были обнаружены в нескольких местах. В 2012 году жилое гнездо этого вида найдено в районе Уткиной Заводи, рядом с Правобережной ТЭЦ (автору были переданы качественные фотографии данного гнезда). Е.Н.Смирнов поделился с нами сведениями об известных ему находках гнёзд в этом районе, сделанных другими любителями птиц. В 2005 году около Ржевки старое гнездо нашёл Д.Н.Фёдоров, а в 2002 году Е.В.Егоров обнаружил 2 старых гнезда в районе Колтуш, уже на территории Ленинградской области. В 2009 году нам удалось найти 2 жилых гнезда в районе Кудрово, немного севернее реки Оккервиль. Судя по описанию, это то самое место, где годом ранее было обнаружено гнездо или гнёзда (Четверикова 2009; Храбрый 2015). Формально это территория Ленинградской области, но она непосредственно примыкает к границе города.

В 2012 году строящееся гнездо найдено нами на северо-восточной окраине города на отстойниках очистных сооружений совхоза «Ручьи», рядом с КАД. Необходимо отметить, что годом ранее это место посещалось несколько раз, однако, несмотря на специальные поиски, ремез обнаружен не был.

Хотя северные окраины и пригороды Санкт-Петербурга на предмет присутствия ремеза исследованы гораздо хуже, по-видимому, его чис-

ленность здесь заметно ниже. Находок в этом районе совсем немного. В частности, Ю.Н.Бубличенко и В.М.Храбрый (2011) пишут об обнаружении старого гнезда в пойме реки Сестры в 2006 году. Нами этот район был обследован в 2011-2012 годах. Ремез относился к числу видов, поиски которых велись специально, но птиц найти не удалось. Кроме того, В.М.Храбрый (2011) сообщает о находке старого гнезда осенью 2010 года в районе посёлка Александровская, а Н.П.Иовченко (2012) обнаружила недостроенное гнездо текущего года 2 августа 2009 в Гладышевском заказнике. Единственным местом в северной части города, где этот вид в последние годы гнездился регулярно, является Юнтоловсий заказник и его ближайшие окрестности (Фёдоров 2016). Да и здесь ежегодно удавалось найти лишь одно-два гнезда, причём обычно они располагались в разных местах.



Рис. 3. Самец ремеза *Remiz pendulinus* на строящемся гнезде с пучком строительного материала в клюве. Основным источником материала служили сухие соцветия рогоза широколистного, что установлено прямым наблюдением. Кроме этого, происхождение «пуха» выдаёт его цвет. Район усадьбы «Знаменка». 17 мая 2017. Фото М.Ю.Забалдина.

В качестве итога мы можем констатировать, что в настоящее время ремез на окраинах и в окрестностях Санкт-Петербурга может считаться хотя и немногочисленной, но регулярно гнездящейся птицей. При этом основные известные места его гнездования сконцентрированы вдоль южного берега Финского залива и на южных окраинах города.

Данных о размножении ремеза в Ленинградской области немного. Гнёзда, найденные рядом с административной границей города в данном случае вряд ли стоит принимать в расчёт, поскольку их нахождение на территории области лишь формально. Даже находки в Колтушах относятся к ближайшим окрестностям Санкт-Петербурга.

До недавнего времени был известен лишь единственный случай гнездования ремеза в отдалении от города. В 1998 году старое гнездо было найдено на рыборазводных прудах в посёлке Коваши невдалеке от южного берега Финского залива, примерно в 25 км от административной границы Санкт-Петербурга (Дорофеева, Кудрявцева 1998). В декабре 2016 года 3 старых гнезда ремеза были найдены в низовьях реки Оять на востоке области (Пчелинцев 2017). Несомненно, при специальных поисках этого вида будут выявлены и другие места гнездования ремеза за пределами города. Однако на данный момент можно констатировать, что в отличие от территории Санкт-Петербурга, в Ленинградской области ремез пока остаётся очень редким видом.

Для размножения в нашем регионе ремез использует открытые и полуоткрытые сырые, главным образом вторичные местообитания. Это могут быть зарастающие сельскохозяйственные угодья и пустыри, прибрежные высокотравные луга, заброшенные карьеры и бывшие торфоразработки с куртинами кустарниковых ив и небольшими группами деревьев или лесными колками из мелколиственных пород, прежде всего берёзы. Обязательным условием является наличие поблизости водоёма, зарастающего тростником и/или рогозом широколистным. Наличие последнего в непосредственной близости от гнезда наблюдалось в местах гнездования этих птиц практически повсеместно. Дело в том, что основным строительным материалом для ранних гнёзд ремеза всегда служил пух, который птицы выдёргивали из сухих соцветий этого растения (рис. 3). Позднее, когда наступал период плодоношения ив, уже их пух использовался для сооружения гнёзд.

В литературе нередко можно встретить утверждение о склонности ремеза строить свои гнёзда над водой. Например, М.А.Воинственнский (1954) прямо указывает, что «гнездо обыкновенного ремеза помещается ... чаще всего над водой». Среди найденных нами гнёзд над водой было размещено только 9, что составило 5.6% от общего числа.

Из 161 гнезда ремеза, обнаруженного нами в Санкт-Петербурге и его окрестностях, 17 (10.6%) располагалось на высоте менее 2 м, 109 (67.7 %) – на высоте 2-5 м, 34 (21.1 %) – 5-10 м и 1 (0.6%) гнездо находилось на высоте более 10 м. Самое низкое гнездо найдено в 2009 году в Сосновой Поляне и размещалось на высоте 1.2 м. Оно было построено над водой. Самое высоко расположенное гнездо найдено в 2014 году в районе Южной ТЭЦ на берегу реки Мурзинки. Оно было построено почти на макушке большой берёзы на высоте около 16 м.



Рис. 4. На окраинах Санкт-Петербурга ремезы *Remiz pendulinus* обычно строили гнёзда на берёзах. Окрестности железнодорожной станции Рыбацкое. 1 мая 2014. Фото В.А.Фёдорова.



Рис. 5. Из любого правила бывают исключения. Это гнездо ремеза *Remiz pendulinus* построено на черёмухе. Сосновая Поляна. 19 мая 2014. Фото В.А.Фёдорова.

Породы деревьев, на которых ремезы располагали гнёзда в Санкт-Петербурге и его окрестностях (n = 161).

Порода (вид) дерева	Число гнёзд: n (%)
Берёза *Betula* spp.	137 (85.0 %)
Осина *Populus tremula*	2 (1.2 %)
Ольха чёрная *Alnus glutinosa*	2 (1.2 %)
Черёмуха *Padus avium*	1 (0.6 %)
Ива *Salix* spp.	19 (11.8 %)
Из них: Ива козья *S. caprea*	9 (5.6 %)
Ива пятитычиночная *S. pentandra*	8 (5.0 %)
Ива ломкая *S. fragilis*	1 (0.6 %)
Ива чернеющая *S. myrsinifolia*	1 (0.6 %)

Среди древесных пород для постройки гнёзд в нашем регионе ремезы, несомненно, предпочитали берёзу *Betula* spp. На этом дереве располагалось 137 гнёзд (рис. 4). В тех случаях, когда определялась видовая принадлежность дерева, это была берёза повислая *Betula pendula*. По 2 гнезда было построено на осинах *Populus tremula* и чёрных ольхах *Alnus glutinosa*. Ещё 1 гнездо размещалось на черёмухе *Padus avium* (рис. 5). На ивах *Salix* spp. было построено 19 гнёзд. Из них 9 располагалось на иве козьей *S. caprea*, 8 – на иве пятитычиночной *S. pentandra*, 1 – на иве ломкой *S. fragilis* и 1 – на кустарниковой иве чернеющей *S. myrsinifolia* (см. таблицу).



Рис. 6. Молодой ремез *Remiz pendulinus* зимой в тростниках на берегу Финского залива. Петергоф. 17 января 2014 года. Фото С.Г.Клочева.

В нашей местности ремезы весной появляются в первой половине апреля. Самая ранняя встреча этой птицы зарегистрирована 10 апреля 2010 в Юнтоловском заказнике (Фёдоров 2016). Время отлёта неизвестно. В сентябре ремезов наблюдали многократно, но очевидно, что они могут встречаться и позднее. Известна зимняя встреча ремеза в Санкт-Петербурге: 17 января 2014 С.Г.Клочев наблюдал и сфотографировал молодую птицу в тростниковых зарослях на берегу Финского залива в Петергофе (рис. 6).

Автор благодарен С.Л.Занину, Р.А.Сагитову и Е.Н.Смирнову за сообщения о найденных гнёздах, М.Ю.Забалдину и С.Г.Клочеву – за фотографии. Отдельное спасибо В.Д.Ефремову, который уточнил местоположение обнаруженных им гнёзд.

Литература

Бардин А.В., Григорьев Э.В. 2017. Об экспансии ремеза *Remiz pendulinus* и его находках в Новоржевском районе Псковской области // *Рус. орнитол. журн.* 26 (1390): 75-83.

Бубличенко Ю.Н., Храбрый В.М. 2011. Птицы // *Природа Сестрорецкой низины*. СПб: 210-225.

Воинственский М.А. 1954. Семейство синицевые Paridae // *Птицы Советского Союза*. М., **5**: 725-784.

Горелов Р.А., Кичко А.А. 2009. Случай гнездования ремеза *Remiz pendulinus* во Фрунзенском районе Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **18** (466): 298.

Дорофеева М.Ю., Кудрявцева М.Ю. 1998. Находка гнезда ремеза *Remiz pendulinus* в Ломоносовском районе Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **7** (53): 26.

Занин С.Л. 2008. Новые находки гнёзд ремеза *Remiz pendulinus* на юго-западе Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **17** (401): 265.

Иовченко Н.П. (2012) 2015. Значение водно-болотных угодий Санкт-Петербурга для сохранения популяций некоторых редких видов птиц, обитающих на границе ареала // *Рус. орнитол. журн.* **24** (1157): 2202-2209.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана*. Л., **2**: 1-504.

Мельников М.В. 2004. Методика простейшего инструментального определения высоты расположения гнезда // *Рус. орнитол. журн.* **13** (252): 140-142.

Попова Т.М., Фёдоров В.А. 2013. Материалы по биологии размножения ремеза *Remiz pendulinus* на окраине Санкт-Петербурга // *Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии: материалы международ. науч. конф*. Томск: 91, 215.

Смирнов Е.Н. (1986) 2005. О размножении ремеза *Remiz pendulinus* в Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **14** (283): 282-285.

Смирнов Е.Н. 2004. Ремез *Remiz pendulinus* (Linnaeus, 1758) // *Красная книга природы Санкт-Петербурга*. СПб.: 153.

Пчелинцев В.Г. 2017. О находке гнезда ремеза *Remiz pendulinus* на востоке Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* 26 (1388): 14-17.

Фёдоров В.А. 2015. Новые данные о распространении и гнездовании желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola* в Санкт-Петербурге и Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **24** (1097): 223-233.

Фёдоров В.А. 2016. Птицы Юнтоловского заказника (Санкт-Петербург) // *Рус. орнитол. журн.* **25** (1270): 1189-1249.

Фёдоров В.А., Попова Т.М. 2013. Случай гнездования черношейной поганки *Podiceps nigricollis* на окраине Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **22** (860): 762-767.

Храбрый В.М. 2011. О встречах редких и малоизученных птиц Ленинградской области и Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **20** (669): 1313-1319.
Храбрый В.М. 2015. *Птицы Петербурга: Иллюстрированный справочник*. СПб: 1-463.
Четверикова Т.Г. 2009. Находка гнезда ремеза *Remiz pendulinus* на северо-восточной окраине Санкт-Петербурга // *Рус. орнитол. журн.* **18** (467): 344.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1756**: 1655-1657*

Перепончатопалый галстучник *Charadrius semipalmatus* – новый вид орнитофауны Приморского края и Лазовского заповедника

В.П.Шохрин

Валерий Павлинович Шохрин. Объединённая дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г.Капланова и национального парка «Зов тигра». Ул. Центральная, д. 56, село Лазо, Приморский край, 692980, Россия. E-mail: shokhrin@mail.ru

Поступила в редакцию 24 марта 2019

Область гнездования перепончатопалого галстучника *Charadrius semipalmatus* Bonaparte 1825 находится в Северной Америке: Аляска, Северная Канада, Алеутские острова. Зимовки на побережье Северной, Центральной и Южной Америки, на островах Карибского моря, Гавайи и Галапагос (Нечаев, Гамова 2009; и др.). На территории России перепончатопалый галстучник гнездится на крайнем востоке Чукотского полуострова (посёлки Нешкан, Лаврентия, бухта Провидения, лагуна Кивак и др.) (Томкович, Сыроечковский 2005; Лаппо и др. 2012) и, предположительно, на острове Врангеля (Стишов и др. 1991; Стишов, Придатко 2019). Численность вида, по-видимому, возрастает как в Америке, так и на Чукотке (Лаппо и др. 2012). Отмечены залёты на остров Геральд в июне 1988 года (Стишов 1990) и остров Беринга 13-14 июля 2014 (Мамаев 2014). В Японии этого галстучника наблюдали на острове Хонсю в ноябре 2006 – мае 2007 (Check-list… 2012).

Впервые для Приморского края встреча с взрослым самцом перепончатопалого галстучника состоялась на морском побережье Лазовского заповедника в бухте Просёлочная (Тачингоу) (43º01' с.ш., 134º 07' в.д.) 16 июля 2018. Первоначально птица была ошибочно определена как галстучник *Charadrius hiaticula* (Шохрин 2019). Весь период наблюдений (16-20 июля) особь держалась на песчаном берегу моря, кормилась, перелетала и выглядела вполне здоровой (см. рисунок).

В сравнении с другими куликами, которых отмечали на пляже в этот период, галстучник был несколько крупнее малого зуйка *Charad-*

rius dubius и заметно уступал в размерах уссурийскому зуйку *Ch. placidus*. Правильность определения вида подтверждена членами Фаунистической комиссии по куликам.



Перепончатопалый галстучник *Charadrius semipalmatus*. Приморский край, Лазовский заповедник, бухта Просёлочная. 18 июля 2018. Фото В.П.Шохрина.

Автор выражает искреннюю благодарность А.И.Мацине (Экоцентр «Дронт», Нижний Новгород) и П.С.Томковичу (Зоологический музей Московского университета) за указание на ошибку и помощь в определении птицы по фотографиям.

Литература

Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е. 2012. *Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики*. М.: 1-448.

Мамаев Е.Г. 2014. Перепончатопалый галстучник *Charadrius semipalmatus* – новый вид орнитофауны Командорских островов // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1057): 3140-3141.

Нечаев В.А., Гамова Т.В. 2009. *Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог)*. Владивосток: 1-564.

Стишов М.С. 1990. Фауна и ландшафтное распределение наземных птиц острова Геральд (Чукотское море) // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **95**, 5:48-59.

Стишов М.С., Придатко В.И. 2019. Американская ржанка *Pluvialis dominica* и перепончатопалый галстучник *Charadrius semipalmatus* на островах Врангеля и Геральд // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1749): 1404-1407.

Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. 1991. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск: 1-253.

Томкович П.С., Сыроечковский-мл. Е.Е. 2005. Размножение перепончатопалого галстучника *Charadrius semipalmatus* в России // *Рус. орнитол. журн.* **14** (298): 795-799.

Шохрин В.П. 2019. Редкие птицы Лазовского заповедника и его окрестностей: встречи и находки 2018 года // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1727): 499-508.
Check-List of Japanese Birds. 2012. 7th Revised Edition. Ornithological Society of Japan: 1-439.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1756**: 1657-1659*

Случай гнездование восточной малой мухоловки *Ficedula albicilla* в центральной части города Якутска

А.Г.Ларионов, А.Н.Секов

Анатолий Геннадьевич Ларионов, *Андрей Николаевич Секов*. Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ «Якутский научный центр СО РАН». Проспект Ленина, д. 41, Якутск, 677980, Россия. E-mail: larionov-a-g@yandex.ru; ansekov@yandex.ru

Поступила в редакцию 21 марта 2019

Восточная малая мухоловка *Ficedula albicilla* – обычный гнездящийся вид Центральной Якутии (Воробьёв 1963; Ларионов и др. 1991). В 2014 году нами был отмечен интересный случай гнездования этой птицы в центре города Якутска (62°01'23" с.ш., 129°43'20" в.д.). Первое пение самца зарегистрировано 19 мая 2014 на небольшом (0.12 га) участке с посадками берёзы и ивы рядом с нестандартным синичником, установленным здесь школьниками (рис. 1).



Рис. 1. Участок в центре Якутска, где гнездилась восточная малая мухоловка *Ficedula albicilla*. Место расположения гнезда указано красной точкой.

Искусственное гнездовье располагалось на молодой берёзе на высоте около 3 м (рис. 2). Во время обследования синичника 27 мая 2014 в нём было практически готовое гнездо. 5 июня в этом гнезде находились яйца (через леток насчитали 5, возможно было больше).

Вылупление наблюдалось 19 июня, в этот момент в гнезде было 6 птенцов, 1 яйцо и неубранная скорлупа от одного яйца. Последующая проверка 24 июня (рис. 3) показала, что из оставшегося яйца птенец не вылупился. Молодые благополучно покинули гнездо 3 июля. Слётки вместе с родителями держались рядом с гнездом в течении 2 дней, а затем исчезли. Размножение восточной малой мухоловки в наблюдаемом гнезде происходило в сроки, обычные для этого вида в Центральной Якутии (Ларионов и др. 1991; Секов, Гермогенов 2006). На следующий год в последней декаде мая в том же месте отмечалось пение самца восточной малой мухоловки. Однако птицы здесь не загнездились. В последующие годы восточная малая мухоловка в этом месте нами не отмечалась.





Рис. 2 (слева). Искусственное гнездовье, в котором поселилась восточная малая мухоловка. 16 июня 2014. Фото А.Г.Ларионова.
Рис. 3 (справа). Птенцы восточной малой малой мухоловки *Ficedula albicilla* в гнезде, устроенном в синичнике. Якутск. 24 июня 2014. Фото А.Г.Ларионова.

Таки образом, нами отмечен единственный случай гнездования восточной малой мухоловки в центральной части Якутска, застроенной многоэтажными зданиями.

Работа выполнена в рамках госзадания ИБПК СО РАН по теме АААА–17–117020 110058–4 «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» (2017-2020 гг.).

Литература

Воробьёв К.А. 1963. *Птицы Якутии*. М.: 1-334.

Ларионов Г.П., Дегтярёв В.Г., Ларионов А.Г. 1991. *Птицы Лено-Амгинского междуречья*. Новосибирск: 1-189.

Секов А.Н., Гермогенов Н.И. 2006. К биологии размножения сероголовой гаички *(Parus cinctus*, Paridae) и малой мухоловки *(Ficedula parva*, Muscicapidae) в Центральной Якутии // *Зоол. журн*. **85**, 2: 209-218.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1756**: 1659-1661*

Залёт южной белой цапли *Casmerodius albus modestus* в Чуйскую долину (Северный Тянь-Шань, Киргизия)

И.Р.Романовская, Н.Н.Березовиков

Ирина Рашитовна Романовская. Бульвар Эркиндик, 20, школа-гимназия № 6, г. Бишкек, Кыргызстан
Николай Николаевич Березовиков. Институт зоологии, Министерство образования и науки. Проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан. E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Поступила в редакцию 24 марта 2019

В Чуйской долине на прудах около села Озёрное (43°01' с.ш., 74° 54' в.д.) 11 марта 2019 в группе из 4 больших белых цапель *Casmerodius albus albus* в зимнем наряде, кормившихся на илистом мелководье, была замечена южная белая цапля *Casmerodius albus modestus*, сразу же обратившая на себя внимание розовыми ногами, включая пальцы (рис. 1, 2).



Рис. 1. Южная белая цапля *Casmerodius albus modestus* (вторая справа) среди больших белых цапель *Casmerodius albus albus*. Пруд у села Озёрное. Чуйская долина. 11 марта 2019. Фото И.Р.Романовской.



Рис. 2. Южная белая цапля *Casmerodius albus modestus*. Село Озёрное. Чуйская долина. 11 марта 2019. Фото И.Р.Романовской.



Рис. 3. Южная белая цапля *Casmerodius albus modestus* в полёте. Село Озёрное. Чуйская долина. 14 марта 2019. Фото И.Р.Романовской

Эта цапля имела также несколько иные пропорции головы и клюва. Птица была в брачном наряде с чёрным клювом и широким зелёным участком кожи между задним краем ноздрей, углами рта и глазами. Спустя два дня, 14 марта, эта цапля вновь встречена на тех же прудах (рис. 3), после чего исчезла.

Южная белая цапля населяет Южную, Восточную и Юго-Восточную Азию и отличается от восточной белой цапли *C. a. modestus*, живущей на Дальнем Востоке и в Японии. Вопрос об их видовой самостоятельности недавно обсуждался на XIV Международной орнитологической конференции (Редькин и др. 2016). До последнего времени случаев появления *C. a. modestus* в Средней Азии не отмечалось (Рябицев и др. 2019). Можно предполагать, что зарегистрированный залёт на Тянь-Шань в пределах Средней Азии произошёл со стороны Индии. Это очередной фаунистический сюрприз за последние два десятилетия из череды неожиданных залётов ряда видов птиц из Южной Азии, свидетельствующих о существующей, но пока необъяснимой тенденции проникновения южных птиц на север в направлении Средней Азии и Казахстана.

Выражаем искреннюю признательность Евгению Александровичу Коблику (Зоологический музей Московского университета) за помощь в определении.

Литература

Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А. 2016. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // *Рус. орнитол. журн.* **25** (1237): 141-171.

Рябицев В.К., Абдулназаров А.Г., Белялов О.В., Березовиков Н.Н., Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А., Кулагин С.В., Митропольский О.В., Рустамов Э.А. 2019. *Птицы Средней Азии. Справочник-определитель в 2-х частях.* Москва; Екатеринбург, **1**: 1-392; 2: 1-400.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1756**: 1661-1662*

Встреча восточной белой цапли *Casmerodius (albus) modestus* в дельте Волги

Н.Д.Реуцкий, Г.М.Русанов, М.А.Фёдоров

Второе издание. Первая публикация в 2009[*]

15 июля 2009 во время лодочных учётов птиц на Обжоровском участке Астраханского заповедника были встречены три особи восточной белой цапли *Casmerodius (albus) modestus* (J.E. Gray, 1831). Встреча произошла на взморье в 15 км от морского края надводной дельты в районе 18-го километра Обжоровского рыбоходного канала. Эти птицы

[*] Реуцкий Н.Д., Русанов Г.М., Фёдоров М.А. 2009. Встреча восточной белой цапли *Casmerodius (albus) modestus* (J.E. Gray, 1831) в дельте Волги // *Стрепет* **7**, 1/2: 101-102.

держались в скоплении больших белых цапель *C. albus albus* на приканаловом мелководье. Одна птица перелетала на небольшом удалении от движущейся лодки на протяжении более 1 км и её удалось сфотографировать (см. рисунок).



Восточная белая цапля *Casmerodius (albus) modestus* в дельте Волги.
Обжоровский канал. 15 июля 2009.

На сделанных снимках отчётливо видны характерные полевые признаки восточной белой цапли – одноцветные ярко-красные ноги и чёрный клюв с зеленоватым основанием. Сфотографированная птица была взрослой, о чём свидетельствуют хорошо различимые на снимке эгретки. Это первый известный нам случай залёта восточных белых цапель в западную Палеарктику.

Авторы благодарят В.Ю. Архипова за помощь в определении вида. Латинское название цапли приведено по Е.А.Коблику, Я.А.Редькину, В.Ю.Архипову (2006).

Литература

Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. *Список птиц Российской Федерации*. М.: 1-288.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1756**: 1663-1678*

Значение позвоночных в структуре и функционировании экосистем

А.С.Северцов

*Второе издание. Первая публикация в 2012**

Сукачёв (1964) определил биогеоценоз как территориальную совокупность однородных абиотических условий и населяющих эту территорию живых организмов от бактерий до высших растений и высших позвоночных и беспозвоночных животных. Для каждого биогеоценоза характерно специфическое взаимодействие его биотических компонентов между собой и с абиотическими факторами. Экосистема – понятие менее определённое. Экосистемой можно назвать и коровью лепёшку с населяющими её люмбрицидами, личинками мух, грибами и бактериями, и биогеоценоз в понимании Сукачёва, и природно-климатическую зону и биосферу в целом. Объединяет оба понятия существование взаимодействий между трофическими уровнями и на каждом трофическом уровне.

В нашей стране биоценология сухопутных экосистем развивалась в основном в традициях Сукачёва, как фитоценология: «Биоценоз – это экосистема в границах фитоценоза» (Лавренко, Дылис 1968, с. 159). Одним из базовых свойств биоценозов является сукцессия – закономерная смена растительных сообществ, в которой каждая предыдущая стадия формирует условия для следующей стадии. Все стадии сукцессии, включая климакс, образуются из уже существующих видов, на основе заноса диаспор, прорастания покоящихся диаспор, миграции животных. Растения предыдущей стадии сукцессии вымирают по мере формирования следующей. В отличие от растений, животные не вымирают, а меняют свои местообитания. Позвоночные меняют местообитания по ходу онтогенеза, в течение годового цикла и по мере смены стадий сукцессии. Этим животные принципиально отличаются от фитоценотической составляющей сукцессионного ряда.

Многие авторы отмечали низкую интегрированность биоценозов (Беклемишев 1964; Завадский 1968; Чернов 2006; и др.). Фитоценозам, а тем более населяющим их сообществам позвоночных, свойственна размытость, не дискретность границ. По-видимому, только Разумовский (1981) настаивал на чёткой выраженности границ сухопутных фитоценозов. Шварц (1973) выражал интегрированность уровней организации биологических систем через эффективность усвоения энергии. В

* Северцов А.С. 2012. Значение позвоночных в структуре и функционировании экосистем // *Зоол. журн.* **91**, 9: 1085-1094.

клетке усваивается 70-80%, в организме – 15-20%, в биоценозе – 0.1-2%. Хотя биоценозы состоят из популяций, популяционный уровень в этой оценке пропущен. Можно предложить более грубый критерий уровней интегрированности. Организм и при размножении, и при регенерации воспроизводит себя только из собственных клеток. Популяция воспроизводит себя и поддерживает свою численность как за счёт размножения составляющих её организмов (аналог регенерации), так и за счёт иммиграции из других популяций того же вида. Биоценоз на всех стадиях сукцессии формируется из уже существующих видов. Тем не менее, само существование взаимодействий между компонентами биоценоза: трофических, конкурентных, мутуалистических и других, – свидетельствует о хотя и слабой, но существующей интегрированности многовидовых сообществ. Принципиальное отличие экосистем от организмов и популяций состоит не в степени интегрированности, а в том, что экосистемы не имеют аппарата воспроизводства, аналогичного генетическому. Об этом свидетельствует воспроизводство многовидовых сообществ только на основе уже существующих видов. В биоценозах существует только структурная преемственность, что и позволяет проводить аналогию между стадиями сукцессии и стадиями онтогенеза организмов (Жерихин 2003).

Благодаря иерархической организации популяционной структуры видов частные изменения могут вызывать коадаптивные процессы на больших территориях, возможно порядка природно-климатических зон. Согласно данным, обобщённым Чернявским и Ткачёвым (1982), в летний рацион сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* входят до 53 видов высших растений. В зимний период преобладает потребление зелёных мхов. Лемминги переваривают мох зимой лучше, чем летом. Характер питания одинаков на всём циркумполярном ареале их обитания. В местах поселений леммингов изъятие фитомассы может достигать 50-70%, зимой под снегом – 70-90%. В зависимости от степени выедания сроки восстановления фитомассы колеблются от осени следующего года до следующего пика численности леммингов. На острове Врангеля показано, что рост фитомассы высших растений ускоряется после выедания. Таким образом, налицо коадаптированность растений и их потребителей. Менее чёткими примерами коадаптации компонентов биоценоза могут служить тонкая делёжка ниш видами землероек в таёжной зоне (Ивантер, Макаров 2001); избирательность нападений москитов на определённые виды млекопитающих и рептилий в сухих степях Средней Азии (Стрелкова, Елисеев 1983) и множество других примеров коадаптации через ослабление конкуренции на данном трофическом уровне и коадаптации в цепях питания.

Как сказано выше, биогеоценология развивалась главным образом как фитоценология. Экосистемное значение животных вообще, и по-

звоночных в частности, остаётся на периферии биоценотических исследований. По-видимому, основной причиной этого дисбаланса служит то, что животные, благодаря своей подвижности, не вписываются в определение биоценоза как сообщества в границах фитоценоза. Биогеоценотическую роль позвоночных можно условно разделить на два аспекта: влияние на структуру биоценозов и влияние на их энергетику.

Роющая деятельность млекопитающих и питание птиц и млекопитающих оказывают непосредственное действие на растительность. Особенно это заметно в безлесных ландшафтах. В тундре Таймыра сибирский лемминг зимой под снегом выедает в основном мхи, пушицу узколистную *Erioforum angustifolium*, осоку прямостоящую *Carex stans* и в меньшей степени другие виды растений. В годы высокой численности леммингов площадь сплошного выедания (на 90-94%) составляет 1000-1500 м^2. Одна семья выедает территорию радиусом 100-200 м. Скусанные, но не съеденные части растений образуют «сено», которое весной смывается в понижения рельефа и образует валы, со временем преобразующиеся в торфяные бугры – рельеф зоогенного происхождения (Тихомиров 1959). На выбросах грунта из летних нор леммингов формируются злаковые микросукцессии. Такие же микросукцессии формируются на выбросах из нор песцов *Alopex lagopus* (Там же). Гуси и казарки, гнездящиеся в тундре, выедают весной богатые крахмалом прикорневые утолщения пушицы узколистной, оставляя подчас оголённые участки грунта. На таких участках также возникают микросукцессии. Сначала они зарастают мхами, затем появляются осоки и пушица. В результате тундра представляет собой мозаику зоогенных микросукцессий (Тихомиров 1959).

Абатуров (1980) в обобщающей статье показал, что роющая деятельность малого суслика *Spermophilus pygmeus* в полупустыне северного Прикаспия обогащает поверхностные слои почвы сусликовин биогенными элементами (Ca, K, Na, Mg, S), а фекалии и моча обогащают её азотом. Улучшается и увлажнение почвы. В сухих степях западной Тувы на поселениях *Microtus gregalis*, *Ochotona daurica*, *Meriones unguiculatus* также накапливаются биогенные элементы, улучшается влагообеспеченность и формируются микросукцессии растительности (Ондар и др. 2000). В аридных высокогорьях Тянь-Шаня и Памира аналогичные изменения рельефа, почвы и растительности происходят на поселениях сурков *Marmota biabacina* и *M. caudata*. Бутаны сурков покрывают от 5 до 15% площади урочищ (Зимина и др. 1970). Во всех перечисленных исследованиях отмечается влияние птиц и млекопитающих на регенерацию и семенное воспроизводство растений.

Влияние не отдельных видов, а разновидового комплекса позвоночных исследовано Ондаром и др. (2000) в сухих степях западной Тувы. Этот регион Центральной Азии характеризуется крайним выражением

континентальности климата. Годовой ход температуры от +50 до -50°С, количество осадков 150-215 мм в год. Таяние снега весной почти не увлажняет почву, так как из-за сухости воздуха и низких температур снег испаряется. Дожди выпадают в основном в июне-июле. При высоких летних температурах это стимулирует разложение гумуса до минеральных составляющих и обусловливает бедность почвы. В межгорных котловинах преобладают караганово-полынные полупустынные степи, бесстебельно-лапчатковые, пустынно-овсецовые, злаково-луговые по долинам рек, полынно-злаковые и другие ассоциации. Всё это называется коренной степью. В межгорных котловинах основное биогеоценотическое значение принадлежит трём видам норных млекопитающих: монгольской песчанке *Meriones unguiculatus*, даурской пищухе *Ochotona daurica* и узкочерепной полёвке *Microtus gregalis*. Норы песчанок и даурской пищухи проникают в землю на глубину до 60 см, узкочерепной полёвки – до 40 см. Роющая деятельность приводит к выносу на поверхность вместе с выброшенным грунтом биогенных элементов: фосфора, калия, азота. Кроме того, экскременты обогащают азотом поверхность колоний, а наличие нор и выбросов грунта задерживает испарение влаги, выпадающей с дождями и отчасти при таянии снега. В результате на колониях норников развиваются микросукцессии растительности. Для поселений песчанки характерны микросукцессии, начинающиеся рудеральной растительностью, затем галофильной, и на старых и заброшенных поселениях – пустынной. Поселения пищухи и узкочерепной полёвки сначала зарастают мелкодерновинными злаками, которые сменяют ассоциации, соответствующие разнотравно-луговым степям. Когда население данной колонии использует ресурсы пищи и возможности постройки нор на территории колонии, она пустеет и возникает на новом месте. Поэтому коренная степь представляет собой мозаику разновозрастных и опустевших поселений. Согласно Ондару (личное сообщение), более богатая растительность колоний песчанок, полёвок и пищух привлекает копытных, которые затаптывают колонии и прерывают микросукцессии. В результате восстанавливаются растительные ассоциации коренной степи.

Дикие копытные в современной Туве представлены четырьмя видами: дзерен *Procarpa suturosa* заходит с территории Монголии. Небольшое количество дзеренов существует на заповедных территориях. Архар *Ovis ammon* и сибирский горный козёл *Capra sibirica* обитают в высокогорьях. Косуля *Capreolus capreolus* держится в мелколиственных урёмных лесах по долинам рек и речек. Виды диких копытных не могут оказывать влияния на фитоценозы степных котловин. До развала колхозов эту роль выполнял домашний скот. В Туве традиционно поддерживалось кочевое скотоводство. Четыре раза в год стада перегонялись на новые пастбища. Осенью – в горы на зимовку. Малоснежье

и бесснежье на обдуваемых склонах и температурная инверсия обеспечивали животных кормами и облегчали перенесение низких температур. Весной – на увлажнённые подгорные шлейфы, где первой отрастала трава. Летом – в межгорные котловины, ближе к водоёмам и осенью снова в горы. Стадо состояло из овец, коз, коров, яков, лошадей и верблюдов. Поголовье верблюдов резко сократилось в послевоенное время, так как колхозы обеспечивали перекочёвки автотранспортом.

С развалом колхозов кочевое скотоводство практически полностью прекратилось из-за невозможности транспортировки юрт, домашней утвари, престарелых и детей. Там, где стада сохранились, выпас ведётся на ограниченной территории, в котловинах. Ограниченность территорий пастбищ и общее сокращение животноводства обусловили два диаметрально противоположных процесса: пастбищную дигрессию вблизи стационарных зимников и превращение на невыпасаемых территориях всех типов степных ассоциаций в ковыльную степь. По-видимому, совместное действие норных и копытных млекопитающих поддерживало степь в состоянии субклимакса. Прекращение пастбищной нагрузки привело к формированию климаксной стадии сукцессии фитоценозов. Кочевое скотоводство существовало на территории западной Тувы по меньшей мере с эпохи бронзы. Скифские курганы в этом регионе датируются пятым веком до н.э. Можно предполагать, что до развития кочевого скотоводства роль поддержания степных ассоциаций в состоянии субклимакса выполняли дикие копытные. Четвертичная палеонтология Тувы не изучена. Однако по аналогии с Монголией и другими регионами Центральной Азии и по данным четвертичной палеонтологии европейской России и Урала, можно предполагать, что в голоцене и видовое разнообразие и численность копытных были достаточно высокими.

Таким образом, консументы первого порядка могут влиять на фитоценозы, пресекая смену стадий сукцессии. Если бы не прекратилось кочевое скотоводство, субклимаксные стадии считались бы климаксными, и нельзя было бы предполагать, что консументы влияют на сукцессию фитоценозов. Однако при восстановлении численности и разнообразия копытных, по-видимому, может восстановиться и субклимакс. Подтверждением сказанного могут служить данные Кирикова (1981). Причерноморские степи оставались степями благодаря сохранению в них кочевого скотоводства, вплоть до освоения этих территорий русским сельским населением.

В лесной зоне влияние позвоночных на фитоценозы не столь заметно. Однако это не означает, что оно менее значимо. В заповеднике «Брянский лес» были изучены микросукцессии на пороях кабанов *Sus scrofa*. Зарастание свежих пороев формирует видовое разнообразие травянистых растений в три раза более высокое, чем на ненарушенных

участках. Преобладают однолетники, прорастание семян которых облегчено оголённостью почвы. На втором месте – вегетативно подвижные виды, захватывающие пространство пороев за счёт разрастания с ненарушенных участков. На пороях двух- и трёхлетней давности видовое разнообразие сокращается. Возникновение подстилки затрудняет прорастание семян однолетников. Доминируют многолетние вегетативно подвижные растения. На старых пороях 4-5-летней давности сохраняются в основном сныть *Aegopodium podagraria* и пролесник многолетний *Mecurialis perennis*. На этой стадии бывшие порои снова привлекают кабанов, и цикл повторяется. Использование кабанами травянистой растительности по переложной системе постоянно поддерживает разнообразие травянистой растительности под пологом леса. Если учесть, что площадь пороев колеблется от десятков см^2 до 1000 м^2 и более, их влияние на структуру фитоценозов надо признать значительным (Евстигнеев 1999).

Там же, в заповеднике «Брянский лес», были изучены сукцессии растительности, обусловленные деятельностью бобров *Castor fiber* в долинах малых рек. Плотина, построенная бобрами, поселившимися на данном участке водотока, создаёт пруд площадью до 20 га. На поверхности воды разрастается ряска, на мелководьях – осока *Carex riparia*, омежник *Oenanthe aquatica* и тростник *Phragmites australis*. Затопленный черноольховый *Alnus glutinosa* лес выпадает. За два-три года бобры уничтожают лес на расстоянии 20-30 м от уреза воды. Формируется сначала неморальная, а затем луговая поляна. Через два-три года, исчерпав запасы корма, бобры уходят. Плотину разрушают весенние паводки. Остаётся только залитое водой предплотинное углубление, из которого бобры брали грунт при постройке плотины. На месте пруда формируется либо травянистое болото, либо сырой пойменный луг. На месте уничтоженного бобрами леса – среднепойменный луг. Продолжительность луговой стадии зависит от скорости возобновления древесной растительности. За 30- 40 лет на месте пруда формируется сомкнутый черноольшанник *Alnus glutinosa*. Через 60-70 лет ольха начинает выпадать, и в древостой внедряется вяз *Ulmus laevis*. По мере накопления перегнойно-аккумулятивного слоя почвы внедряется и ясень *Fraxinus excelsior*. Эта демутационная сукцессия может быть прервана на той или иной стадии возобновления леса возвращением бобров на данный участок речки (Евстигнеев, Беляков 1997). Очевидно, возвращение бобров, прерывающее сукцессию и возвращающее её к началу, зависит как от плотности популяции бобров, так и от кормности данного места на данной стадии сукцессии. Цитируемые авторы показали, что бобры используют долины малых рек по переложной системе, поддерживая цикличность существования демутационных сукцессий и тем самым мозаичность фитоценозов.

Не менее важна биоценотическая роль позвоночных как переносчиков диаспор. Млекопитающие и птицы переносят семена высших растений, либо прошедшие через пищеварительный тракт, либо механически, на поверхности тела. Чем мельче животное, тем короче расстояние переноса. По литературным данным, собранным Евстигнеевым (2010), полёвки и мыши переносят семена 14 видов растений максимум на 25 м. Белка *Sciurus vulgaris* – 6 видов растений на расстояние порядка 60 м. Косуля *Capreolus capreolus* – 14 видов, до 600 м. Лось *Alces alces* и зубр *Bison bonasus* – 10 и 14 видов, соответственно, на расстояние около 1 км. Синицы *Parus* spp. и поползни *Sitta europaea* переносят семена 12 видов на расстояние около 100 м. Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major* – 11 видов на расстояние до 150 м. Дрозд-рябинник *Turdus pilaris* – 8 видов на расстояние до 500 м. Глухарь *Tetrao urogallus* – 12 видов до 900 м. Приведённые данные не полны и, по-видимому, не точны. Они не учитывают дальность миграции не только крупных птиц и млекопитающих, но и мелких воробьиных птиц и микромаммалий. Тем не менее, эти данные указывают на важное значение позвоночных в обеспечении семенным материалом стадий сукцессий и восстановления растительности на нарушенных территориях.

Мне не удалось найти в литературе данных, свидетельствующих о том, что консументы способны необратимо менять сукцессии фитоценозов. Потери вещества и энергии при переходе на каждый следующий трофический уровень биоценоза и поливариантность начальных стадий сукцессий ослабляют влияние консументов на фитоценозы. Однако, согласно Сукачёву, в понятие биоценоза включено всё население данной территории. Поэтому перестройка населения позвоночных животных – это тоже биоценотический процесс. В обширнейшей литературе по влиянию абиотических и биотических факторов на популяции позвоночных не удалось обнаружить данных по смене их видового состава по мере смены стадий сукцессий фитоценозов, хотя постоянно отмечается биотопическая приуроченность рассматриваемых видов.

Видовой состав населения позвоночных изменяется в результате спонтанных инвазий и искусственных интродукций. В настоящее время спонтанные инвазии обусловлены, главным образом, антропогенными изменениями экосистем, создающими коридоры для расселения и биотопы, пригодные для натурализации на новых территориях и акваториях (Павлов и др. 2003; Алимов, Богуцкая 2004). Внедрение нового вида автоматически меняет состав населения позвоночных данной территории или акватории. Экологические последствия инвазий и интродукций могут быть очень разными, от занятия свободной экологической ниши, что не влияет или минимально влияет на абориген-

ную фауну, до существенных изменений сообщества. Примером первого может служить интродукция ондатры *Ondatra zibethica* в Палеарктике, начавшаяся в первые десятилетия XX века. В настоящее время этот крупный околоводный грызун, питающийся в основном травянистыми растениями, занимает ареал от Камчатки до Франции, и от Средней Азии до северной границы лесной зоны. С аборигенными видами позвоночных ондатра не конкурирует, но участвует в циркуляции ряда зоонозов (Бобров и др. 2008). Примером существенного изменения сообществ может служить инвазия морской миноги *Petromyson marinus* в Великие озёра Северной Америки. Инвазия началась в 1920-х годах после постройки Уэлендского судоходного канала в обход Ниагарского водопада. Миноги нападают на любых рыб. После нескольких нападений рыба гибнет. В результате хищничества миног к 1953 году промысел гольца *Salvelinus* sp. сократился примерно в 12 раз, а промысел сига *Coregonus* sp. увеличился в три раза. Рост уловов сига объясняется высвобождением пищевых ресурсов при сокращении численности гольца (Уатт 1971).

Современные инвазии привлекают внимание биологов прежде всего значением антропогенных факторов в расширении ареалов видов животных и растений и современностью этих процессов. Однако процесс перекомпоновки фаун и флор постоянно происходил в прошлом. Гептнер ещё в 1936 году писал: «В фауну каждой страны новые виды и комплексы видов вселяются с разных сторон, и среди иммигрантов можно обнаружить животных различного происхождения или, как принято говорить, разные элементы (фаунистические группы, фаунулы, миграционные типы). Они представляют собой как бы составные части цепи вселений, которые сложили современную фауну страны. Их объединяет не систематическое положение, но время, направление и пути вселения в данную область» (Гептнер 1936, с. 258).

Подводя итог обсуждению влияния позвоночных на структуру биоценозов, можно выделить два аспекта этого влияния: воздействие на фитоценозы и экологические перестройки сообществ самих позвоночных. Влияние на структуру фитоценозов проявляется в основном в формировании и поддержании видового разнообразия на тех или иных стадиях сукцессий. Этому способствует разнос семян, обеспечивающий в какой-то мере переход на следующую стадию сукцессии или зарастания нарушенных территорий и микросукцессии площадью от единичных метров до десятков гектаров. В редких случаях в травяных биомах позвоночные, по-видимому, могут останавливать сукцессию на предклимаксных стадиях.

Биоценотические процессы в сообществах позвоночных кардинально отличаются от сукцессий фитоценозов тем, что животные подвижны и активно выбирают подходящие для них местообитания. Поэтому сме-

на стадий сукцессий фитоценоза не сопровождается вымиранием населения позвоночных, свойственного предшествующей стадии, как это происходит с растениями. Биоценотические изменения в сообществах позвоночных обусловлены внедрением видов, ранее не существовавших на данной территории (акватории). Внедрение нового вида само по себе означает изменение экосистемы. Более существенные изменения сопряжены с вызванными вселенцем или вселенцами изменениями экологии аборигенных видов. Масштабы подобных перестроек очень различны, от частных расширений ареалов до изменений состава крупных биомов порядка природно-климатических зон и даже нескольких соседних природно-климатических зон. Способность вида внедриться в новое для него биогеоценотическое окружение определяется, с одной стороны, его конкурентоспособностью по отношению к близким по экологии аборигенным видам, с другой – возможностью для вселенца сохранить в новом окружении основные параметры собственной экологической ниши. Масштабные преобразования структуры сообществ позвоночных, и их влияния на фитоценозы в прошлом были обусловлены, главным образом, изменениями климата и (или) геологическими процессами. В настоящем они обусловлены в основном антропогенными факторами.

Роль позвоночных в процессах круговорота веществ и потоках энергии в экосистемах можно обсуждать только в очень общей форме. Количественные оценки энергетических потоков имеются для очень немногих экосистем. К тому же, подобные оценки варьируют в очень широких пределах, в зависимости от особенностей экосистемы, сезона и точности измерений. На точность измерений влияют оценки биомассы, продуктивности и энергетической ценности компонентов каждого трофического уровня экосистемы, таксономическая принадлежность и физиологическое состояние растений и животных и ряд других факторов. Примером может служить комплексность питания. Например, кабан *Sus scrofa* не столько травоядное, сколько всеядное животное. Рацион крупного хищника – бурого медведя *Ursus arctos* в значительной степени составляет растительная пища. Можно привести ещё множество примеров смешанного питания консументов и первого, и второго порядков. На потоки веществ и энергии оказывают влияние и многие менее заметные факторы, например тревожное поведение, сокращающее потребление пищи, эндопаразиты, отбирающие часть питательных веществ у своих хозяев и т.д., и т.п. Остатки пищи хищников утилизируются падальщиками, что ускоряет разложение органики до простых веществ, включаемых растениями в новый круговорот. В бореальных экосистемах, особенно в зимний период, роль падальщиков выполняют хищники и всеядные: волк *Canis lupus*, росомаха *Gulo gulo*, во́рон *Corvus corax*, воро́ны *Corvus* spp. и т.д. В травяных биотопах вы-

деляется более или менее специализированная группа падальщиков, например грифы. Фекалии на первых этапах их разложения используют в основном насекомые и их личинки, люмбрициды и другие беспозвоночные.

Усвояемость кормов и оценки энергетического обмена изучаются на отдельных видах. Попытка обобщения была предпринята Зотиным и Зотиным (1999). Из этой монографии следует, что усиление теплопродукции растёт по мере повышения уровня организации, а также в зависимости от активности данного животного в момент измерения и от погодных и климатических условий его обитания. Поэтому более или менее надёжные количественные оценки затруднительны.

Питание позвоночных каждого трофического уровня оказывает влияние на более низкий трофический уровень биоценоза. Это влияние включает две компоненты: изъятие и переработку биомассы и избирательность изъятия и переработки – избирательность питания. Изъятие биомассы зависит от многих факторов: от соотношения численностей потребителя и его ресурсов, доступности ресурсов, влияния абиотических факторов, внутрипопуляционной и межвидовой конкуренции и т.д. и т.п. Поэтому рационы животных, содержащихся в неволе, не характеризуют изъятия биомассы в природе. Данных по количеству потребляемых кормов в природе удалось найти очень мало. Бурозубки Soricidae съедают в сутки 100-200% от собственной массы тела (Ивантер, Макаров 2001). Волки *Canis lupus* съедают от 3 до 5 кг. На выводок волков достаточно одной косули в сутки (Северцов 1951). Суточный рацион гиеновой собаки *Licaon pictus* около 1.7 кг (Fuller, Kat 1990). Коадаптация между растениями и консументами первого порядка упомянута выше, на примере леммингов. Такая же коадаптация существует в цепях питания между консументами первого и второго порядков. Хищник может добыть не каждую потенциально доступную для него жертву. В Грузии у реинтродуцированных волков успешность нападений на оленей *Cervus elaphus*, по мере обучения оленей избегать нападения, сократилась с 50 до 20% (Бадридзе 2003). В центральных областях европейской России успешность нападений рысей *Lynx lynx* на зайцев *Lepus timidus*, белок *Sciurus vulgaris*, глухарей *Tetrao urogallus* и рябчиков *Tetrastes bonasia*, за исключением копытных и микромаммалий, составила около 20% (Матюшкин, Вайсфельд 2003). Успешность охоты амурского тигра *Panthera tigris altaica* на кабанов и оленей от 20 до 30-38% (Матюшкин 1998). Из 905 отслеженных охот гиеновых собак на копытных успешными были 404 (Creel, Creel 1995). Успешность зимней охоты волков на лосей в Канаде оценивается в 45-64% (Sand *et al.* 2006). Считается, что хищники влияют на численность жертв, но не регулируют её. Кроме того, они влияют на поведение жертв и распределение их по территории, занимаемой популяцией

(Северцов 1941, 1951; Pressier *et al*. 2005). Вместе с тем прохождение биомассы по цепям питания в результате потерь энергии при переходе на каждый более высокий трофический уровень ускоряет круговорот энергии в экосистемах. Ускоряется и круговорот веществ. В деструктивных цепях экосистем остатки пищи хищников, фекалии и моча разлагаются быстрее, чем трупы.

Избирательность питания позвоночных меняется по мере онтогенеза и по сезонам года. У разных видов она различается от крайней олигофагии, например, у гигантского муравьеда *Myrmecophaga tridactila* до широчайшей полифагии. В рацион обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* в южной Карелии входят представители 23 семейств насекомых, представители 10 отрядов насекомых, не определённых до семейства, пауки, клещи, моллюски, амфибии, детёныши полёвок и семена растений (Ивантер, Макаров 2001). Летнее питание зайца русака *Lepus europaeus* на Ставрополье включает 89 видов высших растений, относящихся к 23 семействам (Колосов, Бакеев 1947).

Африканские крупные кошачьи (львы *Panthera leo*, леопарды *P. pardus* и гепарды *Acinonyx jubatus)* различаются по предпочитаемым размерам жертв (Hayward, Kerley 2005; Hayward *et al*. 2006; Hayward *et al*. 2006). Групповая охота позволяет добывать более крупных животных. Это показано для гиеновых собак (Carbon *et al*, 1997), львов (Hayward *et al*. 2006), койотов *Canis latrans* (Patterson, Messier 2000), волков (Филонов 1989). Существует много публикаций по дифференциальному изъятию хищниками их жертв. Наиболее уязвимы молодые, старые и особенно больные животные (Филонов 1989; Кучерук 2006; Forbes, Theberge 1996; Moller, Erritzoe 2000; Moriarti *et al*. 2000; Isomursu *et al*. 2008; и др.). Дифференциальность изъятия имеет важное селективное значение для популяций жертв. С точки зрения роли позвоночных в экосистемах избирательность питания означает диверсификацию потоков веществ и энергии. Кроме того, она оказывает существенное влияние на циркуляцию паразитов от гельминтов и клещей до бактерий и вирусов.

Мне не удалось найти сведений по распределению фекалий и остатков жертв хищных позвоночных по поверхности суши и в водоёмах. Приходится опираться только на данные по расстояниям индивидуальной активности оседлых видов, дальности миграции молодых особей и по сезонным миграциям, считая, что пищевые цепи существуют всегда независимо от конкретных компонентов этих цепей. Литература по структуре населения разных видов позвоночных, их активности и миграциям очень обширна. Поэтому здесь перенос органики, доступной для её переработки в деструктивных цепях питания, изложен лишь в общей форме, почти без конкретных примеров. Среди микромаммалий радиус индивидуальной активности, а значит и разнос ими

фекалий, колеблется от десятков метров до 1.5 км – забеги у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Щипанов, 2003). У крупных млекопитающих индивидуальные участки составляют километры и десятки километров. У волков *Canis lupus* на севере ареала до 1000 км^2. Сезонные миграции полорогих и хоботных достигают сотен километров. Индивидуальные участки оседлых копытных существенно меньше – в лесной зоне обычно меньше 2 км^2. Следовательно, у территориальных оседлых млекопитающих распределение фекалий и трупов обычно происходит внутри биогеоценоза, или в границах биома. Исключение составляют дальние миграции. Например, песцы *Alopex lagopus* во время зимней бескормицы выходят на морской лёд, подъедая остатки добычи белых медведей *Ursus maritimus*, и забегают на юг вплоть до подзоны южной тайги. Радиус активности мелких насекомоядных воробьиных птиц в период гнездования составляет десятки и сотни метров. При сезонных миграциях некоторые виды преодолевают расстояния в десятки тысяч километров. Например, мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, гнездящиеся вблизи восточной границы ареала этого вида, проводимой по Енисею, зимуют в Африке южнее Сахары, в Сахеле. При весеннем перелёте птицы летят сначала на север, преодолевая Сахару и Средиземное море, а затем поворачивают на восток. Крайнее выражение дальности перелёта свойственно полярной крачке *Sterna paradisaea*. Этот вид гнездится и проводит лето в Арктике. На зиму крачки летят в Антарктику, чтобы там провести лето Южного полушария. Из Западной Сибири крачки летят сначала на запад, до Атлантического океана и затем на юг. Сезонная миграция большой синицы *Parus major* в Западной Сибири под Томском не превышает десятка километров. В Подмосковье большие синицы сезонных миграций не совершают.

Между этими двумя крайними значениями дальности сезонных миграций существует полный и непрерывный ряд промежуточных ситуаций. Паевский (2008), проанализировав динамику численности ряда видов мелких воробьиных европейской фауны, зимующих в Сахеле, показал, что смертность во время зимовки существенно влияет на величину их популяций в гнездовой период. Другими словами, распределение биогенных элементов по поверхности Земли происходит не только через фекалии, но и через трупы мигрантов. Амфибии и рептилии, за исключением некоторых видов водных, особенно морских, черепах, не совершают дальних миграций. Обычно сухопутные виды оседлы. Таким образом, позвоночные суши Земного шара, особенно птицы, обеспечивают распределение биогенных веществ внутри биогеоценозов, внутри биомов порядка природно-климатических зон, между смежными природно-климатическими зонами и между зонами, отстоящими далеко друг от друга.

Особое значение играет роль позвоночных в обмене веществом и энергией между водными и сухопутными экосистемами. Все околоводные и водоплавающие птицы, в меньшей степени млекопитающие, амфибии и рептилии, выносят на сушу продукцию водных экосистем. Продукция пресноводных экосистем используется на суше, на суше же она разлагается деструкторами. Биогенные вещества отчасти обогащают почву сухопутных биогеоценозов, отчасти смываются обратно в водоёмы. Выносимые дождями и талыми водами биогенные вещества отчасти обогащают пресноводные водоёмы, отчасти выносятся в приустьевые акватории рек, впадающих в моря. Наглядным примером обогащения биогенными веществами приустьевых пространств могут служить дельта и аванделька Волги.

Широко известна роль птичьих базаров в формировании специфических прибрежных биогеоценозов в море, вблизи таких базаров. Снос в море экскрементов повышает продуктивность прибрежных акваторий, что привлекает рыбу и обеспечивает пищей птичий базар. Не менее известна высокая продуктивность океанских вод в районах апвеллингов и столкновений холодных и тёплых течений, что привлекает к этим районам и рыб и птиц. Не касаясь круговорота вещества и энергии в океанах (известно, что все население абиссали существует за счёт пелетного дождя и трупов, поступающих из фотической зоны), надо остановиться на роли проходных рыб в обмене веществом и энергией между морем и сушей. Яркий пример такого обмена привёл Кузищин (2010). В ряде рек западного побережья Камчатки в «урожайные» годы с высокой численностью поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* чётных лет, количество разлагающихся трупов этой рыбы составляет 1095-2215 шт./га. Разложение обогащает бассейн реки и всю пойму азотом и фосфором, которые в значительной степени депонируются в береговых грунтах. В цитируемой работе не рассмотрено влияние биогенных веществ на биоценозы поймы, но отмечено, что вынос их обратно в русло реки и в приэстуарные участки моря продолжается два года, до нового многочисленного чётного поколения горбуши. В приустьевых участках моря, обогащённых биогенными веществами, увеличивается продуктивность, что обеспечивает пищей молодь лососёвых, скатывающихся в море. Во время хода на нерест многих видов проходных лососёвых их поедает ряд видов хищных млекопитающих и птиц. Поэтому вынос вещества и энергии из моря на сушу, по-видимому, имеет важное значение для больших территорий Голарктики.

Из краткого и неизбежно поверхностного (за неимением количественных оценок) обзора роли позвоночных животных в круговороте вещества и энергии можно сделать три вывода. Во-первых, избирательность питания обеспечивает диверсификацию потоков веществ и энергии в цепях питания, что поддерживает устойчивость видового состава

позвоночных на данной территории. Во-вторых, Vertebrata ускоряют прохождение потоков энергии через экосистемы и отдачу её в космическое пространство. В-третьих, они распределяют биогенные вещества по поверхности земли и тем самым регулируют продуктивность экосистем. Поскольку масштабы переноса биогенов охватывают огромные территории, можно говорить не о биогеоценотическом, а о биосферном значении биологического разнообразия позвоночных в ускорении и регуляции потоков вещества и энергии.

В заключение обсуждения роли позвоночных в экосистемах следует отметить неразрывность энергетических, но не структурных связей всех трофических уровней каждой экосистемы. Напротив, структурные (или экологические) связи позвоночных с продуцентами и между собой на каждом трофическом уровне и между уровнями очень мобильны, за исключением очень немногих высокоспециализированных видов. Способность активно выбирать подходящие местообитания, та или иная степень эврибионтности и поливариантность ранних стадий сукцессий фитоценозов обусловливают слабую зависимость сообществ позвоночных от сукцессионных процессов. При смене стадий сукцессии позвоночные, в отличие от растений, не вымирают. Можно утверждать, что позвоночные не подвержены сукцессионным изменениям в том смысле, в котором понятие сукцессии принято в фитоценологии. Слабостью связей консументов первого порядка со структурой сообществ продуцентов объясняется важное значение позвоночных в ускорении потоков энергии и регуляции потоков биогенов, происходящие фактически в глобальном масштабе. В этом отношении экосистемная роль позвоночных уникальна. Сухопутные беспозвоночные, за редкими исключениями, в основном паразитов позвоночных, не способны к столь дальним миграциям.

Пространственно-временные масштабы экологических изменений комплексов видов позвоночных выходят далеко за рамки фитоценозов, охватывая природно-климатические зоны и (или) совместно несколько зон. Временные рамки, судя по изменениям фауны Палеарктики, при переходе от плейстоцена к голоцену занимают тысячелетия и первые десятки тысяч лет. Условиями экогенетических преобразований являются: сохранение инвазивным видом основных параметров своей экологической ниши, зависящих от степени эврибионтности этого вида, наличия доступных ему пищевых и топических ресурсов и конкурентоспособности, в ряде случаев приводящей к изменениям ниш аборигенных видов, экологически близких к вселенцу. При достаточно высокой конкурентоспособности аборигенных видов инвазия невозможна. Однако в течение больших промежутков времени перекомпоновка фаун приводит к тому, что любая локальная фауна в основном составлена вселенцами из других регионов и, соответственно, других экосистем.

Литература

Абатуров Б.Д. 1980. О функциональной роли диких позвоночных в биогеоценозах аридных территорий // *Структурно-функциональная организация биогеоценозов. К 100-летию со дня рождения академика В.Н.Сукачёва*. М.: 250-268.

Матюшкин Е.Н. (сост.) 1998. *Амурский тигр в России*. М.: 1-412.

Бадридзе Я.К. 2003. *Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и метод интродукции*. М.: 1-116.

Беклемишев В.Н. (1964) 2015. Об общих принципах организации жизни // *Рус. орнитол. журн.* **24** (1161): 2329-2348.

Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Т (ред.) 2004. *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах*. М.; СПб.: 1-436.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. 2008. *Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России*. М.: 1-232.

Гептнер В.Г. 1936. *Общая зоогеография*. М.; Л.: 1-548.

Евстигнеев О.И. 1999. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Нерусско-Деснянского полесья) // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **104**, 6: 3-8.

Евстигнеев О.И. 2010. *Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород.

Евстигнеев О.И., Беляков К.В. 1997. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **102**, 6: 34-41.

Жерихин В.В. 2003. *Избранные труды по палеонтологии и филогении*. М.: 1-542.

Завадский К.М. 1968. *Вид и видообразование*. Л.: 1-403.

Зимина Р.П., Погодина Г.С., Урушадзе Т.Ф. 1970. Ландшафтообразующая роль сурков в аридных высокогорьях Тянь-Шаня и Памира // *Фауна и экология грызунов*. М., 9: 177-191.

Зотин А.И., Зотин А.А. 1999. *Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. Термодинамические и экспериментальные основы*. М.: 1-319.

Ивантер Э.В., Макаров А.М. 2001. *Территориальная экология землероек бурозубок (Insectivora, Sorex)*. Петрозаводск: 1-270.

Павлов Д.С., Дгебуадзе Ю.Ю., Корнева Л.Г., Слынько Ю.В. (ред.) 2003. *Инвазии чужеродных видов в Голарктике*. Борок: 1-570.

Кириков С.В. 1981. Человек и природа степного Причерноморья с геродотовского времени до начала XIX века // *Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем*. М.: 87-97.

Колосов А.М., Бакеев Н.Н. 1947. *Биология зайца-русака*. М.: 1-103.

Кузищин К.В. 2010. *Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососёвых рыб (семейство Salmonidae)*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: 1-49.

Кучерук В.В. 2006. *Избранные труды по природной очаговости болезней*. М.: 1-306.

Лавренко Е.М., Дылис Н.В. 1968. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР // *Бот. журн.* **43**, 2: 156-168.

Ондар С.О., Путинцев Н.И., Ашак-Оол А.Ч., Базир А.В., Кошкаров Е.Д., Ондар Г.С. 2000. *Проблема устойчивости экосистем и оценка их современного состояния*. Кызыл: 1-181.

Паевский В.А. 2008. *Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц*. СПб.; М.: 1-233.

Разумовский С.М. 1981. *Закономерности динамики биогеоценозов*. М.: 1-231.

Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. (ред.) 2003. *Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны*. М.: 1-519.

Северцов С.А. 1941. *Динамика населения и приспособительная эволюция животных*. М.: 1-329.
Северцов С.А. 1951. *Проблемы экологии животных*. М., **1**: 1-170.
Стрелкова М.В., Елисеев Л.Н. 1983. Грызуны и рептилии как прокормители москитов (в связи с их значением в эпизоотологии кожного лейшманиоза) // *Фауна и экология грызунов*. М.: 55-82.
Сукачёв В.Н. 1964. *Основные понятия лесной биоценологии*. М.: 5-49.
Тихомиров Б.А. 1959. *Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры*. М.; Л.: 1-103.
Уатт К. 1971. *Экология и управление природными ресурсами*. М.: 1-463.
Филонов К.П. 1989. *Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях*. М.: 1-254.
Чернов Ю.И. 2006. *Экология и биогеография*. М.: 1-580.
Чернявский Ф.Б., Ткачёв А.В. 1982. *Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты*. М.: 1-162.
Шварц С.С. 1973. Эволюция и биосфера // *Проблемы биоценологии*. М.: 213-228.
Щипанов Н.А. 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // *Зоол. журн.* **82**, 4: 450-469.
Carbone C., Du Toit J.T., Gordon I.J. 1997. Feeding success in African wild dogs: does cleptoparasitism by spotted hyenas influence hunting group size? // *J. Anim. Ecol*. **66**, 3: 318-326.
Creel S., Creel N.M. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs *Licaon pictus* // *Anim. Behav*. **50**, 5: 1325-1339.
Forbes G.J., Theberge J.B. 1996. Response by wolves to prey variation in central Ontario // *Can. J. Zool*. **74**, 8: 1511-1520.
Fuller T.K., Kat P.W. 1990. Movements, activity and prey relationships of African wild dogs *(Lycaon pictus)* near Aitong, south-western Kenia // *African J. Ecol*. **28**, 3: 330-350.
Hayward M.W. 2006. Prey preference of the spotted hyaena *(Crocuta crocuta)* and degree of dietary overlap with the lion *(Pantera leo)* // *J. Zool*. **270**, 4: 606-614.
Hayward M.W., Henschel P., O'Brien J, Hofmeger M., Balme G., Kerley G.I.H. 2006. Prey preference of the leopard *(Pantera pardus)* // *J. Zool*. **270**, 2: 298-313.
Hayward M.W., Hofmeger M., O'Brien J, Kerley G.I.H. 2006. Prey preference of cheetah *(Acionyx jubatus)* (Felidae, carnivora): morphological limitation ore need capture consumable prey before kleptoparasites arrive? // *J. Zool*. **270**, 4: 615-627.
Hayward M.W., Kerley G.I.H. 2005. Prey preference of the lion *(Pantera leo)* // *J. Zool*. **267**, 3: 309-322.
Isomursu M., Ratti O, Helle P., Holmen T. 2008. Parasitized grouse are more vulnerable to predation as revealed by a dog-assisted hunting study // *Ann. zool. fenn*. **45**, 6: 496-502.
Moller A.P., Erritzoe J. 2000. Predation against birds with low immunocompetence // *Oecologia* **122**, 4: 500-504.
Moriarty A., Saunders G., Richardson B.J. 2000. Mortality factors acting on adult rabbits in central-western New South Wales // *Wildlife Res*. **27**, 6: 613-619.
Patterson B.R., Messier F. 2000. Factors influencing killing rates of white-tailed deer by coyotes in eastern Canada // *J. Wildlife Manage*. **64**, 3: 721-732.
Preisser E.L., Bolnick D.I., Benard M.F. 2005. Scured to death? The effects of intimidation and consumtion in predator-prey interactions // *Ecology* **86**, 2: 501-509.
Sand H., Wikenros C., Wabakken P., Liberg O. 2006. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose // *Anim. Behav*. **72**, 4: 781-789.