

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  
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Экспресс-выпуск • Express-issue

2001 № 154

## СОДЕРЖАНИЕ

---

---

- 663-666** Случаи гнездования чернозобой гагары *Gavia arctica* в водно-болотном угодье “Псковско-Чудская приозёрная низменность”. С.А.ФЕТИСОВ
- 666-669** Орнитологические наблюдения на Онежском полуострове. Т.В.ПЛЕШАК
- 669-672** Численность хищных птиц в условиях снижения антропогенного воздействия в Нижегородской области.  
Л.М.НОВИКОВА, Д.В.ЗАЛОЗНЫХ
- 673-687** Теоретические основы и методы изучения питания и трофических связей млекопитающих и птиц.  
Г.А.НОВИКОВ
- 
- 

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

The Russian Journal of Ornithology

*Published from 1992*

Express-issue

2001 № 154

## CONTENTS

---

---

- 663-666** The black-throated diver *Gavia arctica* nests in lowland on eastern coast of the Pskov-Chudskoe Lake.  
S.A.FETISOV
- 666-669** Ornithological observations on the Onega peninsula, the White Sea. T.V.PLESHAK
- 669-672** The numbers of birds of prey in the Nizhni Novgorod Region under reduction of economic pressure.  
L.M.NOVIKOVA, D.V.ZALOZNYKH
- 673-687** Some approaches and techniques for investigation of food and trophic relationships in mammals and birds.  
G.A.NOVIKOV
- 
- 

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

## Случаи гнездования чернозобой гагары *Gavia arctica* в водно-болотном угодье “Псковско-Чудская приозёрная низменность”

С.А.Фетисов

Лаборатория зоологии позвоночных, Биологический институт, Санкт-Петербургский университет,  
Ораниенбаумское шоссе, 2, Ст. Петергоф, Санкт-Петербург, 198904, Россия

Поступила в редакцию 3 августа 2001

Последний раз вопрос о размножении европейской чернозобой гагары *Gavia arctica arctica* L. на территории Псковской обл. обсуждался в литературе в конце 1990-х (Фетисов, Ильинский 1997; Фетисов 1998). По современным данным, птицы этого подвида встречаются летом на озёрах в разных районах области: Бежаницком, Красногородском, Локнянском, Псковском, Пустошкинском, Себежском. В мае 1998 удалось найти гнездо чернозобой гагары с двумя яйцами на острове на оз. Белое в Пустошкинском районе. Высказывалось предположение, что гагары могут гнездиться также в Полистовском заповеднике и зоологическом заказнике “Ремдовский”.

В мае-июле 2001, работая по российско-датскому проекту “Разработка и выполнение плана управления для озера Чудское/Псковское в местности Рамсар, Россия”, осуществляющему фирмой Rambol (DANCEE) и Комитетом природных ресурсов по Псковской обл., автор смог неоднократно обследовать многие места в заказнике “Ремдовский”, который с 1996 вошёл в состав водно-болотного угодья международного значения “Псковско-Чудская приозерная низменность”. Это, в первую очередь, более 20 “материковых” озёр (Белое, Березно, Большое Орлово, Вяжище, Гористое, Долгое, Жуковское, Зайчик, Колпинное, Лудавское, Плотищно, Серебряное, Туренское, Тучное, Щучье и др.), расположенных на болотах Липовик, Сотельный Мох, Туренское, Чистый Мох и в других частях Ремдовского заказника, а также островов Вороний, Городец, Озолец, Станок и их окрестности и побережье оз. Тёплое между населенными пунктами Самолва – Пнёво – Мтеж – Балсово – Теребище. В результате удалось получить совершенно новые данные о распространении и характере пребывания гагар в Псковском и Гдовском районах.

При обследовании Ремдовского заказника в 2001 году удалось установить факты присутствия чернозобых гагар в период гнездования на 4 озёрах; на 2 из них – Белом и Осиновском – гагары успешно размножались.

\* По данным Н.А.Зарудного (1910), чернозобая гагара изредка гнездилась в Псковском уезде в начале XX в., но во второй половине этого столетия этот вид стали считать в Псковской обл. только пролётным (Мешков и др. 1974; Урядова, Щеблыкина 1993), хотя в период миграций гагар регулярно наблюдали на Псковско-Чудском озере (Верман 1961; Мешков 1978 и др.), а в соседней Эстонии было известно о гнездовании 10-15 пар (Leibak *et al.* 1994). Бывшее представление о статусе вида восстановилось в конце 1990-х, когда чернозобых гагар вновь удалось наблюдать в Псковском р-не в период размножения в заказнике “Ремдовский” (Фетисов 1998).

Озеро Белое расположено неподалеку от восточной границы Ремдовского заказника, в южной части болота Липовик, между населёнными пунктами Боровик, Глушь и Знаменка. 24 мая пара гагар была обнаружена на нём охотоведом Ремдовского заказника В.И.Леоновым и С.А.Фетисовым возле острова у северного берега ( $58^{\circ}17'14''$  с.ш.,  $28^{\circ}04'77''$  в.д.). Птицы, отплыв на безопасное расстояние, не покинули окрестностей острова, хотя и выглядели встревоженными. К сожалению, не было возможности попасть на остров и осмотреть его берега, поэтому гнездо не было найдено. Однако 23 июля при повторном осмотре озера на нём была отмечена одна взрослая и две молодых гагары. Взрослая, увидев людей, сначала выплыла на середину озера, потом улетела. Молодые же отплыли к противоположному берегу, сохраняя между собой и людьми дистанцию более 1 км.

Озеро Большое Орлово ( $58^{\circ}19'$  с.ш.,  $28^{\circ}07'$  в.д.) расположено на восточной границе Ремдовского заказника, примерно в 1.5 км к юго-западу от дер. Глушь. Оно соединено протокой с оз. Берёзно. По данным лесника С.К.Семмеля, показавшего подъезд к озеру, пара чернозобых гагар почти ежегодно встречалась на нём летом во второй половине 1990-х (их брачные крики были хорошо слышны в дер. Глушь; нередко гагары кормились на соседнем оз. Берёзно, подплывая рано утром к самой деревне, где поедали выброшенные местными жителями рыбы потроха). Летом 2000 С.К.Семмель несколько раз наблюдал на оз. Большое Орлово даже 2 пары взрослых гагар. Днём 23 мая 2001 одна гагара была отмечена С.А.Фетисовым возле западного берега этого озера, однако вечером того же дня его плёс пустовал. К сожалению, в 2001 не представилось возможности детально обследовать все берега озера кроме его юго-восточной части и малого безымянного озерка между озёрами Большое Орлово и Берёзно. Днём 17 июня одна взрослая гагара снова была отмечена возле западного берега оз. Большое Орлово. Во время наблюдения она кормилась и отдыхала более часа, не приближаясь к берегу. 21 июля гагар на озере увидеть не удалось.

Озеро Зайчик ( $58^{\circ}19'82''$  с.ш.,  $27^{\circ}55'70''$  в.д.). Это наиболее южное и доступное для наблюдений озеро в системе многочисленных и удалённых от жилья человека мелких озёр на болоте Чистый Мок в Ремдовском заказнике. Пару гагар наблюдали на нём днём 15 июня егерь заказника В.Г.Максимов и орнитологи В.Г.Пчелинцев и С.А.Фетисов. Птицы вначале неторопливо отплывали по мере приближения к ним людей вдоль вытянутого узкого озера и прятались за выступающими мысами. Достигнув дальнего берега, они улетели. Мы тщательно обследовали берега озера, но даже признаков наличия гнезда не обнаружили. Во время повторного осмотра озера 16 июня и 19-20 июля гагары на нём отсутствовали. Вероятно, сюда они лишь изредка прилетали на кормёжку с других озёр.

Озеро Осиновское находится в юго-восточной части заказника "Ремдовский", примерно в 3 км к северо-востоку от дер. Боровик. Впервые чернозобые гагары были встречены на этом озере в мае 1998; в мае-июне на плёсе можно было наблюдать до четырех охотившихся или отдыхавших особей одновременно (Фетисов 1998). 22 мая 1998 на северо-восточном берегу озера мы нашли гнездовую ямку с небольшим количеством строитель-

ногого материала. Правда, в результате проверки “гнезда” в конце июня было установлено, что оно оказалось недостроенным и брошенным, вероятно, из-за частого беспокойства гагар рыбаками-любителями. Тем не менее, 16 июня 1999 на Осиновском озере вновь были встречены две взрослые гагары, а в 21 ч 50 мин к ним прилетела третья (они вместе охотились и отдыхали и после захода солнца, но к утру улетели). При обходе озера на западном берегу мы обнаружили и сфотографировали гнездовую ямку гагар, расположенную среди молинии голубой *Molinia caerulea* (L.) Moench высотой 25 см. “Гнездо” находилось на небольшом сильно заболоченном мысу под сосенкой высотой не более 1 м, в 16 см от воды. Размеры овального “лотка” составляли 35×31×3 см. В день осмотра уровень воды в озере был на 11 см ниже поверхности берега. Возможно, поэтому гнездо было брошено, как и в 1998, недостроенным (Конечная, Фетисов 1999), потому что птицам было сложно вылезать на “поднявшийся” берег.

23 мая 2001 на оз. Осиновское вновь обнаружили пару гагар, а на восточном берегу ( $58^{\circ}14'99''$  с.ш.,  $28^{\circ}01'68''$  в.д.) нашли гнездо с двумя яйцами. Размеры гнезда, см: диаметр гнезда 39, диаметр лотка 26, глубина лотка 4.5. Гнездо находилось на 7 см выше уровня воды. Со стороны суши оно было скрыто кочкой высотой 16 см, густо поросшей вереском обыкновенным *Calluna vulgaris* (L.) Hull. В лотке было несколько сравнительно свежих и ещё как следует не примятых стеблей клюквы *Oxycoccus palustris* Pers. и каких-то осок *Carex* sp. Размеры яиц, мм: 91.5×53.6 и 90.8×53.8. Одно из яиц, опущенное в воду, всплыло в вертикальном положении, показав из воды свой тупой конец, что свидетельствует о последней стадии насиживания и скором выплении птенца. 18-19 июля на оз. Осиновское были встречены две молодые гагары, которые держались настороженно, несмотря на значительное (не менее 1 км) до них расстояние: одна гагара сразу выплыла на середину озера, а затем уплыла в его дальнюю часть; другая стала торопливо уплывать вдоль берега, скрываясь от наблюдателя за его выступами.

Итак, наши наблюдения показали, что присутствие чернозобой гагары в период размножения в заказнике “Ремдовский” — не случайное явление. В период гнездования пары гагар встречаются в восточной части заказника на небольших озёрах с очень прозрачной водой. Трудно судить об общей численности размножающихся пар, потому что многие озёра до сих пор не обследованы из-за их труднодоступности, а также недостатка в средствах для такого обследования. Можно предположить, что в 2001 году в заказнике в период гнездования присутствовали не менее четырех пар, две из которых успешно размножались и вывели по два птенца на озёрах Белое и Осиновское. В связи с этим необходимо, во-первых, продолжить выявление новых мест гнездования чернозобых гагар в водо-болотном угодье “Псковско-Чудская приозёрная низменность” и, во-вторых, незамедлительно принять меры по организации неформальной охраны таких мест.

*Автор благодарен за поддержку его фаунистических исследований в Псковской области Балтийскому фонду природы Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, Комитету природных ресурсов по Псковской обл. и Управлению по охране, контролю и регулированию использования охотничьих животных Псковской обл.*

*В мае-июле 2001 работа финансировалась по российско-датскому проекту “Разработка и выполнение плана управления для озера Чудское/Псковское в местности Рамсар, Россия” (фирма Rambol, DANCEE, Дания - Комитет природных ресурсов по Псковской обл.). В полевой работе автору помогали коллеги из Псковского полевого отряда БФП СПбОЕ И.Г.Милевский и Г.Ю.Конечная, а также сотрудники Управления по охране, контролю и регулированию использования охотничьих животных Псковской обл. Виктор А. Васильев, Вячеслав А. Васильев, В.И.Леонов, В.Г.Максимов и лесник Гдовского лесхоза С.К.Семмель.*

## Литература

- Вероман Х.** 1961. Об осеннеей миграции птиц на восточном берегу Чудского озера в 1958 году // *Ornitologiline kogumik* 2: 114-129.
- Зарудный Н.А.** 1910. Птицы Псковской губернии // *Зап. Импер. АН по физ.-мат. отд-нию.* Сер. 8, 25, 2: 1- 181.
- Конечная Г.Ю., Фетисов С.А.** 1999. Роль федерального зоологического заказника “Ремдовский” в сохранении биологического разнообразия и редких видов бассейна Балтийского моря (на примере сосудистых растений и птиц) / Отчет по договору между Управлением по охране, контролю и регулированию использования охотничьих животных Псковской обл. и БФП СПбОЕ от 27 мая 1999 г. СПб.: 1-69.
- Мешков М.М.** 1978. Псковско-Чудской микрорайон на Беломорско-Балтийской пролетной трассе // *Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц* 11: 3-11.
- Мешков М.М., Гальцова М.З., Урядова Л.П., Копыткин С.И.** 1974. Позвоночные животные // *Природа Псковской области.* Псков: 139-158.
- Урядова Л.П., Щеблыкина Л.С.** 1993. Наземные позвоночные животные Псковской области // *Краеведение и охрана природы.* Псков: 137-144.
- Фетисов С.А.** 1998. Новые сведения о чернозобой гагаре *Gavia arctica* в Псковской области // *Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып.* 42: 3-5.
- Фетисов С.А., Ильинский И.В.** 1997. Летние встречи чернозобой гагары *Gavia arctica* в Псковской области // *Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып.* 24: 14-16.
- Leibak E., Lilleleht V., Veromann H. (eds).** 1994. *Birds of Estonia. Status, Distribution and Numbers.* Tallinn: 1-287.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2001, Экспресс-выпуск 154: 666-669

## Орнитологические наблюдения на Онежском полуострове

Т.В.Плешак

Северный филиал ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М.Житкова, пр. Советских Космонавтов, д. 38, Архангельск, 163061, Россия

Поступила в редакцию 5 февраля 1999

Орнитофауна Онежского полуострова до сих пор изучена слабо. Поэтому интерес представляют и материалы наших непродолжительных наблюдений, проведённых 18-25 мая 1998 в губе Ухта (Онежская губа Белого моря) и её окрестностях. Для орнитолога это место интересно тем, что

здесь перелётные тицы пересекают полуостров в самом узком месте, попадая в Унскую губу Двинской губы. Весна 1998 года была затяжной, с частыми возвратами холодов.

***Gavia arctica***. Встретили 42 чернозобые гагары. Они пролетали в разных направлениях, направленной миграции мы не обнаружили.

***Cygnus cygnus***. 22 мая видели стаю из 11 лебедей-кликунов.

***Anser albifrons, A. fabalis***. За период наблюдений мы зарегистрировали около 3.2 тыс. белолобых гусей и гуменников. В стаях насчитывалось до 500 птиц, в среднем 130. По сведениям местных охотников, массовый пролёт прошёл раньше.

***Branta bernicla***. Массовый пролёт чёрных казарок проходил 20-22 мая. В последующие дни отмечались лишь единичные стаи. 23 мая пролёта практически не было из-за шторма. Всего мы насчитали 13.6 тыс. особей. Средний размер стаи составил 180 птиц (15-1000). 22 мая за 10 ч 30 мин наблюдений учили 7.5 тыс. особей.

***Branta leucopsis***. По сравнению с чернозобой, белошёкая казарка редка. Мы зарегистрировали этих казарок 21 и 22 мая в количестве 78 особей.

***Anas crecca, A. querquedula***. За время наблюдений зарегистрировали 136 чирков обоих видов суммарно. Чирки встречались по берегу губы, особенно во время отлива. Чаще всего встречались поодиночке, парами и небольшими стайками. 22 мая за 3 ч учили 100 особей.

***Anas acuta***. Встретили только 2 одиночные шилохвости.

***Anas clypeata***. В губе наблюдали одиночных птиц и стайку из 20 особей.

***Somateria mollissima***. 21 мая зарегистрировали 4 стаи общей численностью около 600 особей.

***Aythya marila***. Наблюдали 7 стай общей численностью 248 особей.

***Melanitta nigra***. 18 и 19 мая шёл массовый пролёт синьги. За 2 дня на большой высоте пролетело не менее 10 тыс. уток. В последующие дни синьга не встречалась.

***Bucephala clangula***. Редок. Видели стайку из 4 гоголей.

***Mergus serrator***. В губе и нижнем течении Ухты встретили 17 крохалей.

***Pandion haliaetus***. 21 мая скопу видели над рекой Ухтой.

***Haliaeetus albicilla***. 22 мая одиночного орлана-белохвоста видели над губой, где он сделал несколько неудачных попыток схватить уток.

***Buteo buteo***. Встречено 4 одиночных канюка над приустьевыми лугами по р. Ухта.

***Circus aeruginosus***. Пара камышовых луней постоянно держалась в тростниковых зарослях. 24 мая наблюдали активное токование.

***Aesalon columbarius***. Дербник регулярно встречался на моховом болоте с редкими соснами. 21 мая видели пару. 22 мая одиночный дербник долго гонялся за вороном *Corvus corax*.

***Lagopus lagopus***. На моховом болоте нашли зимние перья.

***Lyrurus tetrix***. Тетерева активно токовали в период наших наблюдений. В окрестностях устья Ухты зарегистрировали 3 тока.

***Tetrastes bonasia***. 20 мая на 4 км маршруте по пойменному ельнику подняли два рябчика.

*Tetrao urogallus*. На моховом болоте подняли глухарку.

*Grus grus*. 19 мая на побережье видели группу из 4 серых журавлей. 22 мая на этом же месте встретили трёх.

*Squatarola squatarola*. Встречены 2 стайки тулесов из 24 и 17 птиц.

*Pluvialis apricaria*. Наблюдали 4 стайки из 20-50 золотистых ржанок.

*Charadrius hiaticula*. На грязевой отмели наблюдали двух галстучников.

*Vanellus vanellus*. Обычная птица побережья, моховых болот и прибрежных лугов.

*Haematopus ostralegus*. Обычен на побережье губы. 22 мая за 3.5 ч наблюдений видели 8 особей.

*Tringa nebularia*. Большой улит неоднократно встречался на моховых болотах с редким сосняком.

*Actitis hypoleucos*. Перевозчик обычен по берегам реки Ухты.

*Philomachus pugnax*. Турухтан обычен на берегу, особенно во время отливов.

*Calidris* sp. Видели стайку песочников из 20 особей. Видовую принадлежность определить не удалось.

*Lymnocryptes minima*. 21 и 22 мая зарегистрировали активное токование гаршнепа над тростниками зарослями и примыкающим к ним болотам.

*Gallinago gallinago*. Обычный вид. 20 мая на 4 км маршруте вдоль Ухты учили 3 токующих бекаса.

*Numenius arquatus*. Встретили 16 больших кроншнепов на побережье и мохово-травянистых болотах.

*Numenius phaeopus*. На побережье и мохово-травянистых болотах наблюдали 20 средних кроншнепов.

*Larus argentatus*, *L. canus*. Серебристая и сизая чайки многочисленны на побережье и прибрежных лугах и болотах.

*Cuculus canorus*. Обычна. Первое кукование услышали 20 мая.

*Dendrocopos major*. 20 мая встретили большого пёстрого дятла у рыбакского становища в 1 км от устья Ухты. 25 мая наблюдали стычку двух дятлов на опушке ельника.

*Riparia riparia*. Стайку из 5 береговушек видели у становища 24 мая.

*Hirundo rustica*. Три ласточки встречены 24 мая у становища.

*Perisoreus infaustus*. 25 мая на 8 км маршруте по пойменным ельникам встретили 4 кукши.

*Corvus corax*. Обычен на побережье, куда вылетает на кормёжку. 23 мая за 2.5 ч наблюдений учили 2 вороны.

*Corvus cornix*. Обычна на побережье. 24 мая одновременно видели 5 серых ворон. У кромки тростника нашли два старых вороньих гнезда на берёзе и сосне на высоте около 3 м.

*Turdus philomelos*. Многочислен. Песни были слышны постоянно.

*Turdus pilaris*. Около 10 рябинников регулярно кормились у становища, прилетая из гнездовой колонии, расположенной в куртине березняка.

*Phylloscopus collybita*. 25 мая слышали первую песню теньковки.

*Motacilla alba*. Многочисленна. Массовое появление белых трясогузок наблюдали 21 мая. 25 мая видели птицу со строительным материалом в клюве.

*Motacilla flava*. Первый раз жёлтую трясогузку видели на побережье 25 мая. На 1 км маршруте по тростникам учили 5 особей.

*Anthus trivialis*. 21 мая слышали пение одного лесного конька.

*Bombicilla garrulus*. Одиночный свиристель встречен на опушке ельника на берегу реки Ухты.

*Fringilla coelebs*. Многочислен. Несколько зябликов постоянно посещали помойку у становища.

*Fringilla montifringilla*. Одиночный самец юрка кормился на помойке у становища.

*Loxia curvirostra*. Стайка примерно из 20 клестов-еловиков встречена 25 мая в спелом елово-сосновом лесу.

Автор благодарен В.Л.Бересневу и А.Б.Исаеву, охотникам из г. Железнодорожное Московской обл., за оказанную помощь в проведении полевых работ.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2001, Экспресс-выпуск 154: 669-672

## Численность хищных птиц в условиях снижения антропогенного воздействия в Нижегородской области

Л.М.Новикова, Д.В.Залозных

Нижегородское отделение Союза охраны птиц России, а/я 631, Нижний Новгород, 603000, Россия

Нижегородский государственный университет им. Н.И.Лобачевского

Поступила в редакцию 1 августа 2001

Одна из важных задач орнитологических исследований — сбор информации для ведения государственного кадастра животного мира, в первую очередь выяснение видового состава и численности птиц в различных местообитаниях. Особенно актуально изучение хищных птиц, поскольку они играют важную роль в экосистемах и могут служить индикаторами, характеризующими состояние биоценоза в целом. Многие виды этих птиц нуждаются в охране. При этом отношение к хищным птицам со стороны населения в целом остаётся негативным, и они подвергаются постоянному преследованию. К сожалению, информация о численности хищных птиц в Нижегородской обл. практически отсутствует, поэтому целью нашей работы являлось определение их численности в условиях снижения антропогенной нагрузки на ландшафты. Оптимальным методом определения плотности является абсолютный учёт числа гнездящихся пар на стационарных участках в течение ряда лет, что позволяет объективно судить о численности видов и её динамике.

Исследования вели в Сосновском и Арзамасском р-нах Нижегородской обл. в июне-сентябре 1997 и 1998. Использовали метод абсолютного учёта гнездящихся пар (Оスマловская, Формозов 1952) на участке площадью около 100 км<sup>2</sup>.

Территория наших исследований расположена на юго-западе Нижегородской обл. вдоль реки Сережа (правый приток Оки) и включает участок её правобережной поймы. Согласно ботанико-географическому делению области, предложенному В.В.Алехиным (1935) и С.С.Станковым (1951), наша территория лежит на границе подзон елово-широколиственных лесов и дубрав вблизи островов луговых степей. Вследствие пограничного расположения, а также особенностей геоморфологии (наличие карстовых воронок, высоких дюнных всхолмлений) и многообразия форм мезорельефа для данной территории характерно большое разнообразие стаций. Значительную часть площади стационара занимают леса (70%, в т.ч. 7% высоковозрастные). Здесь представлены сосновые боры разного возраста (40%, в т.ч. около 3% высоковозрастные), производные березняки, осинники и липняки (26%), старовозрастные хвойно-широколиственные леса (3%), пойменные дубравы и черноольшаники (1%), болота (1%), озёра (4%, в т.ч. уникальная система из 8 озёр карстового происхождения, через которые протекает Сережа), пойменные водоёмы (менее 1%), 3 села, окруженные залежами (19%), вырубки (5%). Выбранный нами участок входит в состав ключевой орнитологической территории международного значения "Леса в среднем течении р. Сережи" (Бакка, Киселева 2000), часть охраняется в составе государственного памятника природы "Пустынские озёра", Пустынского охотничьего заказника, часть входит в состав проектируемого Пустынского комплексного заказника федерального значения.

За последние десятилетия в России в связи с рядом причин, в том числе и экономических, значительно снизилась интенсивность многих видов хозяйственной деятельности, особенно в лесном и сельском хозяйствах. Следствием этого стало существенное ослабление антропогенной нагрузки на некоторые территории. На участке, выбранном нами для учётов, 19% площади занимают поля, заброшенные около 20 лет назад и застраивающие березняком. Около 6-7 лет практически не ведутся рубки леса. Поэтому интересно проследить, каким образом реагируют популяции хищных птиц разных экологических групп на ослабление антропогенного пресса и восстановление естественных природных комплексов. К сожалению, учёты численности птиц на выбранной нами территории ранее не проводились. Поэтому мы можем сравнить результаты наших исследований только с расчётными оценками В.М.Галушкина (1971) для Центра европейской части бывшего СССР в 1960-х годах.

На обследованной территории нами зарегистрированы следующие виды Falconiformes: канюк *Buteo buteo*, чёрный коршун *Milvus migrans*, осоед *Pernis apivorus*, ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis*, ястреб-перепелятник *A. nisus*, луны: полевой *Circus cyaneus*, луговой *C. pygargus* и болотный *C. aeruginosus*, пустельга *Falco tinnunculus*, чеглок *F. subbuteo*, скопа *Pandion haliaetus*, зимняк *Buteo lagopus*, беркут *Aquila chrysaetos*, сапсан *Falco peregrinus*. Первые 10 видов гнездятся. Зимняк отмечен во время пролёта. Скопа, беркут и сапсан наблюдались на пролёте и кочёвках.

Численность и соотношение хищных птиц, гнездящихся на территории стационара, представлены в таблице. Как видно из приведённых данных, наибольшей плотностью обладает канюк (5 пар). Это же отмечают и другие исследователи (Дементьев 1951; Пузанов и др. 1955; Беляков 1967; Галушин

1971; Бёме и др. 1998). Необходимо отметить, что современная плотность населения канюка близка к средней для центра европейской части СССР, рассчитанной В.М.Галущином (1971) — 6 пар на 100 км<sup>2</sup>.

Чёрный коршун наряду с канюком доминирует по численности среди Falconiformes во многих регионах (Пузанов и др. 1955; Беляков 1967; Галущин 1971, 1980; Кустов 1978). На Пустынском стационаре коршун также многочислен: 5 пар в 1997 и 4 пары в 1998. Более высокая его плотность, по сравнению с оценкой В.М.Галущина (1971) в 2.8 пар/100 км<sup>2</sup>, вероятнее всего, объясняется значительной долей водных угодий на территории стационара, а не увеличением числа гнездящихся пар.

#### Численность хищных птиц на Пустынском стационаре

Вид	1997		1998	
	Число пар на 100 км <sup>2</sup>	Доля в спектре населения, %	Число пар на 100 км <sup>2</sup>	Доля в спектре населения, %
<i>Buteo buteo</i>	5	19.3	5	19.3
<i>Milvus migrans</i>	5	19.3	4	15.4
<i>Pernis apivorus</i>	4	15.4	2	7.7
<i>Accipiter gentilis</i>	1	3.8	1	3.8
<i>Accipiter nisus</i>	1	3.8	1	3.8
<i>Circus cyaneus</i>	2	7.7	4	15.4
<i>Cyrucus pygargus</i>	1	3.8	2	7.7
<i>Circus aeruginosus</i>	1	3.8	1	3.8
<i>Falco tinnunculus</i>	2	7.7	2	7.7
<i>Falco subbuteo</i>	4	15.4	4	15.4
Всего	26	100.0	26	100.0

Плотность осоеда на стационаре существенно менялась год от года: 4 пары в 1997 и 2 пары в 1998. Это обусловлено, вероятно, изменением обилия основных объектов питания — общественных перепончатокрылых насекомых. Наша оценка плотности этого вида превышает оценку В.М.Галущина в 1.1 пар/км<sup>2</sup>.

Численность ястребов, тетеревятника и перепелятника, отличается стабильностью — по паре каждого вида гнездились на стационаре в 1997 и 1998. Для сравнения отметим, что в 1960-х, по данным В.М.Галущина, их плотность составляла, соответственно, 0.6 и 1.3 пар/км<sup>2</sup>, что близко к нашим данным. Суммарная численность луней (полевого, лугового и болотного) на стационаре — 4-7 пар — выше оценки В.М.Галущина в 4-7 раз. Численность пустельги (по 2 пары в 1997 и 1998) близка к оценке В.М.Галущина (1.3 пар/100 км<sup>2</sup>). Плотность населения чеглока на Пустынском стационаре весьма высока (по 4 пары в 1997 и 1998). В 1960-х в центре европейской части СССР плотность этого сокола была ниже — 1 пара на 100 км<sup>2</sup> (Галущин 1971). Столь высокая плотность в нашем случае объ-

ясняется, на наш взгляд, особенностями территории: пойма Сережи со старицами отличается обилием стрекоз — основного корма чеглока.

Таким образом, видовой состав хищных птиц, гнездящихся на Пустынском стационаре, представляет собой достаточно полный набор видов, типичных для лесной зоны европейской части России. На территории площадью около 100 км<sup>2</sup> гнездится 26 пар 10 видов, что в 1.5 раза превышает среднюю их плотность в центре европейской части СССР в 1960-х — 17 пар на 100 км<sup>2</sup> (Галушин 1971). Более высокая плотность хищных птиц в нашем случае обусловлена увеличением численности полевого и лугового луней, на которых благоприятно отразилась смена агроценозов на луговые сообщества.

Снижение антропогенного пресса не оказало серьёзного влияния на численность большинства видов, гнездящихся в лесу: канюка, тетеревятника, перепелятника, пустельги. Относительно высокая плотность таких видов, как осоед, чеглок, чёрный коршун, определяется экологическими особенностями рассматриваемой территории.

В годы наших исследований на Пустынском стационаре отмечен рост численности полевого и лугового луней (в 2 раза) и снижение в 2 раза численности осоеда. Численность остальных видов оставалась стабильной.

## Литература

- Алёхин В.В. 1935. *Объяснительная записка к геоботаническим картам б. Нижегородской губернии*. Л.: 1-67.
- Бакка С.В., Киселёва Н.Ю. 2000. Нижегородская область // *Ключевые орнитологические территории России. Том 1. Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России* / Т.В.Свиридова (сост.). М.: 175-188.
- Беляков В.В. 1967. О дневных хищных птицах Калининской области // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 72, 6: 140-141.
- Бёме Р.Л., Динец В.Л., Флинт В.Е., Черенков А.С. 1998. *Энциклопедия природы России: Птицы*. М.: 1-432.
- Галушин В.М. 1971. Численность и территориальное распределение хищных птиц Европейского центра СССР // *Тр. Окского заповедника* 8: 5-132.
- Галушин В.М. 1980. *Хищные птицы леса*. М.: 1-158.
- Дементьев Г.П. 1951. Отряд хищные птицы Accipitres или Falconiformes // *Птицы Советского Союза*. М., 1: 70-341.
- Кустов Ю.И. 1978. Численность и территориальное распределение хищных птиц в Мийнусинской котловине // *Фауна и экология позвоночных животных*. М.: 91-97.
- О смоловская В.И., Формозов А.Н. 1952. Методы учета численности и географического распределения дневных иочных хищных птиц // *Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных*. М.: 68-96.
- Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П. 1955. *Животный мир Горьковской области*. Горький: 1-587.
- Станков С.С. 1951. *Очерки физической географии Горьковской области*. Горький: 1-295.



## Теоретические основы и методы изучения питания и трофических связей млекопитающих и птиц

Г.А. Новиков

Лаборатория экологии наземных позвоночных,  
Биологический институт, Санкт-Петербургский университет

*Второе издание. Первая публикация в 1976\**

Проблема трофоценотических связей принадлежит к числу весьма актуальных и вместе с тем сложных вопросов современной биоценологии. Поэтому естественно, что в данном кратком обзоре она не может быть рассмотрена во всём её объёме и мы вынуждены ограничиться лишь некоторыми аспектами, оставив в стороне многие другие, возможно, не менее важные.

Экологам давно известна первостепенная роль питания в жизни животных и их трофических связей — в биоценозах. Нет буквально ни одной экологической сводки, где не затрагивались бы эти кардинальные вопросы. Некоторые авторы, например В.В.Станчинский (1933), трактуют биоценозы как трофоценотические системы и, соответственно, ставят знак равенства между схемами трофических связей и схемами структуры биоценозов.

В процессе аутэкологических и биоценологических исследований, выполненных отечественными и зарубежными зоологами, собрана масса интересных фактов, сделаны важные обобщения, созданы разнообразные методы сбора и анализа материала. Высоко оценивая эти работы, нельзя, однако, пройти мимо существенных их недостатков. Последние требуют критического рассмотрения накопленного опыта. При этом надлежит принять во внимание глубокое изменение подхода к изучению питания и трофических связей, произошедшее в последние годы, в частности, стремление к раскрытию энергетических основ питания животных.

Здесь следует подчеркнуть, что Н.И.Калабухов ещё в 1946 г. показал, что энергетический принцип лежит в основе всех биологических адаптаций, а не одних только трофических, как считают иные экологи в настоящее время. Следовательно, энергетический подход к экологическим проблемам уже давно был сформулирован в отечественной экологии.

Переходя к предмету данного обзора, целесообразно прежде всего напомнить некоторые теоретические положения и понятия, лежащие в основе оценки питания и пищевых связей. Известно, что базой всех трофических связей животных служат зелёные растения, ибо только они являются автотрофными организмами, способными в процессе фотосинтеза созда-

\* Новиков Г.А. 1976. Теоретические основы и методы изучения питания и трофических связей млекопитающих и птиц // *Биоценотические отношения организмов*. Л.: 45-65.

В основу настоящей статьи положена лекция, прочитанная автором в мае 1972 г. на Втором Всесоюзном экологическом семинаре в г. Душанбе.

вать органические вещества, или первичную продукцию, из элементов окружающей абиотической среды. В противоположность им животные принадлежат к гетеротрофам, прямо или опосредованно использующим материю и энергию растений. В зависимости от своего места и роли в трофических системах природных биологических комплексов растения и животные делятся на продуцентов и консументов, причём среди последних различают потребителей первого, второго и третьего порядков.

Консументы отличаются большей или меньшей специализацией в отношении предпочитаемой пищи и занимаемой в биоценозе экологической ниши (Elton 1927), называемой Одумом (Odum 1954) "профессией животного". В соответствии с этим среди животных различают, с одной стороны, фитофагов, зоофагов и всеядных, а с другой — эври-, стено- и монофагов. Надо, однако, сказать, что эти подразделения не имеют абсолютного значения, поскольку даже весьма специализированным в трофическом отношении видам свойственна большая или меньшая степень экологической пластиичности. Последняя особенно проявляется при резком ухудшении условий питания (Новиков 1957).

Весьма большое значение имеет обобщение, сделанное Ч.Элтоном в 1927 г., согласно которому виды, связанные друг с другом на трофической основе, образуют цепи питания. Их исходными звенями служат те или иные растительные корма, а последующими — животные-консументы первого и дальнейших порядков. Цепи питания, базирующиеся на одном и том же растительном корме, образуют взаимно связанный цикл питания. В свою очередь, циклы питания прямо или опосредованно контактируют между собой в рамках данного биоценоза или даже нескольких и многих биоценозов, так что в конечном счёте образуют сложную трофическую систему. Количественная оценка отдельных последовательных звеньев в цепях питания привела Элтона к установлению закономерности, названной им пирамидой чисел. Согласно этому правилу в звеньях цепи питания наблюдается закономерное уменьшение количества особей. Оно является максимальным в основании "пирамиды чисел" — у растений (продуцентов) и падает по мере перехода от одного "этажа" пирамиды к другому — среди животных-консументов. Наименьшее количество особей характерно для консументов высшего ранга — хищных зверей и птиц. Помимо этого можно заметить, что чем длиннее цепь питания, тем больше этажей в пирамиде и тем она выше.

В порядке дальнейшего развития данного правила пирамиду чисел стали строить не на основании количества особей, а на основании их суммарной биомассы. Так, согласно П.Дювилю и М.Тангу (1968), в Бельгии в дубово-буковом лесу (120 лет) насчитывается (в кг/га): растений — 275000, дождевых червей — 600, мелких млекопитающих (грызуны, насекомоядные, хищные) — 5, крупных зверей (кабан, олень, косуля) — 2, птиц — 1.3.

Наконец, в соответствии с современным энергетическим подходом, были сделаны попытки дать соответствующую оценку и пирамиде чисел. По данным французских экологов Ф.Бурльера и М.Ламот (Bourlière, Lamotte 1962), в ряду звеньев трофической системы степного биоценоза наблюдается закономерность в использовании энергии, накопленной орга-

низмами предыдущего трофического уровня (табл. 1). Рассматривая показатели таблицы 1, надо иметь также в виду, что часть энергии расходуется на поддержание собственной жизнедеятельности (у растений обычно это отнимает от 12-60% потребляемой энергии). В целом нельзя не согласиться с выводом Дювиньо и Танга (1968, с. 34), что “живые существа очень плохо, с большими потерями, трансформируют энергию; поток энергии с каждым новым трофическим уровнем резко уменьшается” (см. рисунок).

**Таблица 1. Использование энергетических ресурсов в трофической системе степного биоценоза**  
(по: Bourlière, Lamotte 1962)

Трофические звенья	Использованная энергия, %	Источник энергии
Продуценты	0.10-1.2	Солнечная радиация
Консументы:		
1-го порядка	9-16	Продуценты
2-го порядка	5-22	Консументы 1-го порядка
3-го порядка	6-13	Консументы 2-го порядка

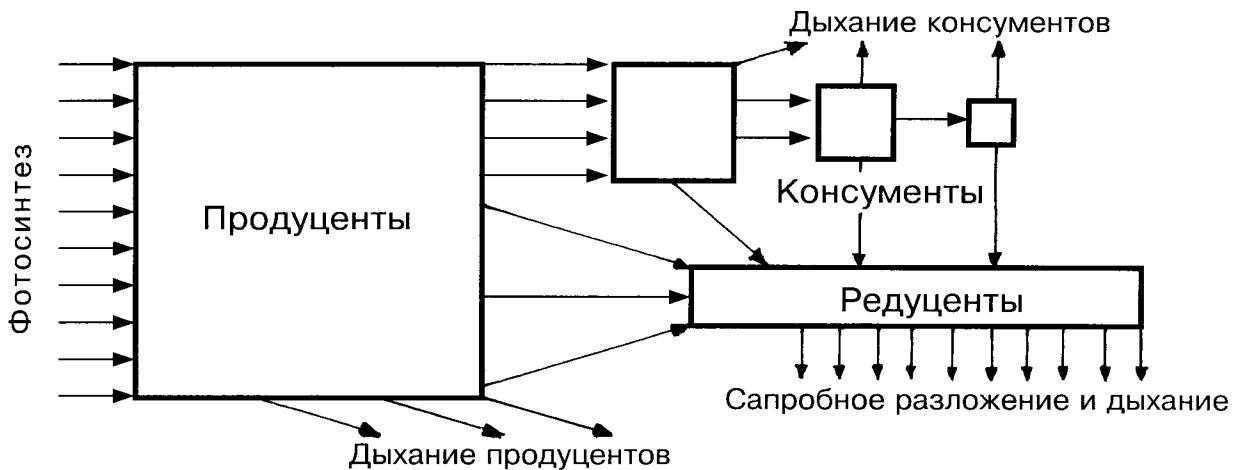
**Таблица 2. Сравнение различных оценок пирамиды Эльтона в экспериментальном пруду** (по: Whittaker 1971)

Трофические уровни	Численность, экз./м <sup>2</sup>	Биомасса сух. вещ., г/м <sup>2</sup>	Продуктивность сух. вещ., мг/м <sup>2</sup> /сут
Продуценты	$7.2 \times 10^{10}$	17.7	280
Фитофаги	$1.5 \times 10^4$	1.25	26.8
Первичные зоофаги	100	0.66	1.2
Вторичные зоофаги	15	0.10	0.1

Данные таблицы 2 позволяют наглядно сопоставить три разных подхода к характеристике правила пирамиды — оценка количества особей, их биомассы и продуктивности, т.е. энергетических ресурсов. Приведённые в таблице показатели получены при изучении мелкого экспериментального пруда с малой пищевой продуктивностью (Whittaker 1971, р. 95). Они рисуют совершенно сходную картину. Правда, данный пример заимствован нами из области гидробиологии, но это не меняет сути дела.

Необходимость детального изучения питания и трофоценотических связей животных определяется не только первостепенной биологической ролью этой стороны их жизнедеятельности, но и тем глубоким влиянием, которое оказывают трофические факторы на многие стороны экологии и этиологии животных — их стационарное распределение, территориальное поведение, миграции, плодовитость, динамику численности и т.п.

Говоря о проблеме питания в целом, следует подчеркнуть её и теоретико-познавательное, и очень большое практическое значение. Известно, что



именно в связи с питанием одни виды животных причиняют большой ущерб сельскому, лесному или иным отраслям хозяйства, тогда как другие виды, наоборот, приносят огромную пользу. Вспомним о роли животных в опылении растений, расселении плодов и семян ценных диких растений, истреблении вредителей и т.д. Кстати, заметим, что определение пользы и вреда — далеко не простое дело, ибо образ жизни животных весьма многообразен и порой противоречив, сильно различаясь в зависимости от местности и конкретных условий, а также от направления хозяйства. Достаточно вспомнить характер питания лисицы, хорька, сойки, сороки и ряда других зверей и птиц, которые, с одной стороны, приносят очевидную пользу, а с другой — в известной мере вред. При разных обстоятельствах начинает преобладать та или иная тенденция в их деятельности, а с этим меняется и наше к ним отношение.

Обращаясь к конкретным аутэкологическим и биоценологическим исследованиям питания животных, нельзя не заметить, что многие из них при всех своих достоинствах страдают рядом дефектов, которые следует упомянуть во избежание их повторения. К наиболее часто встречающимся недочётам надо отнести то, что нередко работы по питанию бывают слишком статичными, мало репрезентативными и, как ни странно, недостаточно конкретными и слишком генерализованными и схематичными. В подтверждение сказанного можно, например, сослаться на пространную работу А.С.Будниченко (1968) по питанию птиц искусственных насаждений.

Между тем питание и пищевые связи животных по самой сути очень изменчивы и динамичны, превосходя в отношении лабильности многие другие стороны экологии видов, видовых популяций и их биологических комплексов. Эта динамичность определяется рядом внутренних и внешних обстоятельств и проявляется в разных аспектах — индивидуальном и групповом (в частности, популяционном), возрастном, сезонном, биотопическом, географическом и пр. Сказанное можно иллюстрировать рядом примеров.

Общеизвестны коренные отличия характера питания у детёнышей и взрослых млекопитающих, у птенцов и взрослых зерноядных птиц и т.д.

Многим видам наземных позвоночных свойственны глубокие сезонные различия питания и, следовательно, биоценотических связей. При этом в наиболее тяжёлое зимнее время года животные вынуждены довольствоваться несравненно более однообразным, чем летом, и не во всём полноценным кормом. Так, например, большой пёстрый дятел летом питается почти исключительно насекомыми, а зимой становится фитофагом, живущим за счёт семян ели, сосны и других древесных пород. Глухарь, в противоположность разнообразной смешанной летней пище\*, долгие зимние месяцы кормится одной лишь хвоёй сосны или кедра, отчасти можжевельника, сдабривая её зелёными шишечками и почками, причём ежедневно съедает до 500 г хвои (Новиков 1970). Лось в Ленинградской области в беснежное время года использует в пищу более 90 видов растений, в том числе около 70 видов трав и кустарничков, а зимой ограничивается немногими древесно-кустарниковыми породами и в общей сложности поедает чуть более 40 видов (Тимофеева 1974).

Подобные резкие колебания характера питания по сезонам, вне всяких сомнений, должны оказывать глубокое воздействие на процесс пищеварения, сопровождаться специфическими сезонными адаптивными изменениями физиологических и биохимических реакций. К сожалению, эти циклические явления в организме животных ещё не изучены.

Белая куропатка, по нашим подсчётом в Лапландском заповеднике, только за одну кормёжку способна съесть до 2500 кусочков побегов карликовой берёзы и ивы. В зобу одной из куропаток мы насчитали более 6000 частей растений. Для того, чтобы добить такое большое количество пищи, птица должна пробежать по снегу около 1 км и сделать не менее 10000 движений клювом, дабы отщипнуть побеги и почки с кустов. Трудно представить, как складывается энергетический баланс у куропаток в условиях сильных морозов, когда источником тепла им служит малокалорийный и к тому же сильно охлаждённый корм, а расходуется оно на излучение с поверхности тела, обогревание, локомоцию, другие движения (Новиков 1970).

Наряду с сезонными известны также существенные различия питания многих видов в разных частях ареала, а иногда и в зависимости от стационарного распределения. Примером ландшафтно-географической изменчивости питания может служить усиление плотоядности в северных районах обитания и растительноядности на юге ареалов лесной куницы и бурого медведя. Сильно отличается состав кормов у зайца-беляка в пределах лесной зоны. При этом дело не только во флористических (и соответственно кормовых) отличиях отдельных районов, но и в специфических особенностях питания тех или иных популяций. К примеру сказать, почти повсеместно беляк весьма охотно питается корой и побегами рябины, но в Ленинградской области почему-то почти полностью её игнорирует (Новиков, Тимофеева 1965). В той же области в южных её районах лось зимой питается в основном побегами сосны, а в северных — побегами лиственных пород (Новиков и др. 1970; Тимофеева 1974). Подобного рода примеров много.

\* Например, на Кольском п-ове в состав летних кормов глухаря входит не менее 53 видов растений, а также разнообразные беспозвоночные (Новиков 1952).

Детальные наблюдения показывают, что нередко животные отдают явное предпочтение не только тем или иным древесным породам, но и определённым экземплярам деревьев, которые, очевидно, обладают особыми достоинствами — вкусом, обилием сахаров, экстрактивных или иных химических веществ. (Недаром даже культурные плодовые деревья какого-либо сорта в одном и том же фруктовом саду приносят далеко не одинаковые по вкусу яблоки, груши, сливы.) В литературе имеются данные, свидетельствующие о существенных биохимических различиях сосновой хвои с разных частей кроны и у деревьев из разных мест произрастания. Не случайно глухари щиплют хвою далеко не с каждой сосны (или кедра), а, так сказать, с излюбленных и основательно их повреждают. Аналогичным образом в диких фруктарниках Северного Кавказа медведи из года в год лазают за яблоками, грушами, алычой на одни и те же деревья. Под ними же подбирают опавшие плоды кабаны и другие копытные звери. Ясно, что животные отлично разбираются в пищевых достоинствах кормовых растений, реагируют на тонкие индивидуальные их различия.

Иногда приходится также сталкиваться с индивидуальной изменчивостью питания и значительным отклонением трофического стереотипа от обычной нормы. Известны случаи, когда некоторые пары чёрных коршунов на Южном Урале специализировались на добывании для своих птенцов... ежей (Зарудный 1888). Некоторые изменения стереотипа питания, первоначально носившие индивидуальный характер, могут стать групповыми. Интересным тому примером служит быстро распространившаяся среди больших синиц Англии способность открывать картонные крыжечки и склёвывать сливки из бутылок, оставленных разносчиками молока около домов.

Сильные изменения питания и способов добывания пищи происходят в зависимости от урожайности и доступности основных кормов. Такой специализированный стенофаг, как клёст-еловик, в годы полного неурожая еловых семян на Кольском п-ове вынужден кормиться семенами ягодных кустарничков и лесных травянистых растений, вроде воронники, бодяка, перловника и, следовательно, коренным образом изменять своё поведение и вертикальное местоположение в лесном биоценозе (Новиков 1952, 1957). Аналогичным образом, специализированный хищник-миофаг горностай в период глубокой депрессии численности полёвок и леммингов на Кольском п-ове стал питаться отбросами около жилья человека и, что особенно удивительно, есть плоды можжевельника несмотря на их малую питательность (Насимович 1948б).

Напротив, массовое появление какого-либо корма сразу привлекает к нему многих потребителей, в том числе и таких, которым в обычных условиях этот вид пищи совсем не свойствен. Например, грачи в бывшей Тульской губернии во время массового размножения непарного шелкопряда издалека прилетали в рощи, поражённые вредителем, собирали гусениц прямо на ветвях деревьев, словно синицы (Соболев 1897).

Цитированные примеры, а их число можно многократно умножить, наглядно свидетельствуют о высокой степени лабильности питания и трофических связей, в зависимости от конкретной локальной ситуации. Подобная изменчивость особенно характерна для эврифагов, как видов с наи-

большой экологической пластичностью, но при известных обстоятельствах проявляется и у стенофагов, как то мы видели на примерах с клестом-еловиком и горностаем.

Из сказанного следует, что трофоценотические отношения животных не ограничиваются внутривидовыми и межвидовыми связями между ними самими, но включают чрезвычайно важные контакты с растениями. Более того, эти последние связи являются, так сказать, базисными, поскольку находятся в основе всех цепей и циклов питания. Таким образом, для глубокого познания питания и трофических связей зверей и птиц первостепенное значение имеет детальное исследование кормовых ресурсов. В частности, необходимо выяснить видовое разнообразие кормовых объектов, распределение и количество по биотопам, наличие и доступность по сезонам, колебания урожайности по годам и причины, их обуславливающие, и т.п. Наряду с этим большой интерес представляет качество кормов — их биохимический состав, наличие витаминов, калорийность, степень влажности, переваримость и пр.

В процессе изучения питания важно установить относительное значение отдельных групп кормов с тем, чтобы выделить среди них постоянные (круглогодичные) и сезонные, основные, второстепенные, резервные и случайные, а также, конечно, определить круг их потребителей. При этом следует иметь в виду, что использование различных групп кормов и их роль могут сильно изменяться в зависимости от многих обстоятельств и прежде всего от наличия в природе. Обилие какого-либо второстепенного или даже случайного кормового объекта может выдвинуть его на какой-то срок на первое, ведущее место. Так, по наблюдениям А.Н.Формозова (1937) в озёрной лесостепи Казахстана, во время лёта итальянской саранчи её начали в массовом количестве уничтожать самые разнообразные птицы, в частности водоплавающие. При этом некоторые виды уток и их утят не ограничивались поеданием насекомых, упавших в воду, а специально ради саранчи уходили в степь на расстояние до 500 м от водоёмов. В описываемый период именно эти насекомые стали ведущим кормом в данных биоценозах, и вокруг него возникла своеобразная времененная трофическая группировка со сложными взаимными отношениями между компонентами.

Трофоценотические отношения между животными, входящими в единый или смежные пищевые циклы, могут быть позитивными или негативными для разных видов. Однако, давая оценку значения подобных контактов, систематизируя их, следует опасаться чрезмерной схематизации и поспешных умозаключений, не подкреплённых реальными фактами. Таково, например, широко распространённое утверждение о наличии конкурентных отношений между видами или в пределах вида, основанное только на том, что в составе пищи сравниваемых животных когда-либо был обнаружен один и тот же корм. При этом сплошь и рядом не принимается во внимание ни обилие корма, ни численность, плотность населения и потребность в пище его потребителей, ни значение корма для существования консументов, ни постоянство его потребления. Между тем на самом деле конкуренция возникает далеко не всегда, а лишь в условиях чрезмерного обилия потребителей и дефицита корма, особенно если он играет жизнен-

но важную роль в питании конкурирующих видов и не может быть в полной мере компенсирован другим кормом.

Насколько сложными бывают трофические связи и как легко неправильно отнести их к межвидовой конкуренции, показывает анализ взаимоотношений между потребителями еловых семян и, казалось бы, несомненными конкурентами — белками, клестами и большими пёстрыми дятлами, — осуществлённый А.Н.Формозовым (1934). Им было доказано, что, например, клести отнюдь не являются конкурентами белки, хотя тоже питаются семенами ели. Сбрасывая на землю массу еловых шишек, они не подрывают кормовую базу грызуна, а, наоборот, стабилизируют её. Известно, что у опавших шишек чешуи плотно смыкаются и семена долго (иногда до следующего лета) не выпадают, так что белка получает возможность ими питаться, тогда как шишки, оставшиеся висеть на ветвях, роняют семена уже во второй половине зимы и теряют своё кормовое значение.

Примером сложной, противоречивой проблемы трофоценотических взаимоотношений является также широко дебатируемая сейчас проблема “хищник и жертва”. Она, кроме того, демонстрирует связь трофических отношений с эlimинирующим действием естественного отбора, а также взаимную (а не одностороннюю) зависимость обоих компонентов в трофической системе “хищник—жертва”.

Значительный интерес представляют межвидовые трофоценотические отношения типа “захребетничества” (т.е. существования за счёт более сильных и ловких добытчиков) и мутуализма. Проявлением последнего служит совместная охота лисицы и перевязки, которую наблюдал в Казахстане А.А.Слудский (1964), назвавший такого рода симбиотические отношения “адъюторизмом”.

Внутривидовые трофические отношения могут носить характер индифферентного симбиоза, взаимопомощи (охота стаями), конкуренции (даже у зайцев-беляков), вплоть до каннибализма. Изучения этих сторон экологии и поведения животных должно составлять существенную часть популяционной тематики.

Трофические отношения исторически складывались, в первую очередь, путём совместного эволюционного развития соответствующих компонентов биоценоза. В результате у животных возникали тонкие морфологические приспособления к питанию определённой пищей, вроде хорошо заметных отличий величины и формы клюва у разных подвидов клестов-еловиков, питающихся в отдельный частях своего ареала семенами разных хвойных пород с более крупными или мелкими шишками (Кириков 1940).

Вследствие той же сопряжённой эволюции у растений и животных выработались сложные коадаптации. Примером подобных взаимных приспособлений является удивительная гармоничная согласованность строения клюва колибри и венчиков цветов, нектаром которых они питаются, одновременно осуществляя их опыление. Значительная степень взаимной приспособленности имеет место в строении клюва и лап сойки и морфологических особенностей желудей дуба (Новиков 1948).

Степень влияния характера пищи на морфологию животных-потребителей столь велика, что их сравнительное эколого-морфологическое изуче-

ние может, так сказать в порядке обратной связи, дать много интересного для познания особенностей питания видов и их популяций. Возможности подобного анализа строения пищеварительного тракта мышевидных грызунов наглядно продемонстрировал своими работами В.А.Попов (960). Мы уже не говорим о ставшем весьма популярным методе морфофизиологических индикаторов (Шварц и др. 1968).

Но вернёмся к вопросу о происхождении трофических связей среди животных. Здесь, наряду с упомянутым выше эволюционным путём их возникновения, возможен и иной вариант, когда в исторически сложившуюся экосистему со специфическими для неё контактами, по той или иной причине (например, в результате акклиматизации) внедряется совершенно новый вид. В одних случаях этот эпизод проходит сравнительно безболезненно для аборигенного биоценоза, но иногда приводит к сильным биоценотическим пертурбациям, нарушению равновесия и труднообратимым экологическим сукцессиям.

Именно такими оказались последствия выпуска ондатры на многие водоёмы Европейского Севера. До этого водно-болотная растительность таёжных озёр и речных стариц испытывала в общем небольшое давление со стороны немногих консументов — лося, водяной полёвки, уток и некоторых других животных. Благодаря этому водно-болотная растительность, несмотря на ограниченную способность к естественному возобновлению после объедания животными, сохраняла свою фитоценотическую целостность, а консументы не подрывали состояния кормовой базы. Совершенно иная картина сложилась после интродукции, резкого увеличения численности и широкого расселения ондатры. Этот зверёк, быстро ставший массовым обитателем застраивающих водоёмов, оказался не только очень прожорливым, но и весьма “нерасчётым” потребителем растительных кормов, так как не столько поедал их, сколько портил и оставлял несъеденным на своих кормовых площадках. Подобной нагрузки водно-болотная растительность выдержать уже не могла, её вегетационная потенция оказалась недостаточной для восполнения неожиданно возникшего урона со стороны ондатры, было подорвано естественное возобновление, а с ним и кормовая ценность многих водоёмов. Численность ондатры здесь резко упала вследствие гибели зверьков, миграции и других причин. Ясно, что описанный процесс внес коренные изменения в существование соответствующих экосистем и отдельных их компонентов, связанных с водой и прибрежной растительностью, вероятно, вплоть до некоторых видов рыб, нерестившихся среди растительности. Данный пример (заметим в скобках) интересен также в том отношении, что демонстрирует случай, когда причиной, или “пусковым механизмом”, экологической сукцессии явилась трофическая деятельность животного. Подобного рода фактов в экологии известно мало.

Приведённый эпизод служит хорошим поводом для специального рассмотрения важного вопроса о последствиях массового поедания животными растений или других животных. Это биоценотическое явление может быть иллюстрировано рядом примеров.

Ещё в 1920-х годах американскими, а затем и советскими экологами была убедительно показана важная роль грызунов и зайцев в степи и на

лугах. Животные не только уничтожают значительную часть фитомассы, но и, выбороочно поедая растения, существенно изменяют видовой состав и количественное соотношение видов в травостое (Кашкаров 1944; Воронов 1964, 1973). Аналогичным образом оказывается питание мышей и полёвок на естественном возобновлении лесных насаждений. Во многих районах возобновление бывает обеспечено только в особенно урожайные на семена деревьев годы при условии низкой численности грызунов. При их обилии и недостаточно высоком урожае семян последние уничтожаются зверьками полностью, как то имеет место в буковых лесах Северного Кавказа (Жарков 1938). В результате из биоценозов впоследствии выпадают целые генерации древесных пород. В дубравах "Тульских засек" установлено не только массовое уничтожение мышами и полёвками семян и проростков деревьев, но и резкое изменение соотношения пород, причём в нежелательную для лесного хозяйства сторону (Свириденко 1940; Наумов 1948).

Поразительное по своим масштабам увеличение численности лося, наблюдавшееся в недавние годы, повлекло за собой массовое повреждение лосями сосновых и лиственных молодняков и лесных культур, смену древесных пород и т.д. Проблеме "лось и лес" посвящена обширная литература. Однако в ней мы находим преимущественно данные о площадях потравленных лосем лесных насаждений и т.п. Между тем, новейшими исследованиями установлено, что вред лося и других копытных определяется не столько уничтожением какого-то количества побегов, сколько последующим снижением интенсивности фотосинтеза и соответствующим падением прироста биомассы молодых деревьев. Иными словами, косвенное воздействие животных более ощутимо, чем прямое. Именно об этом свидетельствуют результаты исследования в Центрально-Чернозёмном заповеднике (Курская область). Здесь лоси за 4-5 лет своей максимальной численности съели 1.2 т/га побегов молодых дубков. Между тем, общее снижение биомассы повреждённых дубков за счёт замедления фотосинтеза и их прироста составило 26 т/га. Иными словами, поедание всего 1-2% биомассы дубовых молодняков привело к падению продуктивности древесного насаждения на 46% (Ходашева, Елисеева 1967).

Заметное воздействие на продуктивность растительных сообществ оказывают не только животные-фитофаги, но косвенным путём и некоторые зоофаги. Общеизвестно, что мелкие птицы, особенно в гнездовой период, истребляют огромное количество вредных насекомых. В литературе неоднократно публиковались соответствующие подсчёты для отдельных пар, например, больших синиц. Однако эти, действительно внушительные цифры не раскрывают реальных последствий деятельности птиц по охране насаждений. Недавние эксперименты в лесостепных дубравах показали, что если искусственно прекратить доступ птиц к деревьям, сильно поражённым вредителями, то прирост в высоту и по диаметру таких дубов только за одно лето сократится на 35-50%. Наоборот, привлечение птиц в очаги размножения насекомых повышает прирост деревьев за счёт уничтожения вредителей более чем на 30% (Королькова 1963). Использованию птиц в качестве биологического средства борьбы с вредными насекомыми помогает весьма высокая степень подвижности пернатых, их способность быстро

концентрироваться в очагах массового появления насекомых, что было убедительно показано М.Н.Керзиной (1949) в лесах Воронежского заповедника, поражённых дубовой хохлаткой.

Вне всяких сомнений, дальнейшее углублённое изучение последствий трофоценотических связей раскроет перед нами ещё более интересные процессы, чем те, что бегло освещены в приведённых примерах. Отсюда вытекает неотложная необходимость развития исследований питания зверей и птиц как в аутэкологическом, так и в биоценологическом плане, используя при этом весь методический арсенал экологии.

Переходя в заключение нашего обзора к методике изучения трофоценотических отношений животных, следует подчеркнуть несколько исходных моментов, вытекающих из сказанного выше.

По нашему глубокому убеждению, в основе трофоценотических исследований должно лежать отличное знание особенностей питания отдельных ведущих видов и их конкретных популяций, принадлежащих к важнейшим компонентам соответствующих биогеоценозов. Данное положение следует подчеркнуть, ибо нередко приходится сталкиваться с далеко идущими выводами, сделанными без должного фактического обоснования.

При изучении питания в настоящее время неизменно применяются те или иные количественные показатели, что делает исследование значительно более убедительным в сравнении с чисто словесным описанием, практиковавшимся ранее. Однако нередко авторы ограничиваются простым перечнем объектов питания с указанием их относительной встречаемости, причём механически соединяют данные, полученные разными способами, а главное, относящиеся к разным годам, без учёта состояния кормовой базы в отдельные годы. Между тем, последняя может резко изменяться, особенно, когда речь идёт о мышевидных грызунах, семенах хвойных пород и других кормовых объектах, сильно флюкутирующих во времени.

Этой динаминости особенно часто недостаёт многим современным работам по питанию. В ещё большей мере подобного рода упрёк можно сделать в отношении трофоценологических исследований. Во всяком случае, схемы пищевых связей в биоценозах неизменно носят сугубо статический и достаточно примитивный характер. Они не только не отражают динамику трофических взаимоотношений в зависимости от урожайности основных кормов и численности видов-потребителей, но даже не дифференцируют наличные связи по их биоценологическому значению. Между тем, очевидно, следовало бы оттенять это различие, например, с помощью стрелок разной толщины, сплошных, пунктирных и т.п.

Для такой конкретной, дифференциированной оценки питания и пищевых связей нельзя ограничиваться эпизодическим сбором фактов, но необходимо обеспечить многолетние, круглогодичные стационарные исследования, приуроченные к наиболее типичным частям ареала вида и разным его популяциям.

Кстати, нельзя не заметить, что, несмотря на превалирование в современной экологии популяционной тематики, при изучении питания зверей и птиц популяционные различия получают освещение очень редко и, как ни странно, вообще популяционный подход не получил должного развития.

Характеристика питания заметно выигryвает, когда его количественная оценка сопоставляется с данными о количестве поедаемых кормов, в частности основных пищевых объектов и их заменителей, используемых животными в неурожайные, голодные годы. В отношении растительных кормов, кроме собственных данных, очень много ценных сведений можно почерпнуть из книг по лесо-

ведению и лесному хозяйству, а также из сводок по кормам сельскохозяйственных животных и кормовым ресурсам отдельных областей СССР. Для зооэкологов особенно полезна капитальная сводка И.В.Ларина с соавторами “Кормовые расценки сенокосов и пастбищ СССР” (1950-1956).

Большой интерес представляет всё чаще теперь практикующаяся энергетическая оценка кормов, питания и трофических связей. Получение соответствующих данных, требующих прямого калориметрирования или соответствующих теоретических расчётов, конечно, сопряжено со значительными трудностями. Однако результаты с лихвой окупаются в конечном счёте. В этом можно убедиться, ознакомившись с работой Д.Н.Данилова (1938) о калорийности основных кормов белки и статьёй польских экологов К.Петрусеевича и В.Гродзиньского “Значение растительноядных животных в экосистемах” (1973).

Изучение питания и трофических связей требует продуманного сочетания полевых и лабораторных исследований. При этом применение тех или иных методических приёмов и техники зависит от экологических и этологических особенностей видов, от сезона работы, характера местности, задач исследования и других объективных и субъективных моментов.

При полевых исследованиях чаще всего практикуется по возможности массовый сбор фактического материала — поедей, остатков добычи, погадок, экскрементов и т.п. Производится также отстрел и отлов животных ради получения желудков или зобов с остатками пищи. Известные трудности возникают при последующем определении этих фрагментов растений и животных. Здесь большую пользу могут принести заранее приготовленные эталонные коллекции с образцами частей черепа, зубов, конечностей, перьев и пр., а также семян и почек растений. К сожалению, у нас нет специальных определителей вроде недавно изданной в ГДР книги Р.Мерца (März 1972).

В последнее время всё большее распространение получают различные способы, так сказать, “бескровного”, или прижизненного, изучения питания, не требующего добывания и умерщвления животных. Подобного рода приёмы хорошо зарекомендовали себя при изучении питания гнездовых птенцов мелких воробьиных и даже крупных хищных птиц, которым делали перевязку пищевода или же надевали на клюв колпачок (Мальчевский, Кадочников 1953; Новиков 1953). К сожалению, эта методика не может быть использована для изучения питания взрослых птиц и птенцов во внегнездовой период.

При изучении питания зверей в снежный период года (а в песчаных пустынях и летом) отличные результаты даёт детальное тропление. Оно позволяет с наибольшей точностью установить состав и количество пищи, способы её добывания, а также путём подсчёта поедей и дефекаций получить исходные данные для расчёта суммарного круговорота веществ. Тропление много даёт для изучения поведения животных, индивидуальных особенностей отдельных особей (Насимович 1948а; Новиков 1962; Тимофеева 1967, 1974).

Весьма эффективными могут быть визуальные наблюдения, сопровождаемые хронометрированием, за зверями во время кормёжки, за птицами около гнёзд. В статье Ю.Б.Пукинского (1976) описывается оригинальный приём изучения питания ночных птиц путём фотографирования около гнёзд с помощью электронной вспышки.

Специального внимания и особых методических приёмов заслуживают вопросы влияния млекопитающих и птиц на популяции поедаемых ими животных и на растительные сообщества. Здесь, кроме подсчётов на площадках (предпочтительнее узких и длинных), трансектах и маршрутах, хо-

ющие результаты могут принести различные, иногда несложные, полевые эксперименты. В основном они сводятся к сравнению количества тех или иных поедаемых объектов (растений, животных) на изолированных и незащищённых площадках, отдельных деревьях и пр. Именно таким путём были получены цитированные выше данные о масштабах и последствиях поедания травянистых растений на лугах и пастбищах грызунами и зайцами, об истреблении вредных насекомых птицами и т.д. Аналогичным образом был поставлен опыт по истреблению хищниками обыкновенных полёвок (Янушко 1938). Особенно ценные результаты приносят такого рода опыты, когда они делятся несколько лет подряд или повторяются через некоторые промежутки времени, так как тогда раскрывается динамика изучаемого процесса.

Наконец, как мы указывали выше, все перечисленные полевые исследования питания и трофоценотических связей должны сопровождаться точной количественной оценкой состояния и распределения кормовых ресурсов. От этого зависят многие особенности экологии животных и их функциональной роли в биогеоценозе.

Эффективность полевых исследований весьма возрастает, если они сочетаются с лабораторными. Мы уже не говорим об определении собранного фактического материала, что может потребовать использования бинокуляра и микроскопа, применения некоторых химических реагентов, сличения с эталонными коллекциями и препаратами.

Много дают визуальные наблюдения и опыты над животными, содержащимися в неволе. Таким путём можно установить, конечно с соответствующими поправками, видовой состав и количество предпочтаемых и отвергаемых кормов, суточные нормы пищи, способы поедания и многие другие моменты, которые трудно или невозможно выяснить в природе. Не говоря о мелких зверьках и птицах, наблюдения даже над крупными зверями способны принести отличные результаты. Особенно интересны непосредственные наблюдения за выпасаемыми в природе прирученными животными, например, лосями, косулями и др. (Калецкий 1965).

Трофологические исследования много выигрывают, если будут сопровождаться определением биохимического состава кормовых объектов, их калорийности, насыщенности витаминами и прочих свойств (Данилов 1938; Архаров, Горшков 1941; Соколов, Рязанова 1952; и др.). Такого рода сведения настолько скучны в нашей литературе, что их пополнение должно быть признано насущной задачей.

Наконец, следует подчеркнуть необходимость систематической публикации получаемых результатов изучения питания и трофоценологических связей. Здесь не следует пренебрегать ни частными аутэкологическими и популяционными исследованиями, ни тем более биоценологическими работами, которых у нас всё ещё очень мало. Наряду с ними необходимо переходить к обобщению накопленных данных по питанию отдельных видов и их групп, а также касающихся кормовых ресурсов диких животных. В своё время уже предпринимались известные шаги в подобном направлении (Соколов 1940; Ларин и др. 1956; Данилов 1958). Они должны получить своё продолжение и развитие на современном уровне экологии.

## Литература

- Архаров И.В., Горшков В.П. 1941. Сережка березы (*Betula verrucosa* Ehrh.), как осенне-зимний корм рябчика и тетерева // *Tr. Моск. зоотехн. ин-та* 1: 182-185.
- Будниченко А.С. 1968. Птицы искусственных лесонасаждений степного ландшафта и их питание. Воронеж, 2: 1-264.
- Воронов А.Г. 1964. Изучение влияния наземных позвоночных животных на растительный покров // *Полевая геоботаника*. М.; Л., 3: 451-500.
- Воронов А.Г. 1973. *Геоботаника*. 2-е изд. М.: 1-384.
- Данилов Д.Н. 1938. Калорийность основных кормов белки // *Зоол. журн.* 17, 4: 734-738.
- Данилов Д.Н. 1958. Основные кормовые растения промысловых зверей и птиц // *Зоол. журн.* 37, 8: 1205-1213.
- Дювиньо П., Танг М. 1968. *Биосфера и место в ней человека (Экологические системы и биосфера)*. М.: 1-255.
- Жарков И.В. 1938. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника // *Tr. Кавказского заповедника* 1: 153-187.
- Зарудный Н.А. 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края // *Зап. Импер. Акад. наук* 57, 1. Прил.: 1-338.
- Калабухов Н.И. 1946. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // *Журн. общ. биол.* 7, 6: 417-434.
- Калецкий А.А. 1965. Растительные корма лосят в летне-осенний период // *Биология и промысел лося*. М., 2: 113-115.
- Кашкаров Д.Н. 1944. *Основы экологии животных*. 2-е изд. Л.: 1-384.
- Керзина М.Н. 1949. Массовое размножение дубовой хохлатки и истребление ее птицами // *Зоол. журн.* 28, 4: 317-322.
- Кириков С.В. 1940. О связях между клестами (*Loxia curvirostra*) и некоторыми хвойными породами // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 3: 359-375.
- Королькова Г.Е. 1963. *Влияние птиц на численность вредных насекомых (по исследованиям в лесостепных дубравах)*. М.: 1-126.
- Ларин И.В., Агабабян Ш.М., Работнов Т.А. и др. 1950-1956. *Кормовые растения сенокосов и пастищ СССР*. М.; Л. Т. 1 (1950): 1-688. Т. 2 (1952): 1-948. Т. 3 (1956): 1-879.
- Мальчевский А.С., Кадочников Н.П. 1953. Методика прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц // *Зоол. журн.* 32, 2: 277-282.
- Насимович А.А. 1948а. Опыт изучения экологии млекопитающих путем зимних троплений // *Зоол. журн.* 27, 4: 371-378.
- Насимович А.А. 1948б. Очерк экологии горностая в Лапландском заповеднике // *Tr. Лапландского заповедника* 3: 3-38.
- Наумов Н.П. 1948. *Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов*. М.; Л.: 1-203.
- Новиков Г.А. 1948. О распространении дуба сойкой // *Природа* 3: 69-70.
- Новиков Г.А. 1952. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова // *Tr. Зоол. ин-та АН СССР* 9, 4: 1155-1198.
- Новиков Г.А. 1953. *Полевые исследования по экологии наземных позвоночных*. 2-е изд. М.: 1-502.
- Новиков Г.А. 1957. Степень стенобионтности и экологическая пластичность высших позвоночных // *Вестн. Ленингр. ун-та* 21: 65-74.
- Новиков Г.А. 1962. Использование метода тропления при изучении зимней экологии млекопитающих // *Symposium theriologicum. Praha*: 233-239.
- Новиков Г.А. 1970. Адаптивные особенности экологии и поведения лесных зверей и птиц в зимних условиях обитания // *Проблемы современной биологии*. Л.: 134-154.
- Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пушкинский Ю.Б. и др. 1970. *Звери Ленинградской области*. Л.: 1-360.
- Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. 1965. К экологии зайца-беляка на северо-востоке Ленинградской области // *Охотничьи-промышленные звери*. М., 1: 178-196.

- Петруевич К., Гродзиньский В.** 1973. Значение растительноядных животных в экосистемах // *Экология* 6: 5-17.
- Попов В.А.** 1960. *Млекопитающие Волжско-Камского края*. Казань: 1-468.
- Пукинский Ю.Б.** 1976. К методике изучения трофических связей птиц, активных в ночное и сумеречное время (на примере изучения восточноазиатской совки, иглоногой совы и рыбного филина) // *Биоценотические отношения организмов*. Л.: 66-78.
- Свириденко П.А.** 1940. Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса // *Зоол. журн.* 19, 4: 680-703.
- Слудский А.А.** 1964. Взаимопомощь во время охот у хищников различных видов (адъюторизм) // *Зоол. журн.* 18, 8: 1203-1210.
- Соболев А.** 1897. История массового размножения непарного шелкопряда в Тульской губернии в 1892-1896 гг. // *Лесной журн.* 2: 194-215.
- Соколов Е.А.** 1940. *Охотничьи животные. Вып. 1. Корма и питание промысловых зверей и птиц*. М.: 1-256.
- Соколов Е.А., Рязанова А.И.** 1952. Химический состав кормов промысловых животных // *Тр. Моск. пушно-мехового ин-та* 3: 100-106.
- Станчинский В.В.** 1933. К пониманию биоценоза // *Тр. зоолого-биол. ин-та Харьков. ун-та* 1, 1: 20-37.
- Тимофеева Е.К.** 1967. К методике изучения зимней экологии лося // *Биология и промысел лося*. М., 3: 257-266.
- Тимофеева Е.К.** 1974. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: 1-167.
- Формозов А.Н.** 1934. К вопросу о межвидовой конкуренции // *Докл. АН СССР* 3: 197-201.
- Формозов А.Н.** 1937. Материалы по экологии водяных птиц по наблюдениям на озёрах Государственного Наурзумского заповедника // *Памяти акад. М.А.Мензбира*. М.; Л.: 551-593.
- Ходашева К.С., Елисеева В.И.** 1967. Влияние лосей на продуктивность дубовых молодняков в лесостепных дубравах // *Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши*. М.: 84-86.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.** 1968. *Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных*. Свердловск: 1-387.
- Янушко П.А.** 1938. Смертность полёвок (*Microtus arvalis*) в природе в условиях степных районов Предкавказья и влияние на нее хищников // *Зоол. журн.* 17, 1: 102-111.
- Bourlière F., Lamotte M.** 1962. Les concepts fondamentaux de la synécologie quantitative // *Terre et vie* 109, 4: 329-350.
- Elton C.S.** 1927. *Animal Ecology*. London: 1-209.
- März R.** 1972. *Gewoll- und Rupfungskunde*. Berlin: 1-288.
- Odum E.P.** 1954. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia; London: 1-384.
- Whittaker R.H.** 1971. *Communities and Ecosystems*. New York: 1-158.

