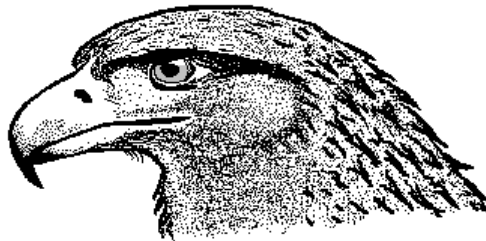


ISSN 1727-0200

# Беркут



*Український  
орнітологічний журнал  
Ukrainian Ornithological Journal*



Том 16  
Випуск 1  
2007

## Над випуском працювали:

відповідальні редактори — В.М. Грищенко, І.В. Скільський  
відповідальний секретар — Є.Д. Яблоновська-Грищенко  
комп'ютерний макет — В.М. Грищенко

видання та розповсюдження — І.В. Скільський  
обкладинка — самець зяблика (*Fringilla coelebs*) на водопої, 28.04.2007 р.,  
Канівський заповідник, фото В.М. Грищенка

Адреса: Скільський І.В.  
а/с 532,  
58001, м. Чернівці,  
Україна

Address: I.V. Skilsky  
P.O. Box 532  
58001, Chernivtsi  
Ukraine

e-mail: [actos@narod.ru](mailto:actos@narod.ru); [berkut\\_ua@yahoo.com](mailto:berkut_ua@yahoo.com)  
[http://www.geocities.com/berkut\\_ua/berkut.htm](http://www.geocities.com/berkut_ua/berkut.htm); <http://actos.narod.ru/>

Edited by V.N. Grishchenko & I.V. Skilsky

## Редакційна рада:

## Editorial board:

В.П. Белік, проф., д.б.н., м. Ростов-на-Дону.  
А.А. Бокотей, к.б.н., м. Львів.  
М.Н. Гаврилюк, доц., к.б.н., м. Черкаси.  
І.М. Горбань, доц., к.б.н., м. Львів.  
В.М. Грищенко, к.б.н., Канівський  
природний заповідник.  
А.І. Гузій, проф., д.с.-г.н., м. Житомир.  
М.Л. Клестов, к.б.н., м. Київ.  
В.М. Константинов, проф., д.б.н., м. Москва.  
В.А. Костюшин, к.б.н., м. Київ.  
О.І. Кошелєв, проф., д.б.н., м. Мелітополь.  
О.Є. Луговой, доц., к.б.н., м. Ужгород.  
І.В. Марисова, проф., к.б.н., м. Ніжин.  
Д.Н. Нанкін, проф., д.б.н., м. Софія.  
І.В. Скільський, к.б.н., м. Чернівці.  
В. Тіде, др., м. Кельн.  
Г.В. Фесенко, м. Київ.

V.P. Belik, Prof., Dr., Rostov-on-Don.  
A.A. Bokotey, Dr., Lviv.  
M.N. Gavrilyuk, Dr., Cherkasy.  
I.M. Gorban, Dr., Lviv.  
V.N. Grishchenko, Dr., Kaniv Nature  
Reserve.  
A.I. Guziy, Prof., Dr., Zhitomir.  
N.L. Klestov, Dr., Kyiv.  
V.N. Konstantinov, Prof., Dr., Moscow.  
V.A. Kostyushin, Dr., Kyiv.  
A.I. Koshelev, Prof., Dr., Melitopol.  
A.E. Lugovoy, Dr., Uzhgorod.  
I.V. Marisova, Prof., Dr., Nizhyn.  
D.N. Nankin, Prof., Dr., Sofia.  
I.V. Skilsky, Dr., Chernivtsi.  
W. Thiede, Dr., Köln.  
G.V. Fesenko, Kyiv.

Засновники та видавці — І.В. Скільський і В.М. Грищенко.  
Реєстраційне свідоцтво Чц 116 від 26.12.1994 р.

## ОСОБЛИВОСТІ ВПЛИВУ УЗЛІСНЯ НА СТРУКТУРУ ГНІЗДОВОГО НАСЕЛЕННЯ ПТАХІВ У ГІРСЬКИХ ЛІСАХ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

А.І. Гузій

**Influence of forest edges on structure of breeding birds community in mountain forests of the Ukrainian Carpathians. - A.I. Guziy. - Berkut. 16 (1). 2007.** - The effect of the forest edge (increasing of species diversity and density in bird community) decreases in mountains with the increasing of altitude. In comparison with the plain forests the difference between the bird's species structure of the forest edge and in depth of the forest grows essentially. Frequently the population density of birds in the forest edge is lower than in depth of the forest here. [Ukrainian].

**Key words:** breeding community, population density, dominant species, mountain forest, altitude.

**Address:** A.I. Guziy, Vitruk str., 32/188, 10008 Zhitomir, Ukraine.

У гірських лісах роль узлісся в функціонуванні екосистем є специфічною. Воно відіграє винятково важливу захисну роль у житті лісу, сприяє його поширенню на відкриті простори тощо. Вважається, що на узліссях найвище й видове різноманіття біоти.

Загалом, узлісся найчастіше розглядається як контактна зона лісової екосистеми. Шириною узлісся можна вважати віддаль від відкритого простору до місця у глибині лісу, де деревні породи втрачають ознаки дерев, які виростили на просторі. Ширина смуги, в межах якої проявляється вплив факторів, характерних для узлісся, змінюється від 60 м (затишає вітер, що дуче з відкритого простору) до 100 м.

Узлісся мають чітко виражену специфіку, що обумовлюється зміною екологічних факторів при переході від замкнутого лісового угруповання до безлісного простору. Поряд з цим тут зустрічаються види, характерні лише для узлісся. Деякі з них на межі свого екологічного ареалу утворюють специфічні життєві форми. Розглянуті особливості екосистем відомі під назвою "межового ефекту" (Одум, 1975).

Правильно сформоване узлісся виконує наступні екологічні функції: зменшує силу вітру, захищає стовбури дерев від прямого сонячного проміння, попереджує висихання й ерозію ґрунту, очищає повітря від пилу, приймає дію повеней, ізолює ліс від шуму проїжджаючого транспорту, створює сприятливий мікроклімат (лісове середовище).

Узлісся можна розділити на три типи (Бондаренко, 1991; Бондаренко, Фурдичко, 1993; Бондаренко, Гузій, 1994): несправжні, елементарні (прості) та багатокomпонентні (складні). У випадках, коли деревостан безпосередньо межує з відкритим простором, деревні породи, які його утворюють, за висотою, діаметром, розмірами крон лише незначним чином відрізняються від дерев у глибині лісу. У подібних випадках узлісся слід класифікувати як несправжнє і таке узлісся можна вважати краєм лісу. Елементарне (просте) узлісся має мінімальну, меншу за висоту, ширину, невелике різноманіття деревних, чагарникових і трав'яних рослин. Іноді його може утворювати підріст з деревних порід. Багатокomпонентне (складне) узлісся характеризується шириною від 1,5 до 5 і більше метрів. Ширина узлісся



завжди перевищує висоту дерев. Різноманіття чагарників, що його утворюють, може змінюватися від 2–3 до 10 і більше видів.

Своєрідним варіантом узлісся в Карпатах виступають приполонинні ліси. На верхній межі поширення деревна рослинність потрапляє в дуже суворі умови існування. За даними М.А. Голубця (1978) та В.І. Комендаря (1982), верхня межа лісу в Карпатах – це смуга шириною 200–500 м, яка є перехідною ділянкою від власне лісу до полонини (субальпійської рослинності). Її утворюють, переважно, смерека звичайна (*Picea abies*) та бук лісовий (*Fagus sylvatica*). У приполонинному лісі дерева ростуть дуже повільно, рідколіссям, гілки, особливо смереки, починаються від окоренка і торкаються поверхні ґрунту. Дерева часто набувають сланкої, напівсланкої, або кузової форми.

### Матеріал і методика

Метою наших досліджень є з'ясування впливу узлісся на структуру гніздового населення птахів у гірських умовах Українських Карпат. Це питання ми вивчали на прикладі гніздового населення птахів букових і смерекових лісів та гірськососнових сланких чагарників на території Карпатського біосферного заповідника, Карпатського національного природного парку та полонини Рівна в 1995–2003 рр. Обліки птахів проводили за методикою О.П. Кузякіна (1962).

### Результати й обговорення

Букові ліси Карпат і їх узлісся обстежували на схилах полонини Рівна. Облікові маршрути прокладали поперек схилу перехідної смуги однойменного поясу і зеленівільхових сланких чагарників та 250–300 м нижче в букових деревостанах. У першому випадку гіпсометричні висоти змінювалися в межах 1200–1300, у другому – 1000–1200 м н. р. м. Зімкнутість лісостану становила 0,8–1,0. Ліси тут зростають за III

бонітетом й у віці близько 100 років дерева сягали висоти 20–25 м. Нижні яруси майже відсутні. Лише в місцях вітровалів спорадично зустрічалися куртини підросту. На верхній межі лісу висота бука сягає 8–12 м. Ця деревна порода тут утворює криволісся і “язиками” вклинюється в зеленівільхові сланкі чагарники. Зарості вільхи зеленої (*Duschekia viridis*) тут чергуються з луками, нагромадженнями каміння, скельними виходами тощо. Як домішок найчастіше зустрічається горобина звичайна (*Sorbus aucuparia*).

У складі гніздового населення стиглих карпатських букових лісів виявлено 32 види птахів (з них 20 або 62,5 % фонові) загальною щільністю 218 ос./км<sup>2</sup> (табл.). Домінує зяблик (*Fringilla coelebs*), співдомінує повзик (*Sitta europaea*) (51 % і 12 % особин відповідно). За типами гніздування найвищою щільністю відрізняються кронні птахи. Абсолютним домінантом тут виступає зяблик. На другому місці знаходяться дуплогніздові птахи, частка яких становить 1/3 від загальної кількості. З цієї групи найвища щільність населення в повзика, чорної синиці (*Parus ater*) та білошиїї мухоловки (*Ficedula albicollis*); їх частота вияву сягає 12 %, 6 % і 4 % відповідно. Найменшою є чисельність наземногніздових і приземно-чагарникових птахів. Така картина є цілком закономірною, оскільки у зв'язку з відсутністю нижніх ярусів, останні дві групи птахів позбавлені оптимальних умов для гніздування. Стосовно наземногніздових видів, то підлісок добре маскує їх гнізда від хижаків, а щодо приземно-чагарникових – він є зручним місцем для гніздування. Як наслідок, на найчисельніших представників цих груп в оптимальних умовах проживання – вільшанку (*Erithacus rubecula*) й чорного дрозда (*Turdus merula*) – тут припадає лише по 3–4 % від загальної кількості особин.

Щільність гніздового населення птахів узлісь смуги верхньої межі поширення бука лісового сягає 294 ос./км<sup>2</sup>. З 35 видів 24 (68,6 %) є фоновими. Домінують і співдо-



Основні показники населення птахів стиглих і перестійних букових і чистих смерекових лісів, сланких чагарників та їх узлісь у гніздовий період в Українських Карпатах  
Main parameters of bird communities in mature and overmature beech and pure spruce forests, elfin woods and their edges during the breeding period in the Ukrainian Carpathians

Параметри	Буковий ліс		Смерековий ліс		Сланкі чагарники	
	ЛС	У	ЛС	У	“ЛС”	У
Кількість видів (всього/фоніві)	32/20	35/24	32/16	32/24	16/8	16/7
Щільність населення (ос./км <sup>2</sup> )	218	294	174	336	156	156
<b>Основні види (ос./км<sup>2</sup>)</b>						
<i>Fringilla coelebs</i>	110	45	25	9	–	–
<i>Sitta europaea</i>	25	12	0,1	–	–	–
<i>Parus ater</i>	12	8	12	15	–	–
<i>Ficedula albicollis</i>	9	7	–	–	–	–
<i>Erithacus rubecula</i>	8	14	5	5	3	0,5
<i>Anthus trivialis</i>	4	65	2	30	–	–
<i>Prunella modularis</i>	5	40	8	105	12	4
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0,5	25	–	–	65	60
<i>Ph. collybita</i>	3	15	1	35	9	6
<i>Regulus regulus</i>	–	–	80	50	–	–
<i>Spinus spinus</i>	–	–	9	25	–	–
<i>Anthus spinoletta</i>	–	–	–	–	60	73
<i>Turdus torquatus</i>	3	9	2	5	3	0,5
<i>Phoenicurus ochruros</i>	2	2	–	–	3	7
<b>Типи гніздування птахів (кількість видів/частка особин у %)</b>						
Кронові	6/51,3	11/17,0	9/69,5	9/33,6	1/0,6	1/0,6
Приземно-чагарникові	5/7,8	5/21,4	7/6,9	11/35,2	3/10,0	2/3,2
Дуплогніздові	14/32,6	15/16,7	9/18,4	8/8,9	1/1,9	1/4,5
Наземногніздові	7/8,3	8/44,9	7/5,2	8/22,3	11/87,5	12/91,7

**Примітка.** ЛС – лісостан, У – узлісся.

мінують лісовий щеврик (*Anthus trivialis*), зяблик і лісова тинівка (*Prunella modularis*) (їх частка в населенні 22 %, 15 % і 14 % відповідно). Менш чисельними є вівчарика весняний (*Phylloscopus trochilus*) і ковалик (*Ph. collybita*). За типами гніздування переважають наземногніздові птахи (лісовий щеврик, вівчарика весняний і ковалик), наполовину менше налічується приземно-чагарникових (переважає лісова тинівка). Найменшою є щільність кронних і дуплогніздових птахів. Серед кронних переважає зяблик, а з дуплогніздових – повзик. Екологічні умови узлісся тут не відповідають потребам цих двох груп птахів. Зокрема, до лімітуючих факторів можна віднес-

ти зменшення величини крон, наявність незначної кількості дерев з дуплами.

Таким чином, різноманіття птахів з 32 видів у глибині лісу зростає до 35 на узліссях, а їх щільність – з 218 до 294 ос./км<sup>2</sup> відповідно, тобто майже на 26 %. Якщо у глибині лісу домінують і співдомінують зяблик і повзик, то на узліссях – лісовий щеврик і лісова тинівка, а зяблик тут займає лише третє місце. Від лісостанів до узлісся помітно зменшується щільність населення чорної синиці, білоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos*), чорного дрозда й інших птахів, зростає – лісового щеврика, лісової тинівки, вівчариків весняного і ковалика, вільшанки. Новими гніздовими



видами узлісь є звичайна кам'янка (*Oenanthe oenanthe*), звичайний боривітер (*Falco tinnunculus*) і шпак (*Sturnus vulgaris*). Спостерігається й перерозподіл птахів за типами гніздування загалом. Так, якщо у глибині лісу складаються сприятливі умови для гніздування кронних і дуплогніздових птахів, то на узліссях – наземногніздових і приземно-чагарникових. Від узлісся у глибину зеленівільхових сланких чагарників лісовий щеврик замінюється гірським (*Anthus spinoletta*), щільність якого тут сягає майже 90 ос./км<sup>2</sup>, а щільність лісової тинівки, вівчариків весняного і ковалика зростає до 60 і 52 ос./км<sup>2</sup> відповідно.

Вплив узлісся на структуру населення птахів смерекових лісів вивчали в умовах Черногірського лісництва Карпатського біосферного заповідника та на прилеглих територіях Черногірського хребта. Як і у випадку з буковими лісами, один обліковий маршрут пролягав уздовж верхньої межі лісу (1400–1500 м н. р. м.), а паралельний – у чистих смерекових лісостанах 200–250 м нижче.

Уздовж маршруту чисті смерекові ліси належать до III бонітету й у 100–120-річному віці сягають висоти 18–23 м. Зімкнутість крон становить 0,8–1,0. Здебільшого це однарусні лісостани. Підріст зустрічається лише в межах розріджених масивів, а також у “вікнах”, на ділянках вітровалів.

На верхній межі смерековий лісостан зростає за V–Va бонітетами. Деревина мають висоту 3–10 м і для них характерними є прапороподібні крони. Біогрупи таких дерев вклинюються в зарості сланких чагарників, де переважають чорницеві та зеленімохові асоціації.

У глибині смерекового лісу на гніздуванні виявлені 32 види птахів з яких 16 є фоновими (див. табл.). Щільність населення становить 174 ос./км<sup>2</sup>. Домінують і співдомінують жовточуба золотомушка (*Regulus regulus*) і зяблик (частка в населенні 46 % і 14 % відповідно). До основного складу птахів також належать чорна синиця, чиж (*Spinus spinus*) і лісова тинівка. За ти-

пами гніздування переважають кронні види. Найчисельнішими з них є жовточуба золотомушка і зяблик, які й визначають фон орнітоценозу (60 % особин). Друге місце займають дуплогніздові птахи. З цієї групи найвища чисельність у чорній синиці (7 % особин). Ще меншою кількістю представлені приземно-чагарникові та наземногніздові птахи. Серед перших домінує лісова тинівка, а з наземногніздових – вільшанка (по 3–5 % особин). Загалом така картина є закономірною, оскільки в зазначеного типу лісах наявні відносно сприятливі умови для кронних і частково дуплогніздових птахів. Відсутність нижніх ярусів негативно позначається на видовому різноманітті та чисельності приземно-чагарникових і наземногніздових представників орнітокомплексу.

До складу населення птахів узлісь входять 32 види, в тому числі 24 фонові; щільність орнітоценозу 336 ос./км<sup>2</sup>. Домінують і співдомінують лісова тинівка, жовточуба золотомушка і вівчарик-ковалик (відповідно 31 %, 15 % і 10 % від загальної кількості особин населення). За місцем влаштування гнізд домінують приземно-чагарникові птахи, яким дещо уступають кронні. Серед першої групи найчисельнішою є лісова тинівка, а другої – жовточуба золотомушка й чиж (31 %, 15 % і 7 % особин відповідно). Третє місце займають наземногніздові птахи; їх фон визначають два види: вівчарик-ковалик і лісовий щеврик (10 % і 9 % особин відповідно). Щільність інших видів незначна і змінюється в межах 1–2 особини на одиницю площі. На узліссях смерекового лісу складаються найкращі умови для гніздування приземно-чагарникових птахів, чому сприяє низькорослість дерев, гілки яких часто стеляться по верхній землі. Такі умови є оптимальними для гніздування лісової тинівки, яка тут входить до числа домінантів. Помітно менш чисельними є співдомінанти – жовточуба золотомушка і вівчарик-ковалик. Незначна кількість дуплистих дерев відповідно негативно позначається на чисельності дуплогніздових птахів.



Отже, як у глибині смерекового лісу, так і на узліссях, виявлено по 32 види птахів, проте в першому випадку до складу фонових входить 16, а у другому – аж 24. Щільність населення птахів узлісь майже наполовину вища (48 %), ніж у глибині лісових масивів. Якщо в останньому випадку переважають жовточуба золотомушка, зяблик, повзик, чиж і деякі інші види, то на узліссях — лісова тинівка, жовточуба золотомушка, вівчарик-ковалик, лісовий щеврик. У глибині лісу, порівняно з узліссями, помітно вища чисельність лише жовточубої золотомушки і зяблика, тоді як на узліссях – лісової тинівки, вівчарика-ковалика, лісового щеврика, чижа. Серед кронових птахів у субальпійському поясі найчисельнішим є чиж. За типом гніздування у глибині лісостанів складаються найсприятливіші умови для проживання кронових і дуплогніздових птахів, а на узліссях – для представників майже всіх груп, крім дуплогніздових видів.

З метою вивчення впливу узлісь на населення птахів чагарникових гірськососнових заростей субальпійського поясу, обліками були охоплені біотопи г. Говерла та прилеглі масиви Чорногірського хребта. Один з маршрутів пролягав у перехідній смугі між субальпійським і альпійським поясами (1600–1700 м н. р. м.), інший – на 250–300 м нижче, серед заростей сосни гірської (*Pinus mugo*). Уздовж першого маршруту низькорослі кущі жерепу та ялівцю чергуються з ділянками альпійських лук, другого – лук і боліт.

У гніздовому населенні птахів сланких чагарників нижнього маршруту виявлено 16 видів птахів щільністю 156 ос./км<sup>2</sup> (табл.). Домінують і співдомінують весняний вівчарик і гірський щеврик (частка вияву сягає 41 % і 38 % відповідно). До основного складу видів птахів, поряд з зазначеними, входять лісова тинівка, вівчарик-ковалик і гірський дрізд (*Turdus torquatus*). Цілком природно, що тут домінує група наземногніздових птахів. Найчисельнішими з них є весняний вівчарик і гірський

щеврик. Набагато нижча кількість приземно-чагарникових птахів, з яких переважає лісова тинівка (8 % особин). Частка дуплогніздових і кронових птахів становить лише 1–2 % від загальної кількості особин. Перша група представлена лише чорною горихвісткою (*Phoenicurus ochruros*), друга – круком (*Corvus corax*), який влаштовує гнізда на виступах скель.

За кількістю видів і щільністю населення птахів узлісся заростей гірської сосни майже не відрізняються від суцільних масивів. Тут виявлено також 16 видів птахів з аналогічною щільністю населення (156 ос./км<sup>2</sup>). Домінують і співдомінують гірський щеврик і весняний вівчарик (47 % і 39 % особин). Найбільш чисельними є наземногніздові птахи, з яких явно переважають гірський щеврик і весняний вівчарик (разом 85 % особин).

Таким чином, різниця у структурі гніздового населення птахів сланких чагарників та їх узлісь виражена слабо. В обох варіантах налічується однакова кількість видів та аналогічні показники за щільністю населення. Проте, якщо серед заростей гірської сосни переважає весняний вівчарик, то на узліссях – гірський щеврик. Крім того, в умовах узлісь зі складу домінуючих видів випадає гірський дрізд, який тут заміщує чорна горихвістка. Частка наземногніздових птахів у напрямку сланкі чагарники – їх узлісся дещо зростає. Кількість приземно-чагарникових птахів відповідно зменшується, що пов'язано зі спрощенням структури насаджень.

Отже, в Українських Карпатах, поряд зі складом і віком насаджень, на структуру населення птахів узлісь значним чином впливає й висота над рівнем моря. У гніздовому населенні птахів узлісь букових лісів виявлено лише на три види більше, ніж серед суцільних лісових масивів. У смерекових лісах і сланких чагарниках видове різноманіття населення птахів у глибині лісу і на їх узліссях аналогічне. Щільність гніздового населення птахів з просуванням до узлісся в умовах букових і смерекових





лісів зростає, а у сланких чагарниках є однаковим. Очевидно, що роль узлісся стосовно видового різноманіття і щільності гніздового населення птахів, всупереч існуючим стандартам, зі зростанням гіпсометричних висот послаблюється.

Значні зміни спостерігаються у видовій і гніздовій структурах населення птахів. За щільністю домінують букових лісів зяблик на узліссях замінюється лісовим щевриком, у смерекових насадженнях жовточуба золотомушка – лісовою тинівкою, а у сланких чагарниках весняний вівчарик – гірським щевриком. За типами гніздування в букових і смерекових лісах, з просуванням у бік узлісь, зменшується частка птахів, які гніздяться у кронах і дуплах дерев, зростає чисельність особин прозісно-чагарникового та наземного ярусів. У сланких чагарниках зменшується частка приземно-чагарникових, а зростає кількість наземногніздових видів.

Загалом у горах, зі збільшенням висоти над рівнем моря, ефект узлісся, стосовно зростання видового різноманіття та щільності населення птахів, зменшується. На відміну від рівнинних лісів, тут суттєво зро-

стає різниця щодо видового складу населення птахів у глибині лісу та на узліссях. Щільність населення птахів на узліссях є часто нижчою, ніж у глибині лісу.

## ЛІТЕРАТУРА

- Бондаренко В.Д. (1991): Опушка как обязательный компонент лесонасаждений. - Актуальные проблемы защитного лесоразведения и степного лесоведения (научн.-техн. конф.). К. 24-26.
- Бондаренко В.Д., Гузій А.І. (1994): Фауністичний ефект узлісся. - Лісовий журнал. 3 (163): 21-23.
- Бондаренко В.Д., Фурдичко О.І. (1993): Узлісся: екологія, функції та формування. Львів: Астериск. 1-64.
- Голубец М.А. (1978): Ельники Украинских Карпат. К.: Наук. думка. 1-264.
- Комендар В.І. (1982): Криволісся. - Карпатський заповідник. Ужгород: Карпати. 54-56.
- Кузякин А.П. (1962): Зоогеография СССР. - Уч. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской (биогеография). 109 (1): 3-182.
- Одум Ю. (1975): Основы экологии. М.: Мир. 1-742.

А.І. Гузій,  
вул. Вітрука, 32/188,  
м. Житомир, 10009,  
Україна (Ukraine).

Замітки	Беркут	16	Вип. 1	2007	6
---------	--------	----	--------	------	---

## ГНЕЗДОВАНИЕ ДРОЗДА-РЯБИНКА НА СТОЛБЕ ЭЛЕКТРОЛИНИИ

**Nesting of the Fieldfare on an electric pole. - V.N. Grishchenko. - Berkut. 16 (1). 2007. - A nest with breeding female was found in the village of Mutin in Sumy region (NE Ukraine) on 30.04.2007. It was built on an iron traverse in the upper part of the pole. [Russian].**

30.04.2007 г. в с. Мутин Кролевецкого р-на Сумской обл. было найдено гнездо дрозда-рябинника (*Turdus pilaris*) на бетонном столбе с двумя распорками электролинии 220 В. Он расположен возле протека-

ющего через село ручья с растущими по берегам вербами (*Salix alba*). Метров за 100 в небольшой роще в центре села уже много лет находится колония рябинников. Гнездо было построено на одной из железных траверс в предвершинной части столба.

30.04–3.05 самка насиживала кладку, совершенно не обращая внимания на проходящих возле столба людей.

**В.Н. Грищенко**

Каневский заповедник, г. Канев,  
19000, Черкасская обл.,  
Украина (Ukraine).



# СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ГОРОДСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПТИЦ: ФОРМЫ И МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ В УРБОСРЕДЕ

## СООБЩЕНИЕ 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

В.С. Фридман, Г.С. Ерёмкин, Н.Ю. Захарова-Кубарева

**Specialized urban populations of birds: forms and mechanisms of the steadiness in urban environment. 2. Ecological and microevolutionary consequences of urban bird population steadiness. - V.S. Friedmann, G.S. Eremkin, N.Yu. Zakharova-Kubareva. - Berkut. 16 (1). 2007.** - Ecological and evolutionary consequences of urban bird population steadiness developing during urbanization of "wild" species were investigated. It is shown that population system steadiness determines the diversity of adaptive "aberrations" in ecology, behaviour, life-history this species which are always observed in their urbanized populations. The diversity of "aberration" (and polymorphism by adaptive characters too) increases only in periods in which population is steady and their sustainability is in progress. The increasing of frequencies this "aberration" in urbanized bird population depends only on level the steadiness of species population in this city and not on ecological and behavioural plasticity of individuals or their possibilities of adaptation to urban environment. For example, all of these "aberrations" disappeared in period when urban population decreases through just this period they may to stopped population decreasing. The positive feedback between growth of urbanized population steadiness in same city and accelerating urbanization process for this species in next period were revealed. On account to impact this feedback on population level, urbanization proceed rapidly and directly, it is an autocatalytic process for all "wild" species which ensure the sustainability their population system in settling city. Some criteria of urban population steadiness were established (and opposite symptoms of population unsteady). There are: 1) absence "the limit of growth" urbanized birds populations can to exponentially increase their number in limited space the "archipelago" of urban habitats; 2) birds from sustainable urban populations did not leave the former nesting area after transformation or destroying their typical habitats, they try to stay on the breeding in this range and began to nest in non-typical habitats, build the nest with deviate methods and house it in non-typical places; 3) number dynamic of steady populations are independent from changes of some environment factors which are essential from this species (temperature, food abundance and so on), this dependence appear at once when it turned out that population system is unsteady; 4) birds in sustainable urbanized population will divide into two or more alternative life-strategies on the basis of population division on cohorts "moreover-settled" and "moreover-nomadic" individuals; 5) the dynamic equilibrium the frequencies of alternative strategies in urbanized population keep one's balance in relatively stable urban environment but continually changed under impact of fluctuations urban environment or direct evolution of urban landscape. Successful urbanization process runs to splitting all population of this species in two parts (urban and "rural" or "native") which are not communicating vessels. We established significant distinction between urbanization possibilities of near species (between ecological similar to) which distinguished from different type of organization the population systems. Causal connections between organization type of species population systems and urbanization potential were discussed as well as ecological and evolutionary consequences of urbanization. [Russian].

**Key words:** sinurbanization, population, metapopulation, strategy, urban gradient, preadaptation.

**Address:** V.S. Friedmann, Laboratory of ecology and nature conservation, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia; e-mail: wolf17@list.ru.

Анализ демографических изменений в "городских" популяциях вида по сравнению с "внегородскими" демонстрирует универсальный механизм, обеспечивающий устойчивость воспроизводства урбанизированных популяций птиц и млекопитающих, не исключая, видимо, самого че-

ловека. По крайней мере, он зафиксирован в человеческих популяциях урбанизированных регионов, и уж точно – у населения собственно городов (см. Фридман и др., 2000; Кавтарадзе, Фридман, 2002; генетический аспект проблемы см. Алтухов, 2003). В "городских" популяциях ответ на



неуспех размножения – немедленное использование “нестандартных” приспособлений, “уклоняющихся” форм активности и “новых” способов существования, “комбинируемых” из самых разных видовых приспособлений – но с сохранением той жизненной стратегии, которая задает самые общие характеристики отношения особи к занятой территории, к социальным партнерам, к элементам местообитания и источникам ресурсов (см. Фридман и др., 2006).

Во “внегородских” популяциях неуспех размножения не отклоняет особь от раз избранной онтогенетической траектории, но переносит ее реализацию в другую группировку или даже в соседнюю популяцию. В устойчивых “городских” популяциях успех размножения особи почти не зависит от возраста или ранга. Успех / неуспех размножения определяется точностью выбора птицей “своего места” в структуре городской популяции, и самого адекватного хронотопа приложения индивидуальной активности (см. Фридман и др., 2006).

Такой способ воспроизводства “городской” популяции позволяет одновременно достичь двух целей, в известной степени противоречащих друг другу – максимального использования репродуктивного потенциала резидентов, уже занявших определенную территорию, и немедленного заселения всех сколько-нибудь подходящих участков местообитаний, которые появляются вновь на территории города.

Это противоречивое сопряжение консерватизма и лабильности необходимо для успешного реагирования и на другие изменения среды, экологической и социальной. В данном сообщении мы анализируем:

- каким образом подобное сопряжение возникает при переходе популяционной системы вида в устойчивое состояние (“городской” тип организации), каким образом оно проявляется практически во всех реакциях системы на средовые тренды, несмотря на разнонаправленность, разнотипность и реакций, и средовых изменений?

- какие изменения среды могут нарушать подобное сопряжение, ведут ли они к

снижению устойчивости системы и к прекращению урбанизации?

- каковы экологические и микроэволюционные последствия развития подобного сопряжения, отсутствующего во “внегородских” популяциях вида?

Градостроительная активность в городских ареалах вызывает постоянные “нарушения” ландшафтов, как природных, так и созданных человеком. Эти “нарушения” (пустыри, участки строительства, заброшенные и неиспользуемые территории) возникают с определенной скоростью, “плотность” нарушений закономерным образом меняется вдоль городского градиента по той же зависимости, что и плотность населения города (см. рис. 1). Продуцирование “нарушений” в сочетании с сукцессиями, восстанавливающими растительность в следах “нарушений”, означает постоянное воспроизводство на территории города “островных” местообитаний для самых разных видов, отвечающих разным стадиям сукцессии (см. Sukopp, Wittig, 1998; Авилова, 1998).

Однако “острова” потенциально пригодных местообитаний появляются непредсказуемым (для птиц) образом по всему городу. Столь же непредсказуемо изменяются существующие “острова” лесопарков, парков, городских лесов – они “дробятся”, меняют конфигурацию, фрагментируются внутри в результате развития дорожно-тропиночной сети в соответствующих массивах. Соответственно, городской популяции приходится постоянно разыскивать новые местообитания и перестраивать структуру группировок под изменения существующих, чтобы сохранять устойчивость воспроизводства.

### **Реакция на изменения среды в “городских” и “внегородских” популяциях: разная диалектика консерватизма и лабильности**

Постоянное занятие вновь возникающих “островов” необходимо виду для компенсации потерь местообитаний, проис-



ходящих в результате городского развития. Оно сопровождается ростом “давления” городской застройки на “архипелаг” природных территорий и, соответственно, прогрессирующей фрагментацией, трансформацией и изоляцией отдельных “островов” (см. рис. 1).

Как отметил А.С. Ксенц (1990), для устойчивого существования в городской среде необходимо парадоксальное сопряжение консерватизма и лабильности на всех уровнях иерархии популяционной системы, от поведения отдельных индивидов до реакции всей популяции на определенные средовые тренды. Видимо, все выявленные особенности организации “городских” популяционных систем, (табл. 3, 4, сообщение 1 – Фридман и др., 2006), как раз и обеспечивают сопряжение консерватизма и лабильности особей в популяции.

Например, исследование популяций серой вороны в городах Северной Италии показало строгую связь между средней дальностью перемещений разных категорий особей (молодых в период послегнездовой дисперсии, резидентов, переселяющихся между группировками), и уровнем мозаичности городской среды. Существует некий оптимальный уровень мозаичности главных элементов городской застройки (здания и сооружения, фрагменты древесной растительности, травянистые местообитания – газоны, луга и пустыри), участки открытой почвы). При нем дальность перемещений в городской популяции примерно соответствует расстоянию между соседними районами города и/или соседними участками “городского градиента”, различающимися степенью урбанизации территории.

Во-вторых (и это главное), при оптимальном уровне мозаичности урбосреды характер перемещений единообразен у всех особей в популяции (хотя, естественно, различается в разных категориях особей – послегнездовая дисперсия идет на большее расстояние, чем переселения резидентов между группировками). Когда мозаичность

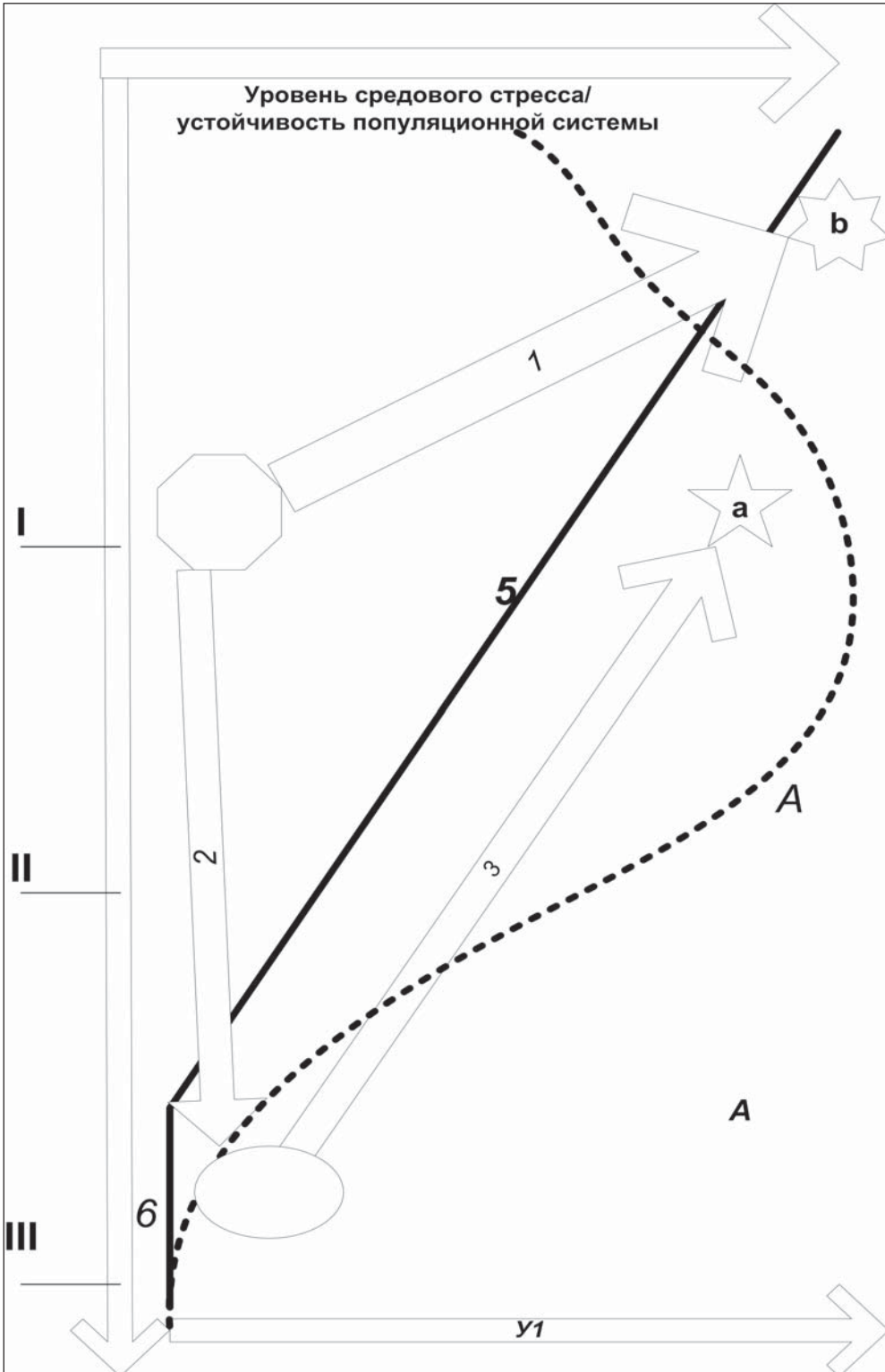
среды выше оптимального уровня, то популяция ворон делится на группы “сверхоседлых” и “сверхподвижных” особей, уже описанные в сообщении 1.

При мозаичности выше оптимального уровня значительная часть индивидов (особенно молодых) вообще отказывается от перемещений. Они остаются в месте рождения и становятся “помощниками” размножающихся пар (часто собственных родителей). Территориальные особи жестко привязаны к собственному участку и не оставляют его ни при безуспешности размножения в предыдущем сезоне, ни при существенных изменениях экологической обстановки вокруг. У другой части особей (как молодых, так и уже размножавшихся резидентов) дальность перемещений увеличивается настолько, что они совсем выселяются из города.

Найденный “оптимум мозаичности” среды примерно одинаков в разных городах Северной Италии и, видимо, отражает “качество” среды, необходимое для устойчивого существования “с точки зрения” городской популяции ворон (Baglioni et al., 1998, 2005). Продолжение урбанизации, освоение видом более крупных городов с большей мозаичностью среды обитания, или освоение более центральных районов города, должно, естественно, изменять этот оптимум гетерогенности среды в сторону большей степени мозаичности.

Следовательно, оптимальная сопряженность консерватизма и лабильности в популяционной системе вида определяется уровнем нестабильности, изменчивости и гетерогенности его среды в городском ареале. Чем он выше, тем большая лабильность реагирования необходима популяционной системе, чтобы остаться устойчивой при направленных изменениях среды, и *тем больший консерватизм* – в отношении тех характеристик, по которым среда флуктуирует, но направленно не меняется.

“Открытый” и “проточный” вариант организации популяционной системы, вместе с дальним порядком соподчинения тер-





риториальных единиц и обмена нерезидентами внутри популяции нужен для того, чтобы соединить противоположности – высокий консерватизм и высокую лабильность реагирования – в устойчивое и жизнеспособное целое (см. табл. 3 сообщения 1).

Очевидно, дихотомическое деление городских популяций на страты “сверхподвижных” и “сверхоседлых” особей является приспособлением к перманентной эволюции урболодшафта. Как известно, динамика современного города, и особенно “ядер” агломерации, включает в себя, с одной стороны, увеличение урбанизованности территории в центре “ядра”, с другой –

территориальный рост самого “ядра” и индукцию им новых центров урбанизации в регионе (рост городов-спутников 1-го, 2-го, 3-го и т. д. уровня).

Тогда по мере замены старых строений современными зданиями, увеличения их этажности, уплотнения застройки, интенсификации пешеходного потока и т. п. следствий урбанизации “сверхоседлые” особи получают все большее преобладание в центре “урбанизированного ядра”. “Сверхподвижные” особи, тяготеющие к “парковым” и “полусельским” окраинам города, разыскивают новые урбанизированные территории, заселяют их, начиная с периферии, но

Рис. 1. Динамика стрессирующих воздействий городской среды в процессе урбанизации территории, рост устойчивости городской популяции в процессе урбанизации вида. 1–3 – разные варианты взаимодействия популяционных систем с растущим урбанизированным ареалом: 1 – немедленная урбанизация (урбофилы), 2 – необратимое вытеснение из города и зоны влияния урбанизированного “ядра” (урбофобы), 3 – “возвратная урбанизация” после определенного периода существования в зоне влияния “ядра” (виды, переходящие от вытеснения к урбанизации через трансформацию популяционной системы вида в зоне влияния города и в самом городе). Абсцисса – городской градиент (I–III, см. рис. 1 сообщения 1), ордината – уровень воздействия средового стресса на популяцию, если речь идет о самой урбосреде, и устойчивость воспроизводящейся в ней популяционной системы, когда речь идет о видах, осваивающих урбанизированный ареал.

**Примечание.** Уровень средового стресса определяется общей “плотностью нарушений” местообитаний вида вдоль городского градиента (суммируется из воздействий 1–4 рис. 1, сообщение 1).  $\Sigma$  – изменения “плотности нарушений” местообитаний вида вдоль городского градиента на фоне таких же изменений плотности городского населения (А, см. Лаппо, 1997). Когда устойчивость популяционной системы ниже уровня стрессирующих воздействий среды, вид вытесняется на “более низкие” участки городского градиента, характеризующиеся меньшим воздействием средового стресса (процесс вытеснения 2). Когда устойчивость популяций растет в результате эндогенной трансформации структуры системы, вид осваивает все более “высокие” участки городского градиента, и в конце концов заселяет весь город (процессы урбанизации 1, 3).

Fig. 1. Dynamic of environmental stress level during urbanization the territories, growth of the steadiness in the population systems during urbanization this species (1–3 – different schemes of interactions between population systems and growing urbanized areas): 1 – immediate urbanization (urbophilic bird species), 2 – irreversible exclusion from urbanized area and their impact zone (undoubted urbophobic species), 3 – “recurrent urbanization” after certain period existing this species in city impact zone (species transition from exclusion to urbanization with help the transformation of population system). X axis – urban gradient (I–III see fig.1 in part 1). Y axis – environmental stress level as the question is about urban environment yourself, and the steadiness of population systems as the question is about different bird species, which begin to settle new urbanized area. A – changes of citizens population density along of urban gradient (see Lappo, 1997),  $\Sigma$  – changes of “distribution density” all habitat disturbance along urban gradient in cities.

**Comment.** If the steadiness of species population system is lower as the environmental stress level, the species will excluded on the “more lower” parts of urban gradient (exclusion process 2). When the population steadiness increase as a result of transition to “sustainable variants” of system structure, the species can to occupy all “more higher” parts of urban gradient (urbanization processes 1 and 3).



на следующих стадиях урбанизации все больше уступают первенство “сверхоседлым” особям, частота которых растет.

В частности, наблюдения за популяцией кольчатой горлицы (*Streptopelia decacoto*) в г. Ужгороде в феврале – апреле показало деление особей на две категории, четко отличающиеся подвижностью в предмиграционный и миграционный период. Часть птиц парами и поодиночке весь день кормится на очень незначительной территории на улицах, в парках, возле мусорных бачков и пр., напоминающая “помоечников” сизого голубя (*Columba livia*). Их можно отнести к истинно оседлым.

Другие же в течение февраля – марта каждое утро стайками по 3–6 особей совершают вылеты из города на север, вверх по долине р. Уж. Вылеты зафиксированы именно в период миграций и не могут быть чисто кормовыми, так как подходящие места для кормления – животноводческие фермы, поля, – также расположены к югу, западу и востоку от г. Ужгорода. Птицы, ночующие на южных окраинах города, летят не к ближайшим полям, но через весь город в северном направлении, т. е. в сторону миграционного пути.

Вечером часть вылетевших птиц возвращается на ночевку в Ужгород; у других особей эти “кормовые” вылеты в определенные дни постепенно перерастают в настоящие миграции. К сожалению, вечером горлицы возвращаются в город поодиночке, не стайками, и в разные часы, а не так одновременно, как вылетают. Это затрудняет точное определение доли “подвижных” особей в популяции, участвующих в переселении между урбанизированными районами (Луговой, 1998).

Уровень нестабильности, изменчивости и гетерогенности урбосреды, освоенной городской популяцией, выражен “углом наклона” городского градиента (рис. 1). Эти наиболее общие характеристики урбосреды выступают фактором средового (энвайронментального) стресса для популяционной системы вида (*environmental stress*, см.

Parsons, 1989; Zhivotovsky, 1997) для популяционной системы вида. Средовой стресс – эффект неспецифических “нарушений” воспроизводства популяции в урбанизированном ареале, связанный с кумулятивным действием разнородных и разномасштабных трансформаций ландшафта, разбросанных по всей территории города. Постоянное появление одних и исчезновение других “нарушений”, вызванных самим развитием города, потому и протекает с некой среднестойчивой скоростью, которая коррелирует с такой же среднеустойчивой скоростью урбанизации региона (Marzluff et al., 2001a, 2001b).

Например, урбанизированное “ядро” увеличивает частоту и “пространственную плотность” мелкомасштабных нарушений растительности в местообитаниях “ближних пригородов” и на “островах” природных территорий в городе. Течение восстановительных сукцессий делается хаотическим, дезорганизованным в пространстве, и слабо связанным с литогенной основой местообитания. Последняя теряет контроль за температурным и гидрологическим режимом почвы, что ликвидирует градиентные изменения растительности между положительными и отрицательными формами рельефа (Sukopp, Wittig, 1998; Коломыц и др., 2000).

В результате всех этих процессов исчезает закономерное распределение разных типов растительности вдоль ландшафтных и экотопических градиентов, мозаика растительных сообществ на территории города становится все более случайной и стохастичной (тем более, чем выше по градиенту рис. 1). Это еще сильнее увеличивает нестабильность и изменчивость среды для животных, использующих разные закономерности в распределении мозаик растительности как ориентиры в выборе территории и разворачивании репродуктивного поведения (см. Симкин, 1988; Фридман, 1996).

Поэтому “высота” городского градиента на рисунке 1 задает тот уровень средового стресса, который должен быть “пре-





одолен” устойчивостью популяционной системы, чтобы видовая популяция стала жизнеспособной на территории конкретного города. Сюда входит способность отвечать ростом численности на все благоприятные изменения среды, постоянно колонизировать незанятые “острова”, быстро восстанавливать численность после неблагоприятных изменений среды и/или потери части местообитаний (см. Hanski, 1999).

Неспецифическое воздействие потока “нарушений” местообитаний и урбандиафрагмы на структуру городских популяций птиц или млекопитающих несводимо к эффектам воздействий отдельных изменений среды (частных экологических факторов) на отдельных особей. Грубо говоря, человеческая деятельность – “движущая” сила инфраструктурного и хозяйственного развития городов – ведет к настолько постоянным и быстрым изменениям среды обитания у всех без исключения “городских” видов, что динамика урбосреды “с точки зрения вида” переходит от естественного течения (“стабильность с некоторыми нарушениями”) в режим “медленной катастрофы”.

Эти “катастрофические” изменения среды обитания, взятые в совокупности за период порядка нескольких десятков – сотни лет, создают ощутимое давление “средового стресса” на конкретные популяции: оно, естественно выше в более крупных и быстрее растущих городах (ср. с данными Toward to urban atlas... (2002) где показано аналогичное распределение давлений “средового стресса” на население различных городов Европы).

Городские популяции грызунов характеризуются повышенной чувствительностью к факторам экологического стресса, связанным с нарушением местообитаний и инсультацией биотопов вследствие развития дорожно-тропиночной сети, внегородские – к социальным стрессорам, связанным с переуплотнением. У красной полевки (*Gletrionomys rutilus*) в Прителецкой тайге (Горный Алтай) именно переуплот-

нение группировок выступает в качестве стресс-фактора, стимулирующего андренокортикальную функцию особей. В разреженной и менее стабильной, но устойчивой популяции Новосибирского научного центра главные источники стресса – факторы внепопуляционной природы (Евсиков и др., 1995).

Скорее всего эти стрессоры связаны с появлением высоко изменчивой мозаики нарушений растительности в характерных местообитаниях вида под воздействием рекреации и других эффектов “давления” города. Появление стохастической сети нарушений, с одной стороны, увеличивает кормовой потенциал городских биотопов (при умеренном нарушении), с другой – увеличивает риск использования самых привлекательных в кормовом отношении стадий, что усиливает воздействие на зверьков средового стресса (Жигарев, 2002).

Животные испытывают стресс при пересечении тропинок и других “пятен” нарушений с низким и разреженным травостоем, и других вариантов “открытого поля”, и вероятность стать жертвой хищника здесь особенно высока. Эти “молекулярные” воздействия на зверьков складываются в общий уровень энвиронментального стресса, присущий данной территории.

Уровень нестабильности, изменчивости и гетерогенности среды, заданный городским градиентом, фактически имеет смысл “энергетического барьера”, препятствующего успешной урбанизации вида. Он должен быть преодолен при заселении видом конкретного города за счет общего увеличения лабильности на всех уровнях популяционной системы<sup>1</sup> – роста дальности и интенсивности перемещений особей, “открытости” и “проточности” группировок, увеличения радиуса обмена особями между ними, интенсификации воспроизводства особей в городской популяции.

<sup>1</sup> И главное – увеличение дисперсии средних значений всех соответствующих показателей между разными группами в городской популяции.



Преодолев “барьер” за счет изменений структуры, популяция остается устойчивой при соответствующем уровне среднего стресса.

Это оправдывает совмещение на графике (рис. 1) “субъекта и объекта” урбанизации – “городского градиента”, а фактически уровня среднего стресса, резистентность к которому обеспечивает жизнеспособность популяции. По мере трансформации популяционной системы в сторону “городских” вариантов она не только становится устойчивой к стрессу, но начинает использовать источники стресса (нарушения растительности, изменения ландшафта) для увеличения ресурсной базы и интенсификации собственного размножения.

Иными словами, особи в городских популяциях следуют за самой подходящей средой обитания, в которой реализация жизненной стратегии особи возможна с наибольшей эффективностью. Это относится как к социальной среде (определенная плотность и устойчивость группировок, в которых предпочитает жить и размножаться данная категория особей), так и к тем компонентам местообитаний, которые значимы для поселения вида в городе – от элементов озеленения городских кварталов до “островов” сосняков или дубрав в городских лесах.

Например, в городских колониях сизого голубя при закрывании части чердачных люков исчезают особи, привыкшие влетать и вылетать через них на чердак. В этой ситуации колонию оставляют даже птицы, гнездившиеся здесь 1–3 года и более, а не только недавно прибывшие, хотя в 10–15 м от закрытых проходов есть открытые люки, ведущие в то же самое помещение. “Гнездовые места” исчезнувших особей занимают новые и в той же самой пропорции представителей альтернативных жизненных стратегий, которая характеризовала данную колонию в прошлом (Ксенц, Москвитин, 1983; Ксенц и др., 1987).

В томской популяции большой синицы (*Parus major*) самец из числа периодичес-

ки зимующих в парке регистрировался там трижды из пяти прожитых зим, и два раза зимовал в другой части города. Другой самец-сеголеток, помеченный 17.02.1993 г., загнезвился здесь же в год кольцевания, а спустя 2 года встречался зимой в другом месте на удалении около 3 км. Третий был окольцован осенью молодым, зимовал в месте кольцевания, но был встречен в период миграций 15.03.1995 г. на расстоянии около 3 км. Только на четвертом году жизни он загнезвился в месте кольцевания (Москвитин, Гашков, 2000).

Таким образом, для городских популяций характерно “следование за подходящей средой” на протяжении всей жизни особей, вместо “следования за максимумом репродуктивного успеха” в популяциях “внегородских”, где особи сохраняют верность месту успешного размножения, но меняют его в случае неуспеха (Соколов, 1991). Поскольку в специализированных городских популяциях везде происходит подъем средней продолжительности жизни особей при снижении вероятности репродуктивного успеха в каждый отдельный сезон (и вероятности вообще начать репродукцию), то именно эта стратегия наиболее выгодна с точки зрения максимизации итоговой приспособленности особи.

Особи в природных популяциях, напротив, пытаются максимизировать свой репродуктивный успех в каждом отдельном сезоне. При выборе территории и привлечении партнера они следуют определенным (для каждого вида своим) сигнальным элементам местообитания (Симкин, 1988; Фридман, 1996). Последние представляют собой определенные парцеллы растительности, или определенную мозаику размещения парцелл друг относительно друга, наконец, определенный тип вертикальной организации лесного (и любого иного) растительного сообщества.

В.А. Юджин (2002) удачно назвал эти ключевые характеристики местообитания *топоархитектурой*. Значимые элементы топоархитектуры местообитания для от-



дельного вида вполне специфичны. “Концентрация” таких элементов в структуре природных сообществ определяет 70–80 % дисперсии уровня численности вида в данной местности, если взять гнездовой период вообще, и доходит до 95 % на стадии формирования гнездовых поселений и распределения территорий. Например, топоархитектура вяхиря (*Columba palumbus*) в Западной Сибири относится к типу “полестье”. В гнездовое время вид обитает на участках, где массивы рослого древостоя чередуются с каким-либо небольшими открытыми пространствами. В районе гнездования должны быть обширные площади твердого грунта, не закрытого высоким густым травостоем или кустарником.

Большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*), напротив, придерживается участков рослого сомкнутого древостоя с преобладанием старых деревьев с толстыми стволами. Первыми заселяются сомкнутые спелые мелколиственные древостои с участием хвойных пород или мелколиственные древостои, примыкающие к хвойным массивам. Корреляция обилия обоих видов с долей площади, на которой соответствующая топоархитектура развита полностью (в процентах от площади всех видовых биотопов в определенной местности) составляет 0,7–0,9 (Юдкин, 2002).

Также у большинства видов, проанализированных в работе В.А. Юдкина (2002), связь плотности населения с характерными элементами топоархитектуры четко прослеживаются и в соседних подзонах. Таким образом, сама “топоархитектура”, и ее отдельные элементы отражают некий инвариант существенных связей вида с территорией и местообитанием, который воспроизводится по всему ареалу с большей или меньшей точностью/полнотой.

Видимо, выделение значимых элементов топоархитектуры местообитания на разных уровнях иерархии популяционной системы вида и на разных уровнях установления отношений особи к определенной территории должно стать задачей диффе-

ренциальной экологии, о которой писал Г.Н. Симкин (1982, цит. по Симкин, 1988).

В подразделенной популяции как системе выделены следующие уровни иерархии. Во-первых, это вся географическая популяция как *панмиктическая единица* с определенным генным пулом. Во-вторых, это *территориально-экологические единицы* – местные популяции со своим специфическим коадаптированным генным комплексом.

Они – элемент подразделенной панмиктической популяции, их генофонд возникает как определенным образом смещенная выборка (отклоняющаяся от популяционной средней по определенным аллельным частотам). Разнонаправленные смещения аллельных частот в разных местных популяциях – территориальных подразделениях общей панмиктической единицы (в свою сторону в каждой популяции) представляют собой результат приспособления к местным условиям именно за счет отбора на индивидуальном уровне (см. Алтухов, 2003).

В третьих, в самом низу иерархии уровней организации популяционной системы вида находятся экологические единицы – элементарные популяции (Щипанов, 2003). Элементарные популяции – это местные сети локальных поселений вида (демов). Каждая сеть обладает собственной устойчивостью и демографической обособленностью, то есть отсутствием направленного обмена особями с другими сетями, даже при отсутствии физических или биотопических барьеров (Щипанов, 2003).

В четвертых, это локальные группировки (поселения, демы), устойчивость которых несобственная: она обеспечена включенностью в общую сеть и устойчивым потоком нерезидентов между демами, быстро занимающих освободившиеся “вакансии”. Наконец, это сами особи: они абонируют некое индивидуальное пространство и меняют его на протяжении последовательных стадий жизненного цикла, в зависимости от изменений среды и перестроек



самой системы группировок – потенциальных мест поселения особи.

Если уровни иерархии популяционной системы заданы особенностями ее собственной организации, то иерархия уровней, на которых устанавливаются отношения особи с определенной территорией, заданы иерархией местообитания внутри вмещающего ландшафта. Во-первых, это выбор особью определенного массива для поселения (как обособленного элемента ландшафтной мозаики на определенной территории). Во-вторых, это выбор определенных местообитаний внутри массива для размещения собственного участка животного. Затем, это структура использования выбранного участка, порядок посещения разных мест (микростаций) при сборе корма, определяется мозаикой растительности внутри участка и особенностями архитектуры лесного полога непосредственно в местах сбора корма (см. Фридман, 1996; Романов, 2001).

Особи в природных популяциях выбирают типичные места для гнездования, ориентируясь по этой высоко дифференцированной и многоуровневой системе “сигналов структуры местообитания”. В случае успешного размножения особь в целом сохраняет привязанность к прежней территории, при неудаче размножения (невстреча партнеров, гибель кладки или птенцов) – пытается переместить территорию, но недалеко – внутри той же группировки или в соседние.

Поэтому во всех “внегородских” популяциях размещение территорий и особенно гнезд индивидов жестко связано с характерными (видоспецифическими) микростациями, имеющими сигнальное значение. “Точность наведения” птиц, стремящихся выбрать территорию в оптимальном местообитании, с помощью этой системы ключевых стимулов местообитания, показывает пример с населением зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides*) на северно-западном пределе ареала в Карелии. В контролируемых исследователями лесных мас-

сивах птицы из года в год занимают одни и те же территории на одних и тех же участках леса, зачастую много лет гнездятся в тех же самых земляных нишах, где гнезда пеночек были и в предыдущие годы.

Но сплошное кольцевание взрослых и молодых птиц в течение последних 20 лет показано полное *отсутствие гнездового консерватизма* в данной популяции. Состав гнездящихся птиц ежегодно обновляется полностью, молодые особи и прошлогодние резиденты не возвращаются ни к месту рождения, ни к месту гнездования (Зимин, 2001). В таком случае сигналом, точно указывающим весной подходящие места для выбора гнездовой территории в мозаике растительных сообществ внутри массива, могут быть только некие признаки структуры растительности или формы ландшафта.

Вслед за Г.Н.Симкиным (1988), мы их называем ключевыми стимулами местообитания, тем более что при последовательном выборе места поселения и потом территории птица со структурой местообитания вступает в своеобразный “диалог”, предполагающий столь же поэтапную реакцию на последовательные сигналы, как и при общении с социальным партнером.

Поэтому хорологическая структура популяций определяется парцеллярной мозаикой местообитаний и “концентрацией” сигнальных элементов в каждой из соответствующих парцелл. Плотность поселения вида на определенной территории также прямо пропорциональна концентрации парцелл “разного качества” в мозаике растительности (практическое применение этого вывода см. Преображенская, 1998; Юдкин, 2002).

“С точки зрения” внегородской популяции биотоп представляет собой “лоскутное одеяло” более и менее подходящих участков, а не “архипелаг” безопасных “островов”, разделенных территориями, где гнездование невозможно или почти невозможно. Поэтому ее местообитания являются непрерывными на расстояниях порядка дис-



танций между локальными поселениями в одном массиве, но местообитания городской популяции на тех же дистанциях – островные.

Еще более важно, что и на новом месте размножения переместившиеся особи продолжают ориентироваться по тем же самым сигнальным элементам местообитания, что и в местах предшествующих неудач. Тем самым как бы “предполагается”, что успех, вызвавший перемещение, связан с частными обстоятельствами размножения в прежнем месте (плохая погода, неудача социальных конфликтов с соседями, неспецифический хищник, случайно нашедший гнездо), но отнюдь не с неадекватностью исторически сложившихся экологических предпочтений вида.

Например, взрослые особи краснокрылого трупиала (*Agelaius phoeniceus*), уже размножившиеся в данной группировке, всегда перемещаются в соседние поселения при возможности увеличить успех размножения, то есть занять там территорию, чаще посещаемую самками. Достоверно увеличивается репродуктивный успех самцов, переместившихся на дистанцию < 200 м. Он остается постоянным у резидентов, не переменивших территорию, но снижается у птиц, переместившихся на большее расстояние. Снижение пропорционально дальности перемещения (Beletsky, Orians, 1987).

В большинстве колоний трупиала со стабильными условиями существования возможность увеличить репродуктивный успех путем переселения возникает отнюдь не часто. Она обычно связана с событиями внутри группировки – разделом освободившихся территорий между соседями или их расширением в результате экспансии самца вслед за самкой, подыскивающей место для гнезда за пределами первоначального участка. Поэтому большая часть самцов чрезвычайно привязана к своим территориям, направленные переселения между колониями совершает меньшая – но всегда существенная – часть группировки (Pisman,

1987). Этим особей можно выделить в особую категорию “подвижных резидентов”, в отличие от нетерриториальных птиц из “подвижного резерва”.

Такие же направленные переселения резидентов из одной группировки характерны и для всех территориальных видов воробьиных.

Например, у шалфейной овсянки (*Amphispiza belli*) при перемещении качественные характеристики территории не меняются, но, как правило, увеличивается площадь участка, от которой зависит репродуктивный успех владельца. Средняя дальность перемещения отрицательно коррелирует с успехом размножения в предшествующем сезоне (это общая закономерность для “внегородских” популяций, см. ниже). Перемещения территорий происходят в течение всей жизни; после каждого перемещения репродуктивный успех территориального самца не сильно, но значительно увеличивался, при прогрессивном падении средней дальности перемещений (Petersen, Best, 1987).

Видимо, последовательные переселения из одной популяционной группировки в другую или направленные перемещения участка в одной группировке на протяжении всего жизненного цикла индивида – правило для большинства видов птиц с выраженными территориальными связями. Оно происходит вне зависимости от конкретных вариантов социальной организации самих группировок – ток ли это, колония, скопление территорий моногамных пар, полигинических ячеек или промискуитетных групп, или степени жесткости охраны пространства (т. е. собственно территориальности резидентов).

Сходные переселения зафиксированы у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) (Высоцкий, 1991), и даже у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*). У веснички раньше прилетающие молодые занимают лучшие территории в оптимальных биотопах, откуда их вытесняют старые птицы в пессимальные местообитания. Обретая





опыт успешного размножения, птицы в следующие сезоны постепенно возвращаются на место первоначального выбора. Из-за высокой ежегодной смертности на прежние территории возвращается 20–50 % популяции, из них направленные переселения предпринимает 18 % особей. Средняя дальность переселений взрослых резидентов до 100–300 м, молодых – до 1300 м. В случае неудачи переселений птица оставляет местную популяцию (Jakobsson, 1987; Rådesäter et al., 1987).

Та же самая картина “закрытости” группировок, доминирования ближних переселений зафиксирована в “диких” популяциях сизаря в Средней Азии и Казахстане (см. сообщение 1). Аналогично в “природных” популяциях мухоловки-пеструшки сохраняемость автохтонных особей намного выше, чем у иммигрантов ( $46 \pm 5\%$  и  $32 \pm 4\%$ ). Иными словами, наблюдается повышенное отселение иммигрантов с данного участка, хотя ежегодное пополнение локальных поселений осуществляется в первую очередь за их счет (79 % и 21 %, Высоцкий, 1991). В городских популяциях мухоловки-пеструшки, очевидно, происходит наоборот (см. Куранов, 2005).

В городских популяциях размещение гнездовых территорий и самих гнезд у отдельных территориальных пар происходит независимо от биотопических предпочтений вида, но в зависимости от распределения внутри мозаики местообитания участков с минимальным риском гибели гнезда и птенцов, пусть даже расположенных в нехарактерных микростациях. Размещение территорий и особенно гнезд особей в городской популяции теряет связь с теми (видоспецифическими) микростациями, которые имеют сигнальное значение для запуска такого же поведения особей в популяциях внегородских.

“С точки зрения” гнездящихся мелких видов птиц, каждый лесной массив в черте города не только является “островом”, но сам по себе представляет “архипелаг” из “островов” с большим или меньшим уров-

нем риска гибели гнезда от специфически городских факторов. Внутри массива “острова” с разным уровнем риска распределены достаточно случайно друг относительно друга. Поэтому “острова” с одним уровнем риска (например, самые безопасные) в среднем находятся достаточно далеко друг от друга. Но именно здесь концентрируются гнезда подавляющего большинства успешных пар у самых разных видов, формирующих городские популяции.

Эти “островки безопасности” невелики по площади, и обычно связаны с микростациями, нехарактерными для поселяющихся там видов. Поэтому на каждом таком “островке безопасности” возникают групповые поселения гнездящихся пар нескольких видов (межвидовые ассоциации, описанные Н.С. Морозовым, 2002). Развитие дорожно-тропиночной сети в большинстве подобных “островов” лишь подчеркивает, что “с точки зрения” особей городской популяции каждый массив образует “архипелаг” относительно безопасных мест гнездования, конфигурация которого постоянно меняется из года в год и даже между первым и вторым сроком размножения.

Городские популяции птиц вынуждены следовать за этими изменениями, если сохраняют жизнеспособность. Они могут это осуществить благодаря высокой лабильности связей между особями в популяции и открытости группировок, внегородские – нет. Здесь источник высокой уязвимости видов с “внегородским” (консервативным) типом популяционной организации, когда их местообитания “захвачены” растущим городом, а они оказываются в ситуации “пассивных урбанистов”, “запертыми” на “островах” вроде бы подходящих местообитаний в структуре урболандшафта.

Благодаря лабильности популяционные отношения адекватно меняются в соответствии с изменением сигналов среды, а неуспех размножения не становится причиной переселений. “Городские” особи меняют территорию лишь в ответ на появление неблагоприятного средового тренда, небла-





гоприятного “с точки зрения” их собственной стратегии. У больших синиц в г. Томске пары сохраняются на весь сезон даже после гибели кладок или птенцов, во “внегородских” популяциях они в этом случае распадаются. Гнездование в том же сезоне с новым партнером почти всегда вызвано гибелью предыдущего. В городе пары, гнездящиеся с новым партнером, или потерявшие гнездо, сохраняют привязанность к прежней территории. В естественных местообитаниях эти события влекут за собой оставление прежнего участка и дальние перемещения (Гашков, Москвитин, 2000; Москвитин, Гашков, 2001).

Отклик “внегородских” популяций на неблагоприятные изменения среды противоположен реакции городских популяций того же самого вида. Это увеличение закрытости группировок, рост всех форм консерватизма в поведении особей – в выборе местообитания, в выборе партнера, в выборе места гнездования в следующий сезон. Это ужесточение территориальной привязанности резидентов вместо интенсификации “замены” на новых особей, большая замкнутость группировки вместо “проточности”. “Неблагополучные” поселения обычно вполне доступны для переселенцев со стороны, но практически не происходит замены местных особей и их потомков на “пришлых” особей – вероятность приобретения ими территорий или партнера падает почти до нуля.

Например, в популяции желны (*Dryocopus martius*) на п-ове Ютландия в 50–70 км севернее границы основного ареала, в течение нескольких поколений зафиксировано постоянное предпочтение собственных потомков в качестве половых партнеров (варианты инбридинга “мать х сын”, “отец х дочь”, и никогда “брат” х “сестра”). Ежегодно в период позднелетней дисперсии птицы из основной части ареала наполняют поселение, многие из них держатся здесь всю зиму, но местные особи отвергают их как брачных партнеров (Christensen, 1995).

Таким образом, во “внегородских” популяциях в ответ на неблагоприятные изменения среды статус и партнер начинают все больше “наследоваться” и все меньше “разыгрываться” в свободной конкуренции индивидов. В первую очередь из круга потенциальных обладателей того и другого исключаются “подвижные резиденты” и нетерриториальные особи из “резерва”. Но именно обмен нерезидентными особями интегрирует отдельные поселения вида в общую “сеть”, устойчивость которой обеспечивает жизнеспособность популяции в изменчивой среде (Щипанов, Купцов, 2004). Поэтому переход от свободной конкуренции за освободившиеся “вакансии” к “наследованию” создает неустойчивость изолированных поселений вида за границами сплошного ареала. У таких группировок резко увеличен риск внезапного вымирания, даже если там постоянно появляются особи с “материка”.

Только в городских популяциях неблагоприятные изменения среды, наоборот, увеличивают “проточность” и “открытость” группировок. Они стимулируют особей репродуктивного “ядра” популяции к интенсивным и дальним переселениям в поисках подходящих “островов”.

В отличие от “внегородских” популяций вида, у нерезидентных особей в городе исчезает положительная обратная связь между продолжительной невстречей партнеров, гибелью кладки, иным сигналом безуспешности размножения в избранном месте, и перемещением в другую группировку или же в соседнюю популяцию.

В этом случае “городские” особи сохраняют привязанность к прежней территории и прежнему партнеру. Сигналом к спонтанному отказу от резидентного статуса и дальнему перемещению с перспективой вхождения в иные группировки здесь выступают лишь определенные изменения среды, отражающие существенные для вида средовые тренды. То есть особь в “городской” популяции реагирует на сигнал об изменении уровня экологического стресса в



своем окружении, а не на какие-то события собственной жизни особи, позитивные или нет.

Во “внегородских” популяциях дело обстоит прямо противоположным образом. Их среда обитания (природный ландшафт) относительно постоянна, и размах изменений почти не выходит за рамки, присущие адаптивной норме. Поэтому успех или неуспех таких событий, как занятие территории, приобретение партнера или размножение фактически превращаются в *сигнал*, оценивающий точность соответствия стратегии индивида среде, так что все особи в популяции могут корректировать стратегию, исходя из данных сигналов. Естественно, “успех” требует не только того, чтобы соответствующие события совершились, но чтобы они совершились в определенный срок, соответствующий среднеоптимальным фенодатам для местной популяции: они предполагаются устойчивыми, если только не происходит направленных изменений климата (см. Forchhammer et al., 1998; Post, Forchhammer, 2002).

В городских популяциях, наоборот, индивид придерживается специализированной жизненной стратегии (одной из  $N$  альтернативных). В условиях постоянных изменений экологической обстановки, местообитаний и самого городского ландшафта он периодически подыскивает себе следующую среду, наиболее благоприятную для реализации стратегии. Если эндогенная динамика местной популяции или негативные изменения экологической обстановки вокруг препятствуют реализации стратегии особи на прежнем участке обитания, птицы направленно перемещаются в поселения с более подходящей средой или образуют их заново в других элементах ландшафта.

Соответственно, в городских популяциях не может быть сколько-нибудь выраженных “среднеоптимальных” дат прохождения особями последовательных этапов репродуктивного цикла. Тем более они не могут быть сколько-нибудь постоянны из года в год.

Оптимальный момент всех соответствующих событий в урбосреде, во-первых, определяется жизненной стратегией особи, во-вторых, фактом нахождения или ненахождения ею того сочетания “ключевых элементов” урбосреды, которое наиболее благоприятно для реализации стратегии в данном участке пространства, в третьих – текущими изменениями экологической ситуации.

Для “городских” особей сохранить адекватность реагирования на постоянные изменения среды намного важнее, чем успеть “уложить” каждый следующий этап репродуктивного цикла в некие оптимальные сроки. Соответственно, итоговая приспособленность индивидов в городских популяциях определяется именно скоростью и адекватностью их реагирования на существенные для вида изменения урбосреды. В ее значении “скрыта” способность особей отделять направленные и существенные изменения существенных параметров среды от несущественных флюктуаций, сохранять устойчивость ко вторым как к “шуму” и воспринимать первые как значимый сигнал.

Напротив, в оценке итоговой приспособленности особей во “внегородских” популяциях наибольшее значение имеет скорость прохождения последовательных этапов реализации репродуктивного цикла, из которых главнейшие – занятие территории, приобретение партнера, начало и завершение яйцекладки, переход к устойчивому наседанию и пр., до вылета птенцов и начала линьки (см. Паевский, 1985; Зимин, 2001). Существенно, быстрее или медленнее популяционной средней оно происходит у данного конкретного индивида, “успевает” или “запаздывает” по сравнению с “оптимальным” сроком наступления соответствующих фенодат?

Для ответа на данный вопрос в естественных местообитаниях достаточно сравнить даты соответствующих событий у конкретной гнездовой пары со “среднеоптимальными сроками” в популяции в целом.



В городских популяциях необходимо сравнить скорость/адекватность реагирования животного на значимые средовые тренды в его окружении с реагированием всей популяции на те же изменения по всей территории города. Конкретные сроки занятия территории и/или начала размножения здесь несущественны, особенно с учетом резкого увеличения *СОПЖ* в городских популяциях (Ксенц, 1990; Козулин, 1991; Обухова, 1999).

Этот “городской” тип реагирования особей на динамику экологической и социальной среды группировок требует вполне определенных условий для того, чтобы быть успешно реализуемым и одновременно выгодным для городской популяции.

Быстрота и направленность перемещений обеспечивается “дальним порядком”, существующим, с одной стороны, в пространственно-этологической структуре городской популяции, с другой – в самой структуре городского ландшафта. В каждом городе формируется так называемый “городской градиент”, отражающий рост нестабильности, изменчивости и гетерогенности всех элементов мозаичной структуры урбосреды в направлении от периферии к центру данного “урбанизированного ядра”.

Соответственно, “городские” особи *прямо противоположны* “внегородским” по характеру реагирования на динамику мозаики среды и на события собственной жизни. “Внегородские” птицы гибко корректируют избранную стратегию поведения в соответствии с любыми изменениями среды и ближайшего окружения, чтобы сохранять прежнюю территорию, прежний состав соседей, и “позицию” особи в системе ранжирования, складывающейся в таких группировках (особенно у певчих воробьиных). Поведенческая стратегия вырождается до оппортунистической и ситуативной тактики, сохраняющей “позицию” особи в составе дема.

“Городские” особи, наоборот, привержены определенной стратегии поведения,

а не территории или не партнеру. Если изменения среды внутри (и вокруг) группировки перейдут некий пороговый уровень, особь оставляет ее, даже отказывается от размножения, но сохраняет приверженность прежней стратегии.

Это связано с повышенным уровнем стресса во всех городских местообитаниях: по сравнению с естественными биотопами того же вида они отличаются аномально высокой степенью фрагментации с такой же высокой нестабильностью условий существования на каждом из образовавшихся “островов” (особенно нестабильностью во времени, см. рис. 1 сообщения 1).

Например, в г. Томске гнездовое сообщество большой синицы формируется наполовину из зимовавших птиц (49,1 %) и из иммигрантов (50,9 %, старый парк “Университетская роща” вокруг учебных корпусов ТомГУ). Иммигранты приходят в парк, начиная со второй половины февраля и по конец апреля. Для зимующих и затем гнездящихся в парке особей ( $n = 75$ ) выбор гнездовой территории жестко задан положением осенне-зимнего участка и стратегией его использования в это время.

Общий характер использования зимовочной территории меняют на протяжении жизни не более 10 % птиц. Остальные жестко привержены “своей” стратегии, что сопряжено со значительным полиморфизмом самих стратегий в городской популяции. Размер индивидуального пространства и подвижность разных категорий особей здесь различаются на несколько порядков.

В городских популяциях большой синицы сосуществуют все режимы эксплуатации индивидуального пространства от регулярного использования небольшой территории с четкими границами (территориальность) до нерегулярного использования обширного пространства, не имеющего сколько-нибудь четких очертаний (кочевки). “Внегородские” популяции отличаются небольшим отклонением биологических характеристик индивидов от популяционной средней. Средние могут меняться в за-



висимости от качества местообитаний; жесткость территориальных связей особи здесь скорее функция места рождения и социального статуса в стае в первую осень и зиму жизни, нежели следствие выбора стратегии самой особью (Керимов, Иванкина, 2001).

Из числа птиц, зимовавших, а потом гнездящихся в парке, 91 % самцов и 75 % самок размещают гнездовой участок в пределах зимовочного. Гнездовая территория граничит с зимовочной еще у 8 % и 17 % особей. У 21 % самцов и 17 % самок гнездовой участок не имеет общих границ с зимовочным. Еще в 6,2 % и 7,1 % случаев новый гнездовой участок примыкал к прошлогоднему. Лишь у 12,5 % самцов и 28,5 % самок зафиксирована смена гнездовой территории с удалением гнезда от прошлогоднего на 330–390 м.

Эта жесткость территориальных связей в томской популяции больших синиц обеспечивает моногамию с многолетним постоянством пар: распавшаяся на зиму, они с высокой вероятностью восстанавливаются на прежнем участке. Отмечено постоянство 3 пар в течение двух сезонов и 2 – в течение трех (Москвитин, Гашков, 2000; Гашков, Москвитин, 2001).

Важно подчеркнуть: влившись в городскую популяцию, мигранты по верности гнездовой территории ничем не отличаются от зимующих резидентов. В городе она чрезвычайно высока у тех и у других: среди особей, гнездящихся в парке на протяжении 2–6 лет, она составляет 81,2 % у самцов и 64,2 % у самок ( $n = 30$ ).

Следовательно, в целом внегородские популяции организованы иерархически. Локальные популяции пополняются, как правило, за счет местного воспроизводства. Доля иммигрантов из соседних популяций, по оценке Л.В. Соколова (1991), составляет около 10–20 %, то есть и локальные группировки, и вся популяция здесь – достаточно закрытые системы.

При эпизодической неудаче в выборе территории и партнера особь перемещает-

ся на относительно “небольшое” расстояние “неподалеку” от прежнего места активности. Если “неудачи” устойчиво повторяются и/или значительны (гибель кладок и птенцов), птицы перемещаются дальше в той же местной популяции. Если ухудшение среды обитания устойчиво или успех размножения повторяется несколько раз, птицы выселяются в соседние популяции или за пределы ареала (инвазия, см. Соколов, 1991).

Городские популяции, напротив, организованы как горизонтальная сетевая система с децентрализованной регуляцией сигналами о существенных изменениях урбосреды вместо регуляции успехом/неуспехом самих особей, как во “внегородских” популяциях. Дальность перемещений из одной популяционной группировки в другую здесь не связана с неуспешностью индивида в выборе участка, размножении или поиске партнера, но лишь с мощностью значимых трендов изменений урбосреды: насколько они долговременны и какое пространство охватывают?

Все отмеченные характеристические черты организации городских популяций определяют их как альтернативу популяционной системе вида в “естественных” местообитаниях. Альтернативны сами популяции, поскольку при освоении урбосреды общая региональная популяция расщепляется на две – “дикую” и дочернюю городскую. Вторая начинает самостоятельное существование в урболандшафте, выпадая из сети географических популяций “дикого” вида (Благосклонов, 1991).

Альтернативны “городской” и “внегородской” типы организации популяционных систем, так как по-разному обеспечивают максимум устойчивости и жизнеспособности “своей” системы в соответствующем типе ландшафта.

Ведь “с точки зрения” видовой популяции, “город” отличается от “не-города” не характером местообитаний, но именно *типом ландшафтной динамики*: к существованию в условиях направленных и бы-



стрых изменений среды приспособиться всего труднее, труднее, чем освоить “нетипичные” или новые местообитания.

Наш анализ показывает, что разные характеристические черты “городских” популяций не независимы, но взаимно обуславливают друг друга как причина и следствие. Они объединены замкнутой системой положительных обратных связей, наличие которых обеспечивает направленное и автокаталитическое развитие всего симптома характеристических признаков табл. 3 (см. сообщение 1) в популяциях видов, начинающих урбанизацию на территории конкретного города (рис. 2А).

Появление синдрома соответствующих характеристик в городской популяции служит маркером успешного завершения урбанизации. Точно также направленный “добор” отдельных признаков до полного синдрома при освоении видом конкретного города позволяет определить направление и скорость урбанизационного процесса, включая темпы накопления качественных изменений в организации двух “расходящихся” популяционных систем – “дочерней” городской и “материнской” региональной.

Этим выделенный синдром ключевых признаков “городской” организации популяционных систем чрезвычайно сходен с ключевыми ароморфозами Н.Н. Иорданского (1994), обеспечивающими направленность изменений морфологической организации группы в иных, макроэволюционных, масштабах времени и пространства: появление части признаков стимулирует “добор” организацией всех остальных, и так далее до завершения процесса.

Исходя из этой параллели, трансформация популяционной системы вида из “внегородской” организации в “городскую” в процессе урбанизации может быть названа “ключевой трансформацией”. Она обеспечивает устойчивость системы в условиях нестабильности, направленных и быстрых изменений среды: это именно тот тип “приспособления”, который в условиях ур-

боландшафта больше необходим всей системе, чем отдельным особям (рис. 2А).

Аналогично отдельные проявления “внегородского” способа организации популяционных систем связаны контурами положительных обратных связей в синдроме ключевых характеристик, четко альтернативный описанному выше (рис. 2Б). Он обеспечивает устойчивость системы при относительном постоянстве среды обитания, когда все изменения видовых биотопов представляют собой локальные нарушения, с большей или меньшей скоростью восстанавливающиеся до прежнего состояния, а не направленное развитие структуры ландшафта в некоторое принципиально новое состояние, включая новые пространственные конфигурации биотопов.

С этой эволюцией урболандшафта “городские” виды сталкиваются постоянно. Устойчивость системы в этих условиях требует лабильной, открытой и “проточной” организации, дальний порядок которой соответствует дальнему порядку городского градиента, его “наклону”, задающему темп развертывания урбанистических изменений ландшафта во времени и в пространстве.

Это отличает городские популяции от *краевых* и *островных*, сходных с первыми по типу динамики и структуре. Краевые популяции возникают на периферии ареала (особенно часто при быстром расселении вида), “островные” заселяют “архипелаги” фрагментированных местообитаний, которые образуются на месте непрерывных природных ландшафтов в процессе хозяйственного освоения территории. Это, например, лесные микрофрагменты – остатки лесных массивов в зоне лесостепи, “острова” болот в урбанизированных регионах вроде Подмосковья. Обитание на “архипелаге” и подверженность “островному эффекту” отличает их от популяций “материка” и сближает с городской популяцией. Хотя местообитания здесь сильно фрагментированы, но несильно изменены и существенно более статичны, чем в городской

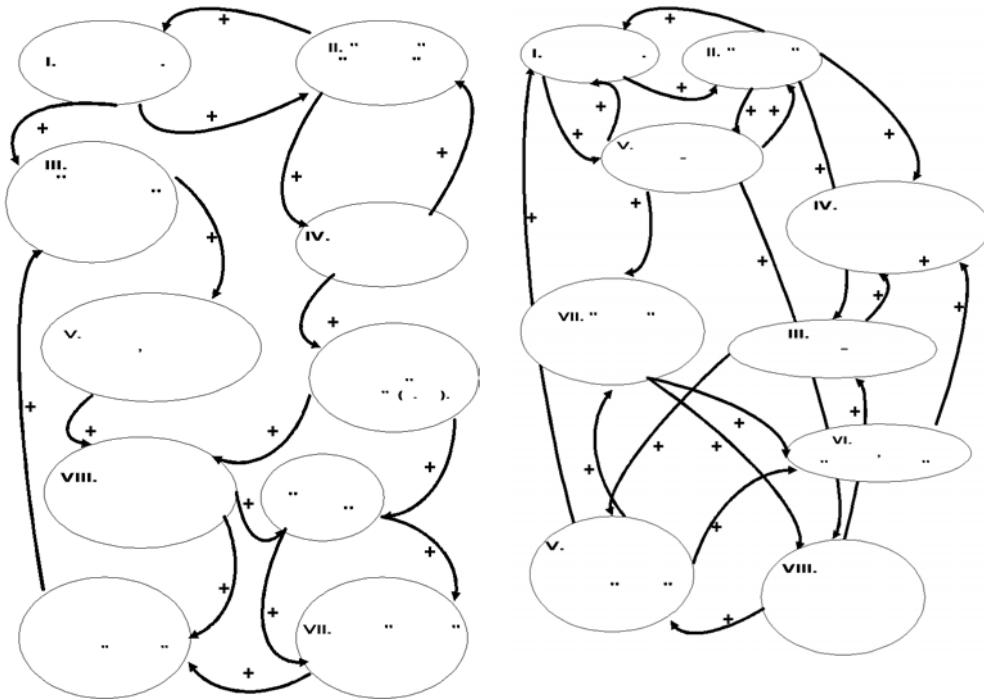


Рис. 2. Система положительных обратных связей между основными характеристиками организации “городских” (А) и “внегородских” (Б) типов популяционных системы.

**Обозначения:** обзор ключевых характеристик организации популяционных систем см. табл. 3 сообщения 1, (+) – положительные обратные связи.

Fig. 2. The system of feedbacks between key features of “urban types” (A) and “rural and wild types” (B) the population systems in bird species.

**Conventional signs:** key features the organization of birds population systems in urban and rural or natural habitats see Table 3 in part 1, (+) – positive feedbacks.

популяции (см. Симберлофф, 1988; Захарова, 2000; Очагов и др., 2000).

### Устойчивость городской популяции как условие выхода из “экологических ловушек” урбосреды

Выделенные особенности “внегородской” организации популяционных систем определяют их особую уязвимость, как только популяция будет “вобрана” внутрь урболандшафта (например, непрерывные местообитания вида захвачены и расчленены при территориальном росте города). Следование видовым экологическим пред-

почтениям и иным видовым стереотипам в городах почти всегда значит попасть “в экологическую ловушку” (Schläpfer et al., 2003).

Экологическая ловушка возникает из-за того, что при изменении среды непредсказуемо меняется значение источников информации об окружающей среде, используемых живыми организмами. Обычные реакции организмов на данные стимулы тогда уже не ведут к ожидаемым результатам, так что особи избирают плохой биотоп, основываясь на тех самых ключевых стимулах, которые раньше информировали о высоком качестве. Экологические ловушки – часть более широкого феномена эволюци-





онных ловушек, включающих любое рас- согласование между стимулами, обычно используемыми видом при принятии поведенческих или жизненных решений, и результатами, ассоциируемыми с “верной” реакцией на эти стимулы (Schlöpfer et al., 2003)

Для всех “диких” видов современный город – исторически нетипичная среда обитания (Вахрушев, Раутиан, 1993). Поэтому для видовых популяций, начинающих освоение урбосреды город весь представляет собой эволюционную ловушку, для особей, стремящихся максимизировать итоговую приспособленность – ловушку экологическую, несмотря на возможные преимущества обитания в городе (отсутствие хищников, обилие корма, удобства зимовки и пр.).

Урбанизация “диких” видов представляет собой процесс “выхода” популяции из обеих “ловушек” за счет трансформации популяционной системы в сторону устойчивого типа организации. Таблицы 1 и 2 (сообщение 1) показывают, что при определенных стартовых условиях (их определение – тема отдельной статьи) практически все виды способны выйти из этих ловушек и перейти к устойчивому существованию в урболандшафте, а не только виды-генералисты или виды с высокой пластичностью поведения и психики, как часто предполагается (см. Вахрушев, Раутиан, 1993; Корбут, 2000). Хотя они, безусловно, делают это в первую очередь.

Для “диких” видов птиц показано, что в урбосреде риск неуспеха размножения резко повышается именно при занятии характерных видоспецифических местообитаний. Эффект зафиксирован в городских популяциях большинства видов, воробьиных и неворобьиных (см. данные по московской популяции ушастой совы (*Asio otus*) (Воронецкий, Леонов, 2003), большого пестрого дятла (Фридман, 2003), певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и других дроздов в городских и рекреационных лесах (Черенков и др., 1995) и пр.

Конкретные причины неудач могут быть различны – длительная невстреча партне-

ров, “запертых” на “островах” фрагментированных местообитаний, гибель гнезд и птенцов в разных “экологических ловушках”. Но увеличение риска наиболее значительно именно в характерных видовых биотопах, что определяет урболандшафт как “экологическую ловушку” для осваивающих его видов.

Например, успешное гнездование зяблика (*Fringilla coelebs*) в городских и рекреационных лесах Центрального Черноземья России возможно только под прикрытием колоний рябинников (*Turdus pilaris*). На остальных территориях при довольно высокой численности вида успешность размножения очень низка, и поддержание численности требует ежегодного притока особей извне.

Вообще, на городских и других антропогенно преобразованных территориях групповые и колониальные поселения т. н. “ключевых видов” (дрозд-рябинник, озерная чайка (*Larus ridibundus*), в меньшей степени чибис (*Vanellus vanellus*)) как бы притягивают к себе многие другие (одиночно-гнездящиеся) виды. “Под защитой колонии” они находят лучшие гнездовые возможности в условиях пресса неспециализированных хищников.

Их собственное участие в окрикивании хищника и т. п. формах коллективной защиты увеличивает успех размножения “ключевого вида”. Например, успешность размножения в самых крупных смешанных колониях рябинника достигает 70 %, чибиса – 51 %. В менее крупных колониях успешность размножения в 1,5–2 раза ниже; для мелкой моновидовой колонии чибиса – всего 12,9 % (Климов, 1990).

Рост трансформации лесных сообществ при включении их в структуру урболандшафта, с одной стороны, вызывает некоторое увеличение среднего размера кладки. Причина этого – рост продуктивности растительности и подъем биомассы беспозвоночных при умеренном нарушении лесных сообществ совокупным действием фрагментации извне и инсультации (Huhta et



al., 1994; Жигарев, 2002). С другой стороны – относительная величина потерь гнезд и выводов от неспецифических хищников (серая ворона (*Corvus cornix*), кошки, собаки и пр.) возрастает прямо пропорционально степени фрагментации местообитаний как в городе, так и в пригородных лесах. Разоряемость гнезд видов-пассивных урбанистов на “архипелаге” прямо пропорциональна степени фрагментации, т. е. уменьшению площади “фрагментов” и увеличению их изолированности (Hanski, 1999).

Постановкой искусственных гнезд с “кладкой” яиц японского перепела (*Coturnix japonica*) в городских парках в разных точках городского градиента показано, что общий риск разорения гнезда (он отражает суммарное воздействие неспецифических хищников на популяцию), закономерно меняется вдоль градиента (рис. 1). На исследованной территории комплекс видов-неспецифических разорителей гнезд был представлен сорокой (*Pica pica*), серой вороной, большим пестрым дятлом, белкой (*Sciurus vulgaris*), а также чайками.

Разоряемость искусственных гнезд максимальна в центральных районах города и линейно падает к его окраинам, достигая минимума в пригородных лесах. Важно подчеркнуть, что, во-первых, разоряемость искусственных гнезд на определенных участках градиента (в центре ли, на периферии города) практически не меняется по годам. Во-вторых, линейное падение вероятности гибели гнезда от центра города к его окраине зафиксировано во всех исследованных городах Финляндии (Оулу, Кемиярви и Рованиemi). “Угол падения” риска разорения гнезда почти не зависит от размера города, его планировочной структуры, но зависит от степени урбанизации территории в центре, на окраине города и в промежуточном “кольце” между ними. Зафиксировано резкое увеличение разоряемости искусственных гнезд при переходе от городских лесов к лесопаркам и искусственным паркам (в местообитаниях одно-

го и того же типа), отражающее ту же самую закономерность.

Чем сильнее растительность и ландшафт некой территории изменены воздействием “городского метаболизма”, тем выше риск попадания вида в “ловушку” при выборе видоспецифических микростадий. Действительно, в одних и тех же местообитаниях гнезда, специально укрытые растительностью, разорялись в существенно меньшей степени, чем расположенные по соседству, которые просто располагали в характерных видовых микростадиях (Jokimäki, Huhta, 2000).

У видов, успешно освоивших городскую среду, роль подобного “укрывания” гнезд выполняют различные “уклонения” от видового стереотипа, следствием которых становится гнездование в нетипичные сроки, размещение гнезд в нетипичных местах и т. п. Но чтобы “уклонения” появлялись массово и захватывали всю популяцию, последняя должна быть устойчивой; для этого недостаточно просто поведенческой пластичности особей и отбора наиболее “пластичных” индивидов.

Это позволяет считать вероятность гибели гнезд, “размещенных” птицами городской популяции в определенных районах города, функцией положения соответствующей территории на городском градиенте, отражающем уровень “давления” среднего стресса на популяцию в определенной точке городского ареала, а не функцией конкретных условий среды в месте размещения самого гнезда. То же относится ко второй составляющей риска попадания городских популяций в “экологические ловушки” – к риску длительной невстречи партнеров, вызванной “островным эффектом”.

Но, сформировав устойчивую, жизнеспособную городскую популяцию, вид выходит из “экологической ловушки” за счет расширения спектра местообитаний, способностей гнездования, набора кормов, вообще расширения “городской” экологической ниши в процессе урбанизации. Например, в рекреационных лесах Липецкой области



улучшение кормовой базы в лесных микрофрагментах позволяет большинству наземных воробьиных увеличить кладку по сравнению с поселениями в нефрагментированных массивах.

Рост среднего размера кладки на 3–18 % зафиксирован у зяблика, дроздов певчего, черного (*Turdus merula*) и рябинника, жулана (*Lanius collurio*), славки садовой (*Sylvia borin*), серой (*S. communis*) и ястребиной (*S. nisoria*), у обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*) и лесного конька (*Anthus trivialis*). Но репродуктивный выход “островных” популяций у большинства видов ниже, чем на “материке”, из-за роста разоряемости гнезд пропорционально фрагментации местообитаний, интенсификации неспецифического хищничества врановых, белок, куньих и пр. (Jokimäki, Huhta, 2000; Сарычев, 2001).

При поселении же непосредственно на городской территории, за пределами крупнейших лесных “островов”, или при гнездовании в растительности внутри кварталов гибель гнезд и птенцов от хищников резко падает. Например, рост успеха размножения на 12–35 % у садовой горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*), большой синицы и мухоловки-пеструшки в г. Томске связан именно с падением пресса хищничества в городских местообитаниях по сравнению с аналогичными массивами в зоне рекреационных лесов (Куранов и др., 1991).

В городских популяциях видов, специально исследованных в этом отношении, интегральный риск настолько высок, что был бы невыносим в “естественных” популяциях, особенно с учетом резкого повышения в городе доли негнездящихся птиц (“подвижный резерв”). “Городские” особи остаются в районе разоренного гнезда и компенсируют высокую разоряемость увеличением числа повторных кладок в нехарактерных микростациях (см. Черенков и др., 1995; Морозов, 2000 и выше).

Рост *СОПЖ* и большая ресурсобеспеченность особей в городских популяциях делают это поведение выгодным: за счет

него репродуктивный выход городских популяций растет сильнее, чем рос бы при большем успехе размножения и меньшей *СОПЖ*, наблюдаемых во внегородских биотопах (см. табл. 4 сообщения 1).

Большая продолжительность жизни в урбосреде, где многие факторы смертности ослаблены или отсутствуют, делают более выгодным не менять участок после неудачного размножения, но добиться успеха в следующий сезон за счет модификаций поведения, выбора нетипичных мест размещения гнезда и т. п. “уклонений”. Они восстанавливают адекватность поведения особи в урбосреде, обеспечивают устойчивость встречи партнеров и успех прохождения репродуктивного цикла с учетом конкретной обстановки в индивидуальном пространстве животного, тем самым выводя популяцию из “экологической ловушки”.

Другой пример – в городах много выше риск травмирования и гибели особей в несчастных случаях, вызванных техническими объектами (движение автотранспорта, работающие механизмы, стеклянные поверхности и пр.). Но именно в городских популяциях кряквы (*Anas platyrhynchos*), черного дрозда, большой синицы (видимо, и других “городских” видов) особенно высок процент особей с успешно зажившими тяжелыми ранениями, которые в “естественных” местообитаниях привели бы к смерти (Luniak, 2004).

Риск не встречи потенциальных партнеров, “запертых” во фрагментированных местообитаниях, компенсируется резким ростом подвижности птиц из “резерва” и самих резидентов. Они обследуют все подходящие “островки” местообитаний по территории города, своевременно заселяют все вновь возникающие участки (табл. 4 сообщения 1). “Проточность” группировок, “дальний порядок” обмена особями еще больше увеличивают эффективность этого поиска, преодолевающего “островной эффект”.

Таким образом, особи городских популяций в ответ на изменения среды легко



перемещают индивидуальный участок в очень удаленные районы города, если мозаика среды там соответствует стратегии особи. И наоборот, если урбосреда “с точки зрения” особой остается константной по неким существенным характеристикам, птицы сохраняют привязанность к одному участку, даже если попытки размножения здесь были неудачны.

В результате этой специфической организации (см. рис. 2) городские популяции фактически не являются подразделенными, даже если местообитания вида образуют “архипелаг” изолированных “островов”.

Анализ экологически близких видов<sup>1</sup>, в разной степени освоивших урболандшафт, формирующих в нем более-менее жизнеспособные популяции, демонстрирует, что разнообразие приспособлений к урбосреде, реализуемых в городе отдельными особями, *прямо пропорционально устойчивости* популяционной системы. Рост же разнообразия “нетипичных” способов гнездования, кормодобывания, оборонительного поведения и т. п. “уклонений” от видовых стереотипов, поднимает итоговую приспособленность городских особей и “выводит” популяцию из экологической “ловушки”.

Поэтому способность популяционной системы к переходу в состояние наибольшей устойчивости под воздействием градиентных изменений средового стресса – самая существенная преадаптация для успешного освоения урбосреды “дикими” видами, залог успешности и необратимости всей последующей урбанизации. Трансформация популяционной системы из “внегородского” состояния в “городское” представляет собой *адаптацию широкого значения*: она облегчает виду дальнейшее освоение городов вне зависимости от конк-

ретных условий осваиваемых местообитаний.

С другой стороны, разнообразие конкретных “уклонений” в городской популяции почти не зависит от исходного разнообразия приспособлений особей в материнской популяции региона. Например, в Харьковской области из дроздов рода *Turdus* наименее чувствителен к антропогенному прессу и склонен к урбанизации рябинник, наиболее – черный дрозд, Деряба (*T. viscivorus*), белобровик (*T. iliacus*) и певчий дрозд занимают промежуточное положение.

На увеличение антропогенного пресса слабо урбанизированные популяции черного и певчего дроздов реагируют *сужением* “экологической валентности”: уменьшением параметров гнезд, особенно у черного дрозда, снижением разнообразия строительного материала, уменьшением размеров и объема яиц в городах в отличие от внегородских территорий. Один из признаков падения жизнеспособности – большой риск разорения гнезда в городах у черного дрозда не компенсируется обычным в этом случае учащением повторных кладок.

Эти видовые популяции с “суженным” экологическим спектром крайне неустойчивы в урболандшафте. Совокупный успех размножения за год у неурбанизированного черного дрозда составляет 48,53 %, у певчего – 62,12 %, урбанизированного рябинника – 80,0 %. Успех размножения первых двух видов к тому же уменьшается в направлении от окраин к центру города, у рябинника и дерябы он не меняется или даже увеличивается.

При успешной урбанизации освоение урболандшафта, напротив, расширяет спектр приспособлений вида и разнообразит их, расширяя “городские” ниши в целом – в отличие от сужения ниш неустойчивых видов. Негативные изменения экологической ниши зафиксированы у черного и певчего дроздов, у урбанизированного рябинника не обнаружены вовсе (Чаплыгина, Кривицкий, 1996; Чаплыгина, 2001).

<sup>1</sup> Близкими считали виды, таксономически близкие (обычно одного рода), сходные между собой морфоэкологически и трофически. Практически всегда составляют одну гильдию, то есть “расходятся” по одному ресурсному измерению, а в городе вообще почти идентичны.



Певчий дрозд в городских лесах Москвы и рекреационных – Подмосковья так же бурно реагирует на опасность у гнезд и легко бросает кладки, как во “внегородских” популяциях. Но частое разорение гнезд у “городских” птиц увеличивает интенсивность (и успешность) повторных размножений поблизости от прежнего участка, а во “внегородских” популяциях – увеличивает вероятность оставления участка и перемещения в другой район, ликвидирует возможность повторного гнездования.

Успешность повторных попыток размножения в урбанизированных популяциях певчего дрозда намного выше, чем самых первых. Это достигается использованием нетипичных гнездовых микростадий, “аберрантных” вариантов размещения и укрытия гнезда. Первые гнезда певчий дрозд размещает в основном в основании лап небольших елочек, где их легче всего найти и разорить (тем более, что под воздействием рекреации падает защищенность и растет просматриваемость куртин подроста). Риск “вторых” гнезд в “нетипичных” местах много ниже, чем первых в видоспецифических микростадиях: птицы направленно располагают гнезда в наиболее укрытых и безопасных местах, даже если это требует “нетипичного” размещения (Черников и др., 1995; Морозов, 2000).

Но подобное расширение ниши в ответ на неуспех первого размножения совершенно не обнаружено в популяции певчего дрозда в окрестностях Харькова ввиду гораздо меньшей урбанизованности вида в регионе, хотя норма реакции неизменна по всему ареалу (Чаплыгина, 2001).

Другой пример: с 1980 г. речные крачки (*Sterna hirundo*) упорно гнездятся на шламонакопителях Новочебоксарских очистных сооружений. Это ведет к массовой гибели первых кладок из-за резких колебаний уровня воды во время циклов обсыхания старого – добавления нового шлама с изменением конфигурации и размера отелей. Но птицы не уходят с данной территории, и делают вторые кладки в аналогич-

ных биотопах за пределами очистных сооружений. Несмотря на формально очень низкий успех размножения в каждый сезон, в целом за 15 лет численность крачек в этом районе выросла с 28 до 150 пар (Глушников, 1997).

Следовательно, разнообразие приспособлений, накапливающихся и распространяющихся в городской популяции, есть функция устойчивости системы. Оно не зависит от исходного разнообразия признаков в выборке первоначальных колонистов, ведь видовая норма реакции черного дрозда по всем “измерениям” экологической ниши гораздо шире, чем у белобровика, дерябы или рябинника (ср. Преображенская, 1998). Рост разнообразия приспособлений, расширение “экологической валентности” вида в процессе урбанизации компенсирует больший уровень риска, присущий городской из-за эффектов “экологической ловушки”.

Он позволяет всей популяции экспоненциально расти при снижении среднеожидаемой вероятности успеха каждой отдельно взятой попытки размножения особи. Совершенно то же самое, между прочим, происходит в человеческих популяциях: урбанизация территории и демографические изменения в урбанизированных популяциях превращают города в центры аутбридинга, несравнимые ни с чем существовавшим ранее. Сперва они ведут к росту населения в геометрической прогрессии и затем к демографическому переходу и стабилизации (Кавтарадзе, Фридман, 2002; Алтухов, 2003).

Соответственно, среднеустойчивый уровень численности, долговременная жизнеспособность городских популяций<sup>1</sup> обратно пропорциональны успеху размножения особей в каждый отдельный сезон, для “внегородских” популяций типична прямая

<sup>1</sup> Ее можно обозначить как сохраняемость вида в составе городской фауны – вероятность невымирания в городских местообитаниях на определенный период времени вперед.





зависимость. Например, в Воронеже разоряемость гнезд сороки в лесопарковой зоне гораздо выше, чем в жилой и промышленной (здесь из 33 гнезд с известной судьбой уцелело 8, во втором случае – 13 из 22). Средний размер кладки сорок не различается во всех 3 районах города, но наибольшая плотность гнездования именно в лесопарковой зоне. Здесь местообитания вида ближе к “внегородским” аналогам: в процессе территориального роста города численность сороки в этой зоне растет, в жилой и промышленной – снижается, несмотря на относительное уменьшение площади первой зоны (Смирнов, 2001).

Следовательно, ответ на вопрос о возможности урбанизации конкретного вида, потенциальной скорости протекания процесса в конкретном городе заключается в том, удастся ли обеспечить устойчивость популяции в колонизируемом урболандшафте. Еще точнее, перспективы урбанизации “диких” видов определяются соотношением скоростей двух противоположных процессов. Во-первых, “движением” популяционной системы вида к состоянию наибольшей устойчивости, во-вторых, эволюцией самих урбанизированных ареалов. Скорость и радикальность изменений мозаики местообитаний и планировочной структуры города определяют уровень среднего стресса и, следовательно, высоту “энергетического барьера”, который популяция “берет” увеличением устойчивости системы. Отсюда устойчивость популяционной структуры в процессе урбанизации должна расти быстрее, чем в процессе развития города растет уровень среднего стресса. Успешная колонизация урболандшафта, достигается лишь при длительном (5...10...15 лет) превышении уровня устойчивости системы над уровнем стрессирующих воздействий среды обитания (рис. 1, см. также Фридман и др., 2005).

Другие доказательства зависимости приспособительных возможностей особей-элементов системы от устойчивости всей популяции, дает анализ изменений часто-

ты уклонений “городских” птиц от обычных сроков размножения, успеха/неуспеха размножения “уклонившихся” пар на стадии роста численности городской популяции и в фазе спада. То же можно сказать и о других “уклонениях”, которыми городские популяции перенасыщены.

Например, важный фактор повышения эффективности кормодобывания в городах – способность “городских” птиц использовать искусственное освещение, чтобы успешно кормиться в сумерках и даже ночью. Во всех городских популяциях черного дрозда отмечено регулярное пение и кормление птиц в темноте, неизвестное в естественных местообитаниях. Городские сизари также активны ночью практически везде. В урбанизированной популяции полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Варшаве развивается дневная активность, зверьки свободно появляются на открытых местах в светлое время суток, чего избегают во “внегородских” популяциях (Luniak, 2004).

Столь же существенна способность большей части городских особей размножаться далеко за пределами обычных сроков репродукции. Это важный фактор устойчивости воспроизводства всей популяции, даже если учесть “в норме” более раннее начало размножения и большую растянутость репродукции в условиях города.

Например, у кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*) наблюдается до 2% зимних гнездований, переход городских черных дроздов к регулярному пению зимой обеспечивает экстремально раннее начало гнездования, повышает репродуктивный выход в популяции. В городах черный дрозд делает 2–3 кладки в сезон, в лесных массивах вне города – 1–2 (Luniak, 2004).

В период устойчивости и быстрого роста группировки сизых голубей г. Перми в 1977–1980 гг., ориентированной на кормление ячменем с близлежащего пивзавода, брачное поведение птиц проявлялось с конца декабря, первые кладки отмечены с конца января. Размножение продолжалось до конца сентября. Всего в период с января по





май репродуктивный выход группировки составил 1,2–4,1 кладки/пару, в зависимости от плотности колонии (Ангальт, 1989).

Приспособительный характер таких индивидуальных отклонений очевиден. Когда часть популяции следует “абerrантным” стратегиям, это значительно увеличивает репродуктивный выход, особенно в самых плотных группировках, где поведение соседей – основной источник “помех” размножению резидентов. Тем более, что плотные группировки с максимальной концентрацией “помех” расположены в лучших кормовых условиях и наиболее существенны для воспроизводства всей популяции.

По данным А.С. Ксенца (1990), в самых плотных поселениях сизого голубя в Томске размножается лишь 10–15 % птиц. Успех размножения низок: только 8–14 % молодых доживают до 25–30-дневного возраста (в процентах к числу отложенных яиц). Дело в том, что в плотных колониях увеличивается частота помех размножению со стороны третьих особей. И именно в плотных колониях отмечен наибольший процент пар, размножающихся зимой, как это описано для г. Перми.

Очевидно, интенсивность “помех” экологической среды (средовых стрессоров) максимальна в условиях низкой ресурсообеспеченности (разреженные поселения). В самых плотных/многочисленных группировках, существующих в оптимальных кормовых и гнездовых условиях, “помехи” размножению связаны с социальными стрессорами. В обоих случаях очевидна адаптивность всяких “уклонений” в сроках размножения, в выборе мест гнездования, и типа расположения гнезда, позволяющих избежать воздействия “помех”, – конечно, при адекватном выборе способа “уклонения”.

Но, как это ни парадоксально и “невыгодно” для популяции, частота “уклонений” всегда *падает в периоды депрессии* численности, хотя, казалось бы, именно тогда популяция должна мобилизовать все возможности увеличения репродуктивного выхо-

да, так что учащение “уклонений” адаптивно именно в период спада. Но на деле происходит прямо обратное! Сокращается и выраженность каждого отдельного отклонения “городских” особей от видовых поведенческих стереотипов, падают частота и разнообразие отклонений в городской популяции.

Последнее падает почти на порядок и возрастает вновь только после того, как численность вида в силу внутренних причин стабилизируется или начинает расти (т. е. независимо от возможного приспособительного значения “уклонений”). Увеличение частоты отклонений поведения особей от видовых стереотипов повторно фиксируется лишь на этапе роста.

Например, в период антиалкогольной кампании пивоваренный завод в Перми был перепрофилирован, лишив окрестные группировки сизарей обильного источника корма. В 1985–1988 гг. брачное поведение птиц в тех же самых колониях появляется не раньше конца февраля, а первые кладки – не раньше начала марта. Сезон размножения в сокращающейся популяции длится лишь до конца июля, а репродуктивный выход падает до 0,9 кладки/пару.

Обратите внимание, прежний источник корма не уменьшился и не исчез, он лишь существенно изменился (окрестные кварталы вместо зернохранилищ), стал более рассеянным и менее устойчивым. В этой ситуации виду было бы полезно сохранить прежнюю частоту случаев “аномального” размножения и даже повысить ее, чтобы поддержать прежний уровень репродуктивного выхода – тем более, что кормовая база вполне позволяет.

Накопление отклонений в городской популяции ведет также к расширению ниш и увеличению перекрывания их у близких видов. Но большее перекрывание ниш в городских популяциях близких видов ведет лишь к *конвергенции ниш*, но не к обострению конкуренции между ними. Эта конвергенция обнаружена у “городских” видов мышевидных грызунов, устойчивых в ус-



ловиях города даже в случае столь “мягкого” и постепенного воздействия города, как рекреационная нагрузка на городские леса и парки.

На участках леса, не подверженных рекреации, экологические ниши (и характерные местообитания) близких видов в значительной степени разделены. Например, малые лесные мыши (*Apodemus uralensis*) приурочены к “неморальным” сообществам, рыжие полевки (*Cletrionomys glareolus*) – к “сухим” и “болотистым” растительным сообществам, имеющим “таежный облик”.

На участках рекреационного использования индивидуальные участки лесных мышей полностью (100 %) пересекались с участками рыжих полевок. Под воздействием рекреации также пропадает избирательность биотопических предпочтений разных видов: все устойчивые виды становятся *эвритопными и биотопически пластичными*. Например, у лесной мыши не обнаружено предпочтения каких-либо участков растительных ассоциаций и иных неоднородностей мозаичной среды (почвенного, эдафического характера), явно избегались лишь участки ксерофильного сосняка.

В годы депрессии численности виды-доминанты в естественных мозаичных биотопах – лесная мышь и рыжая полевка – оптимально делят территорию, предпочитая разные микроусловия и разные типы растительности. На участках, нарушенных рекреацией, микробиотопические ниши обоих видов начинают полностью перекрываться при исчезновении сколько-нибудь видоспецифических предпочтений микростаций того и другого вида (Жигарев, Шаталова, 1985).

Сильная конвергенция местообитаний устойчивых видов также связана с концентрацией зверьков в общих “островках безопасности”, на участках с наибольшей доступностью пищевых ресурсов (семян и зеленой массы). Это увеличивает степень перекрывания ниш разных видов. При умеренной рекреационной нагрузке исходно

экологически разные виды оказываются в одних и тех же частично трансформированных местообитаниях с наилучшими кормовыми и защитными свойствами. Под воздействием рекреации у разных видов достоверно увеличивается перекрывание не только самих экологических ниш, но и их оптимумов, вплоть до статистической идентичности последних (Жигарев, 1993).

Например, для малых лесных мышей “сухие” и “болотистые” сообщества с “таежным” обликом – в первую очередь “станции расселения”, неблагоприятные для постоянного обитания. Но под воздействием умеренной рекреации именно в этих сообществах позиции вида увеличиваются в первую очередь, особенно сильно в сосняках-черничниках. Локальная плотность вида здесь максимальна (до 60 ос./га), средняя осенняя плотность в 3–20 раз превышает значения для участков леса, не подверженных рекреации, а интенсивность размножения наиболее высока. Сходным образом под воздействием рекреации для рыжей полевки возрастает значение сосняка черничного. Тамошняя плотность населения – 101,8 ос./га – в “природных” местообитаниях фиксируется лишь в широколиственных или в островных лесах (Жигарев, 2002).

Наконец, по мере нарушения растительности рекреационным воздействием происходит рост эвритопности у фоновых видов грызунов, ослабление степени дифференциации видов в отношении предпочитаемых парцелл растительности, уменьшение избирательности предпочтения каждым видом “своей” серии растительных сообществ (Жигарев, 2002). Процесс конвергенции ниш получает тем большее распространение, чем больше рост рекреационной нагрузки вызывает олуговение травостоя, а затем и замену лесных и луговых видов сорной и рудеральной растительностью. Тем более, что сорная растительность, в отличие от лесного и лугового разнотравья, не зависит от градиентов гидротермического режима почвы, протягивающихся



от положительных элементов рельефа к отрицательным (Коломыц и др., 2000).

Но увеличение эвритопности, расширение “городской” ниши происходит лишь у тех видов, популяции которых *остаются устойчивы* при данной интенсивности воздействия. У неустойчивых видов (темная полевка (*Microtus agrestis*)) происходит обратный процесс – сокращение ниши с вытеснением популяций в наименее нарушенные, но пессимальные и нехарактерные местообитания. В ненарушенных местообитаниях темная полевка связана с влажными фитоассоциациями. В рекреационных лесах вид сохраняет стенотопность и не расширяет ниши, но занимает сухие участки нарушенного сосняка-беломошника и мезофильные – ольшанника звездчаткового, противоположные по градиенту влажности (Жигарев, 2002).

Темная полевка также первой выпадает из фауны грызунов рекреационных лесов, причем вероятность вымирания вида на определенной территории резко возрастает после сдвига реализованной ниши в нетипичные местообитания. Важно подчеркнуть, что сдвиг ниши, увеличивающий уязвимость вида к рекреационным воздействиям, вызван именно неустойчивостью популяционной системы к средовому стрессу в условиях постепенного накопления нарушений растительного покрова и дополнительного фактора беспокойства, связанного с нарушением.

Пересечение тропинок связано с преодолением мощного воздействия фактора беспокойства (открытое поле), с риском нападения хищника при переходе пространства, свободного от растительности. По мере развития дорожно-тропиночной сети в рекреационных лесах неустойчивые виды грызунов все больше блокируются внутри относительно ненарушенных “островов” растительности, что парализует нормальное кормление зверьков. Эта неустойчивость в условиях повышенного риска – непосредственная причина вытеснения видов вроде темной полевки, а не конкуренция и

не рекреационное воздействие как таковое (Жигарев, 2002).

Следовательно, неблагоприятный сдвиг ниш стенотопных уязвимых видов или расширение ниш эвритопных устойчивых не связаны с конкурентными отношениями. Во всяком случае, под воздействием рекреации первое происходит существенно раньше, чем второе. Конкуренция же требует продолжительного взаимодействия популяций.

К тому же умеренное нарушение растительности под воздействием рекреации создает безусловный избыток зеленого и семенного корма для грызунов (как по качеству, так и по биомассе). Следовательно, расширение топических ниш у одних и сужение у других видов обусловлено разным уровнем устойчивости соответствующих популяционных систем к разнообразным стрессорам, связанным и с нарушением растительности, и с увеличением стохастической, непредсказуемой мозаичности среды, так и с процессом инсуляризации массива изнутри.

Следовательно, приспособительные возможности отдельных особей в городской популяции (выраженные “нетипичными” способами гнездования, сбора корма, защиты от хищников и пр.) есть функция устойчивости-неустойчивости популяционной системы вида в соответствующем городском ареале. При устойчивости видовой популяции приспособительные возможности растут, увеличивается частота и разнообразие “уклонений” городских птиц от обычного видоспецифического поведения (что ошибочно трактуется натуралистами как “адаптация к условиям города”).

При потере устойчивости и падении численности популяции приспособительные возможности особей сокращаются до жесткого следования видовым стереотипам. Это ведет к еще большей неустойчивости популяции в урбосреде. Например, в рекреационных лесах в паре малая лесная мышь – рыжая полевка именно первый вид сильнее меняет пространственное распре-



деление при меньшей степени расширении ниши. Он же имеет гораздо большую колеблемость численности (Жигарев, 1997).

Если этот направленный сдвиг биотопических предпочтений был бы вызван “проигрышем” одного из видов в конкуренции, он сопровождался бы увеличением смертности (и других показателей увеличения скорости убыли популяции при сокращении темпов воспроизводства). Но в городской популяции интенсифицируются оба процесса: увеличивается гибель самих особей, их гнезд и птенцов в разных “экологических ловушках” и интенсифицируется размножение в оптимальных местообитаниях. Подобная “двойственность” отмечена не только у млекопитающих, но и у птиц (Куранов и др., 1991; Москвитин, Гашков, 2000; Куранов, 2005).

Об отсутствии конкуренции между близкими видами птиц в городских и “пригородных” местообитаниях говорит увеличение перекрывания экологических ниш близких видов птиц (до полной экологической тождественности) именно при ухудшении кормовых и погодных условий.

Так, в осенне-зимний период всякое снижение доступности корма в городских и рекреационных лесах увеличивает перекрывание топических и временных “ниш” у видов-членов синичьих стай (разные виды синиц, пищухи (*Certhia familiaris*), поползни (*Sitta europaea*) и пр.). “Ниши” очерчены на основании вероятности совместных встреч разных видов в определенных микростациях, регулярно посещаемых стай при обследовании собственной территории (Bernier, Grubb, 1985; Иноземцев, 1987). Расширение видовой ниши с большим перекрыванием ниш разных видов-членов синичьих стай в ответ на неожиданное снижение доступности корма и устойчивое ухудшение условий его добывания постоянно наблюдается:

а) в межгодовых сравнениях;

б) при сравнении участков обитания разных стай, различающихся по данному показателю;

в) при сравнении разных периодов существования одной и той же стаи осенью и зимой (более и менее благоприятных), см. Rolando, Robotti, 1985.

Следовательно, эта зависимость устойчиво воспроизводится в широком диапазоне внешних условий и может считаться закономерностью организации многовидовых сообществ в городе. Упрощение ярусно-оконной структуры растительности в процессе урбанизации (которую обследует многовидовая стая в поисках корма) ее усиливает и делает более выраженной (Rolando, Robotti, 1985, ср. Боголюбов, Преображенская, 1987; Иноземцев, 1987).

Действительно, деление городских синичьих стай на три альтернативные стратегии становится гораздо менее выраженным при *общем падении численности*, вызванном интенсивным строительством современных зданий в центре города, распадом крупных колоний, появлением вместо них нестабильных мелких колоний (г. Пермь, Ангальт, 1988). Выраженность альтернативных стратегий в поведении индивидов в годы спада настолько уменьшилась, что стало затруднительным само определение стратегий особей по данным о регулярностях их поведения.

Последнее доказывает, что выделение альтернативных стратегий и связанные с ним перестройки пространственно-экологической структуры городских поселений вида – следствие изменений на уровне популяции как системного целого, но не приспособления и отбора на уровне особей. Иными словами, в процессе освоения городской среды индукция приспособительных изменений на уровне особей (и иных уклонений от адаптивной нормы вида) происходит только в устойчивых и жизнеспособных популяциях, особенно экспоненциально растущих. А для этого популяционная система должна перестроиться в сторону вышеописанных вариантов хорологической и социодемографической организации.

“Городской воздух делает свободным” – этот принцип, видимо, применим и к ур-



банизации “диких” видов высших позвоночных. Имеется в виду свобода от ценологических ограничений, возникающих при любой сколько-нибудь плотной “упаковке” экологических ниш видов в сообществе.

Жизнеспособность городских популяций связана лишь с устойчивостью воспроизводства системы в мозаике городских местообитаний, здесь значительное перекрытие ниш не ведет к обострению конкурентных отношений с близкими видами (см. Жигарев, 1997, 2002). Но в “естественных” местообитаниях и при росте численности вида расширение его ниши по любому измерению (спектр микростадий, набор кормов, репертуар кормовых методов и пр.) ограничено нишами других видов гильдии. Здесь рост перекрытия ниш обостряет конкурентные отношения, снижающие жизнеспособность обоих взаимодействующих популяций (Преображенская, 1998; Hanski, 1999).

Это заставляет предположить, что успешное закрепление “диких” видов в городе, в измененных городом пригородных местообитаниях и обратный процесс вытеснения видов при территориальном росте городов связаны именно и только с эндогенными событиями в популяционной системе вида – ростом и падением устойчивости соответственно.

Разные виды в процессе урбанизации (вытеснения) увеличивают устойчивость популяционной системы (или теряют ее) независимо от аналогичных процессов в популяциях других видов, вне связи с интенсивностью межвидовой конкуренции за ресурс. Поэтому авифауна города и отдельных “островов” природных территорий в городе – просто сумма статистических процессов обретения/потери устойчивости, независимо совершающихся в городских популяциях разных видов, а не системное единство с определенной дифференциацией ценологического пространства и определенным способом упаковки ниш близких видов, каковы орнитокомплексы ненарушенных природных ландшафтов.

Следовательно, расширение ниш видов, выигрывающих при умеренной рекреации, или вытеснение уязвимых видов, вызвано устойчивостью популяционных систем первых и неустойчивостью у вторых. То и другое независимым образом проявляется в условиях каждого “испытания”, каким становится накопление рекреационно-обусловленных нарушений для определенной территории. Рост устойчивости популяционной системы открывает виду доступ к лучшим кормовым и защитным ресурсам растительности, трансформированной умеренной рекреацией. Неустойчивость же закрывает доступ даже к прежним ресурсам из-за действия стрессоров, вызванных тем же воздействием.

Аналогичное “разделение” близких видов под воздействием специфически-городских воздействий на устойчивые (урбанизирующиеся), с одной стороны, и вытесняемые, с другой, также зафиксировано у птиц (см. табл.). Все воздействия, неотъемлемо присущие урбандошафту (фрагментация, изоляция, трансформация, локальное уничтожение местообитаний, рекреация и пр.) производят “естественный эксперимент” по “оценке устойчивости” популяционных систем, по результатам которого виды-потенциальные урбанисты отделяются от видов, неустойчивых в условиях города. Сепарация повторяется снова и снова на следующих этапах роста урбанизированного “ядра”.

Ближние виды в этом “эксперименте” экологически относятся к одной гильдии и отличаются только тем, что один “выдерживает”, а другой “проигрывает” следующее “испытание” (см. табл.). Наблюдая за его результатами, можно выделить некие универсальные черты популяционной организации, обеспечивающие устойчивость системы в урбандошафте, сравнивая популяционную структуру “выигравших” и “проигравших” видов (табл. 3, сообщение 1).

Следовательно, вышеописанные “расширения” городской экологической ниши суть функция устойчивости и жизнеспособ-



Противоположное реагирование близких видов на локальное уничтожение гнездовых местообитаний (на примере авифауны г. Москвы)

Opposite reaction of closely related species on the local destroy their habitats in urban landscape (avifauna Moscow city for example)

Вид, остающийся на гнездовании в городе, находящий замену утраченным местообитаниям Species remaining in city (finding the equivalent habitats instead of destroyed)	Вид, прекращающий гнездование в городе даже при наличии замены утраченным местообитаниям Species discontinuing the breeding in city even if it is possible to substitute the destroyed habitats
<i>Aythya fuligula</i>	<i>Aythya ferina</i>
<i>Podiceps cristatus</i>	<i>P. nigricollis</i>
<i>Sterna hirundo, Larus canus</i>	<i>L. ridibundus</i>
<i>Gallinula chloropus</i>	<i>Fulica atra</i>
<i>Turdus pilaris</i>	<i>T. iliacus</i>
<i>T. merula</i>	<i>T. philomelos</i>
<i>Anas platyrhynchos</i>	<i>A. querquedula, A. clypeata</i>
<i>Charadrius dubius</i>	<i>Vanellus vanellus</i>
<i>Luscinia svecica</i>	<i>Acanthis cannabina</i>
<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>F. parva</i>
<i>Motacilla citreola</i>	<i>M. flava</i>
<i>Dendrocopos minor</i>	<i>D. leucotos</i>
<i>Oenanthe oenanthe</i>	<i>Saxicola rubetra</i>
<i>Locustella fluviatilis</i>	<i>L. naevia</i>
<i>Eriothacus rubecula</i>	<i>Troglodytes troglodytes</i>
<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>S. borin</i>

**Примечание.** Использованы данные таблицы 2 сообщения 1. Таблица, безусловно, далека от завершения, а отдельные примеры требуют уточнения. Но не вызывает сомнения сам факт существования в городской авифауне “пар” экологически близких видов, противоположно реагирующих на антропогенную динамику местообитаний.

ности популяционной системы, а не следствие более эффективного приспособления особей к городской среде. Синхронное сравнение птиц из городских популяций серой вороны, кряквы и ряда других видов с особями во внегородских популяциях или диахронное – с данными о биологии того же вида 100–150 лет назад, до начала урбанизационных процессов, показали неизменность видовой нормы реакции, присутствие у “внегородских” особей тех же “уклонений” экологии, поведения, морфологии (абerrации), которые объявляются адаптацией к городской среде (см. Корбут, 2000).

Следовательно, в процессе урбанизации вида изменения популяционных систем в сторону большей устойчивости *всегда предшествуют* приспособительным изменениям на уровне особей, создают для них

большие или меньшие возможности. Так что спектр “уклонений” городских особей от видовой нормы есть функция направления изменений системы – в сторону еще большей урбанизации или от нее.

Подытоживая, урбанизацию “диких” видов можно определить как увеличение устойчивости на уровне популяционных систем, реализация которого открывает доступ к дополнительным ресурсам корма, убежищ и безопасности, возникшим благодаря тем же самым специфически-городским условиям и воздействиям.

Например, для внегородских популяций скворца (*Sturnus vulgaris*) характерна повышенная гибель яиц и птенцов во время резких похолоданий. В городе этот фактор смертности незначим из-за образования “острова тепла”. Лучшая обеспеченность кормом определяет более раннее начало





яйцекладки в популяции мухоловки-пеструшки г. Томска (Куранов и др., 1991).

Благодаря лучшей ресурсообеспеченности в городских популяциях средний балл жирности и масса тела птиц и растут в течение осенне-зимнего периода и достигают максимума в конце зимы (данные по серой вороне, Константинов и др., 1988). В неустойчивых городских популяциях масса тела птиц на протяжении зимы не только не растет, но падает также, как в “негородских” (кряквы г. Минска). Из-за дефицита массы, возникающего в период зимовки, минские кряквы даже приступают к размножению на одну-две недели позже, чем в области (Козулин, 1991).

Связав урбанизацию вида с устойчивостью популяционных систем, складывающихся при освоении урбандошадфта, мы получим возможность прогноза перспектив урбанизации отдельных видов в конкретных городах. Он позволит в каждом отдельном случае отделить виды-перспективные урбанисты от таксономически близких и экологически идентичных видов, но неустойчивых на территории того же города.

Прогноз долговременных перспектив сохраняемости “диких” видов в урбосреде наиболее важен в ситуации, когда вероятность невымирания вида в городе нельзя определить просто по наличию местообитаний или подходящих ниш. При равном наличии подходящих местообитаний популяция одного вида будет устойчива на “архипелаге” фрагментированных местообитаний, а другого – нет.

### **Урбанизированные популяции птиц и млекопитающих: симптомы устойчивости и признаки ее потери**

Таким образом, устойчивость городских популяций связана положительной обратной связью с урбанизацией вида. Первое подстегивает второе и наоборот: быстрая и успешная урбанизация подтверждает устойчивость популяционной системы вида, складывающейся из отдельных поселений

на территории города. С другой стороны, устойчивость городской популяции сама по себе расширяет набор экологических ниш, доступных данному виду в данном городе, увеличивает разнообразие местообитаний и тем самым продвигает вид “еще на шаг” до завершения урбанизации.

Быстрота и направленность урбанизации “диких” видов под действием этих контуров положительной обратной связи заметнее всего, когда близкие виды, использующие один общий набор экологических ниш, зачастую гнездящиеся бок о бок, получают разную судьбу в следующие моменты урбанизации. Одни сокращают численность и вытесняются из города, другие сохраняются и растут численно под воздействием одних и тех же событий, связанных с трансформацией одних участков городской территории и восстановительными сукцессиями на других, измененных ранее (см. табл.).

Популяционная система видов-“успешных урбанистов” вынуждена сохранять прежнюю устойчивость воспроизводства при постоянном росте разнообразия “уклонений” особей от видовых стереотипов, и расширения спектра городских местообитаний. В свою очередь, это меняет систему в сторону еще большего приближения к состоянию максимальной устойчивости, описанному в сообщении 1. Оно достигается, по-видимому, только у сформированных специализированных городских популяций, обретающих полную демографическую обособленность от “родительской” популяции региона.

Но немедленная и быстрая урбанизация в ответ на “давление” городских ареалов (траектория 1 на рис. 1) свойственна только меньшинству видов региональной фауны (от 1/3 до 1/2, см. Авилова, Ерёмкин, 2003; Фридман и др., 2005). У большинства оставшихся видов освоение города останавливается, не дойдя до конца. Они хоть и гнезятся на “островах” природных территорий, иногда и в застройке, но их популяции неустойчивы, не пытаются заселить



подходящие местообитания поблизости, и почти не восстанавливаются при локальных изменениях местообитаний. С высокой вероятностью они будут вытеснены из города в следующий период его развития, если не принять специальных мер по созданию экологической инфраструктуры города (экологический каркас, направленный на увеличение жизнеспособности популяций именно этих видов, см. Кавтарадзе и др., 2000; Ерёмкин, Очагов, 2001; Ерёмкин, 2004 и анализ фауны г. Москвы в табл. 2 сообщения 1).

Поэтому необходимо указать основные симптомы устойчивости/неустойчивости видовых популяций в урбанизированных ареалах. Выделение их важнее всего для самого интересного случая *противоположной судьбы* городских популяций близких видов. В силу конвергенции ниш близкие виды в городе различаются именно и только *степенью устойчивости* популяционных систем. Таблица представляет подобные пары видов в авифауне г. Москвы. Сравнение пар видов во всех случаях обнаружило противоположное реагирование разных членов пары на уничтожение или изменение общих для них местообитаний.

Один вид, обладающий большим “динамизмом”, после этих событий остается в районе утраченных мест гнездования, отыскивает (и быстро находит) альтернативные гнездовые станции поблизости от уничтоженных (часто нетипичные). И в конце концов, вид восстанавливает прежний уровень численности. У таких “лабильных” видов после уничтожения основных местообитаний отдельные особи остаются в урбандо-ландшафте в статусе неразмножающегося “резерва” популяции, пока не найдут подходящих местообитаний и не возобновят гнездование.

Например, в середине XX в. из городских лесов Москвы были вытеснены или снизили численность многие виды, связанные с хвойным лесом – клест-еловик (*Loxia curvirostra*), московка (*Parus ater*), гренадерка (*P. cristatus*), чиж (*Spinus spinus*),

теньковка (*Phylloscopus collybita*) и др. “Возвращение” ряда видов этой категории на территорию парка ТСХА было вызвано заменой ели насаждениями лиственницы (Авилова, Ерёмкин, 2003). Их смогли успешно использовать именно те виды “хвойного комплекса”, популяционная организация которых по лабильности и “динамизму” ближе всего к “городским” вариантам (см. табл. 3 сообщения 1): чиж, но не клест-еловик, пухляк (*Parus montanus*), но не гренадерка.

Другой вид из пары после уничтожения тех же местообитаний остается “консервативным”. Его особи исчезают из города, не делая даже попыток гнездиться в ближайших аналогичных местах. Примеры: хохлатая (*Aythya fuligula*) и красноголовая (*A. ferina*) чернети, чомга (*Podiceps cristatus*) и черношейная поганка (*P. nigricollis*), речная крачка и озерная чайка после уничтожения Люблинских полей фильтрации в Москве (табл.).

Сама эволюция урбанизированных ареалов проводит естественный эксперимент, отделяющий на территории города жизнеспособные видовые популяции от нежизнеспособных и неустойчивых. Это своего рода “встряхивание” популяционных систем в лототроне урбанистических нарушений: достаточно лабильные и открытые сохраняют устойчивость воспроизводства, излишне консервативные – нет.

Данные по динамике авифауны г. Москвы дают достаточную выборку “историй взаимоотношения” разных видов с урбандо-ландшафтом, как устойчивых видовых популяций, быстро урбанизирующихся, и пример неустойчивости на популяционном уровне, ведущий к вымиранию (Ерёмкин, Очагов, 2001; Фридман и др., 2005, табл.).

Аналогичный “эксперимент” происходит в случае, когда в город с уже существующей многочисленной популяцией одного вида, проникает другой, близкий экологически и таксономически, урбанизация которого протекает быстрее и заходит гораздо дальше. В этом случае обычно вытесне-



ние первого вида из города, если второй в процессе урбанизации достиг большей устойчивости популяционной системы в том же самом урболандшафте при существенно меньшей численности второго вида в момент начала сокращения первого.

Например, в курортном г. Трускавце (Львовская область) быстрее урбанизирующийся рябинник за 20 лет вытеснил черного дрозда из городских кварталов в лесопарки на периферии города. В XVIII в. в Соловецком монастыре существовала синантропная популяция вяхиря (*Columba palumbus*), прекратившая существование после проникновения сизаря (Фомин, 1797, цит. по Константинов, Асоскова, 1988).

Совершенно аналогично быстро расселяющийся сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*) первые 30–35 лет после заселения нового города (до формирования устойчивой местной популяции) сосуществует с большим пестрым в городских парках, лесополосах и перелесках, а затем вытесняет его из всех таких биотопов на территории городов. Он даже проникает в рекреационные леса пригородов, так же как в островные и байрачные леса (см. Бутьев, Фридман, 2005). Подчеркнем, что во всех случаях подобного вытеснения сам процесс расселения одного и исчезновения другого вида шел при явном избытке местообитаний, корма и других ресурсов, подходящих обоим.

Тогда самая вероятная причина исчезновения одних видов при проникновении других в тот же город – рост неустойчивости городской популяции, вызванный успешной урбанизацией и ростом численности второго вида. Особи второго вида разворачивают свою активность в тех же местообитаниях и районах города, что и особи первого, и тем самым выступают *дополнительным агентом неустойчивости* его популяционной системы.

Потребляя определенную часть ресурсов и используя некоторую долю укрытий случайным образом по отношению к режиму использования той же территории пер-

вым видом, но в среднем в тех же самых местах, особи второго вида дополнительно увеличивают нестабильность и изменчивость среды обитания для первого. Так как это происходит в однотипных местообитаниях и в одних и тех же местах, особи второго вида усиливают “давление” среднего стресса на популяцию первого вида, а экологическая близость обоих ведет к тому, что дополнительный рост нестабильности и изменчивости среды обитания избирательно падает на популяционные группировки первого вида.

Тогда “вытеснение” одного вида при урбанизации другого близкого ему связано с разной устойчивостью популяционных систем обоих, а не с конкуренцией того и другого вида. Сопряженный процесс “*вытеснения-урбанизации*” близких видов в одном городе разворачивается по механизму, однотипному с механизмом противоположной реакции аналогичных пар видов на местные трансформации местообитаний внутри городской территории (табл.).

Действительно, численность второго вида начинала расти только после исчезновения первого, а не в самом процессе сокращения его популяции, то есть не вследствие конкурентного вытеснения, а именно вследствие неустойчивости популяционной системы как таковой.

Анализ пар устойчивых/неустойчивых видовых популяций в таблице позволяет определить симптомы устойчивости/неустойчивости популяционных систем в урболандшафте и, соответственно, ранжировать близкие виды по потенциальной способности к урбанизации.

Во-первых, устойчивые популяции *способны к экспоненциальному росту в ограниченном пространстве* “архипелага” городских биотопов. “Уплотнение” группировок при росте численности вида отнюдь не тормозит дальнейшего роста, но скорее стимулирует его и толкает вид к освоению новых местообитаний на более урбанизированных территориях. Численность неустойчивых популяций ограничена сверху сово-



купной площадью “островов” и, достигнув предела, практически не растет, но лишь восстанавливается после периодических падений, вызванных неблагоприятными изменениями местообитаний на самом “острове” и вокруг него.

“Устойчивые” виды (левый столбец таблицы) растут численно за счет заселения новых местообитаний и новых районов города. Они легко восстанавливают численность после уничтожения части “островов”, изменения конфигурации “архипелага” и пр. Например, в первые 10 лет от начала гнездования сороки в Варшаве популяция выросла до 50–200 пар, в следующие 10 лет – до 800–1200 пар, а в следующую декаду вид стал одним из субдоминантов в авифауне города (Luniak et al., 1997).

Анализ урбанизации видов в таблицах 1–2 сообщения 1 показывает совершенно тождественную динамику. Это позволяет сформулировать общую закономерность роста численности специализированных городских популяций: в первые 10 лет от начала урбанизации численность растет на порядок, в следующие 10 лет – в 2–3 раза, в следующие – стабилизируется.

Например, численность дрозда-рябинника в Варшаве к 1975 г. составляла менее 10 пар, в следующие 10 лет выросла на порядок (80–100 пар), а к середине 1990-х гг. – втрое (250–300 пар). Анализ стационарных уровней численности, доступных урбанизированным популяциям разных видов птиц и млекопитающих в разных городах, показывает возможность достичь 10–50-кратного превышения плотности при сопоставимой площади местообитаний в городах и за их пределами, 2–6-кратного – при явном дефиците подходящих местообитаний в городах по сравнению с внегородским ландшафтом (Luniak, 2004).

Численность “неустойчивых” видов в городе не поднимается выше уровня, заданного экологической емкостью “островов”, она стабилизируется после заселения всего “архипелага”. Эти популяции не восстанавливаются после исчезновения части “ос-

тровов” или восстанавливаются очень медленно.

Например, на ограниченной площади южного кладбища г. Галле в период 1964–1978 г. зафиксирован экспоненциальный рост числа гнездящихся пар кольчатой горлицы, черного дрозда, зеленушки (*Chloris chloris*), то есть видов урбанизирующихся или завершивших урбанизацию (Gnielka, 1981). Именно урбанизация вида ликвидирует “пределы роста”, обусловленные “островным” характером местообитаний, малой площадью и значительной изоляцией “островов”.

В силу этого поселения “устойчивых” видов на отдельных “островах” способны к сильному уплотнению при минимуме негативных последствий в виде роста территориальных конфликтов, гнездового паразитизма, и т. п. проявлений социальной дезорганизации, своего рода “прогрессирующей сжимаемости” группировок. Реализующие ее поведенческие адаптации получили название “островной синдром” (*island syndrome*, Hurst, Gray, 1998). Его не стоит путать с “островным эффектом” как фактором, определяющим повышенную вероятность вымирания видов при фрагментации местообитаний в зависимости от размеров и изолированности возникающих “островов” (Симберлофф, 1988).

Напротив, неустойчивость городских популяций проявляется в наличии пространственных и биотопических “пределов роста”, в “несжимаемости” поселений и поэтому ограниченной численности вида на отдельных “островах” и на всем “архипелаге”. “Пассивные” урбанисты и виды с недостаточной степенью урбанизации, “натолкнувшись” на этот предел, не могут его преодолеть всей популяцией, при вполне успешном существовании отдельных особей.

На том же кладбище г. Галле постоянно низкий уровень численности имели (при всех колебаниях) канареечный вьюрок (*Serinus serinus*), скворец и полевой воробей (*Passer montanus*) – “традиционные



синантропы”, исходно связанные с агроландшафтом (Gnielka, 1981). Они появляются в городской черте в результате поглощения пригородных сел вместе с их природным окружением (рощи, перелески, луга, участки пашни) или остаются с предшествующей стадии городского развития, характеризующейся меньшей интенсивностью “городского метаболизма”. В отличие от первой группы “устойчивых” видов, они совсем не колонизируют ближайшие сколько-нибудь привлекательные участки, но пассивно держатся первоначальных “островов”.

Во-вторых, после уничтожения части местообитаний особи устойчивых популяций не уходят ни из соответствующего района, ни из города вообще, продолжают гнездиться в том же районе, в том числе используя необычные биотопы, “уклоняющиеся” способы гнездования. Близкие виды, но с неустойчивой популяцией в той же ситуации сразу исчезают из города.

Важно подчеркнуть, что все “устойчивые” виды таблицы при существовании в городе обладают большим “динамизмом” популяционной системы по сравнению с “неустойчивыми” близкими видами. Но это соотношение совсем не обязательно сохраняется в природных ландшафтах, то есть трансформация популяционной системы при успешной урбанизации придает виду *свой собственный “динамизм”*, не отмеченный в “естественных” местообитаниях (даже возникших как следы антропогенной фрагментации).

Следовательно, специфические изменения популяционной системы, обеспечивающие устойчивость в урбосреде, возникают *de novo* в ходе “отклика” региональной популяции вида на “давление” урбанизированного “ядра” на природные территории ближних пригородов, развивающегося с долговременно-постоянной скоростью в процессе региональной урбанизации. “Нужные” трансформации популяционной системы непосредственно не следуют из того “динамизма”, который зафиксирован

у вида во фрагментированных естественных местообитаниях. Поэтому возникновение специализированных городских популяций птиц и млекопитающих должно рассматриваться как не только экологический, *но и микроэволюционный процесс* становления нового типа популяционной организации, а не просто “еще одно” освоение новой среды обитания.

Если на некотором “архипелаге” городских местообитаний исследовать корреляцию плотности населения на разных “островах” с площадью “острова”, то устойчивость городской популяции максимальна при нулевой корреляции площади “острова” и плотности населения вида на нем. Урбанизированные популяции достигают высокой численности даже на незначительных “островах”.

Неустойчивость городской популяции выражается в сильной положительной корреляции, когда высокая численность вида достигается лишь на самых крупных “островах”. В этом случае “острова” меньшей площади недонаселены по сравнению с естественными массивами таких же биотопов вне города или же они не заселяются вовсе.

Обсуждаемое деление видов “островного ландшафта” на способных и неспособных к росту численности популяции при ограниченных местообитаниях впервые описано Д.А. Шитиковым (2000) при анализе авифауны “архипелага” сельхозугодий на Северо-Западе России.

Пятый признак устойчивости городских популяций – независимость популяционной структуры от средовых изменений (динамика температуры, загрязнение, погода, беспокойство, вызванное движением людей и техники). Хотя все факторы должны сильно влиять на численность и пространственное распределение особей вида, в устойчивых популяциях их эффект минимален или, точнее, релаксирован за счет постоянных перераспределений особей между группировками, направленной сортировки особей между городом и ближними пригородами.





Соответственно, основной симптом потери устойчивости – формирование зависимости популяционных характеристик от каких-то средовых воздействий и особенно укрепление этой связи в следующие годы. Он указывает на риск вытеснения из города внешне многочисленной и вполне процветающей популяции.

Например, в условиях постоянной подкормки зимовочные скопления крякв в г. Калинин имеют постоянную численность и устойчивое соотношение полов, независимо от изменений температуры воздуха, размера водоема, степени его загрязнения и т. п. параметров среды. Но зависимость появляется, как только подкормка иссякает или становится неустойчива во времени (Виноградов и др., 1988). Точно так же в период роста численности в 1980-е гг. зимующие кряквы внутригородской группировки (г. Москва) не проявляют строгой зависимости от погоды (от хода средних температур в ноябре – январе). Зависимость от погоды появляется в период падения численности в начале 1990-х гг. и частичного объединения с группировкой, зимующей на р. Москве. Последняя демонстрирует аналогичные тенденции (Авилова, 2001).

Другое проявление той же закономерности – качественный состав устойчивой популяции не зависит от текущих колебаний численности, но зависимость сразу же возникает в периоды неустойчивости или спада численности. В начале 1990-х гг. в крупных городах бывшего СССР зафиксировано резкое падение численности синантропных видов – сизаря, кряквы, домового (*Passer domesticus*) и полевого воробья (Ивлиев, 2001; Кудрявцева, 2001).

На фоне общего неблагополучия городских популяций всех этих видов растет относительная частота аномально окрашенных особей, не относимых к основным цветовым морфам (“кофейные”, “красные” и т. п. особи сизаря, выпадающие из дихотомии “сизых” и “черночечанных” особей). Тот же всплеск частоты редких фенотипов, отклоняющихся окраску особи от дикого типа

(преимущественно частичный альбинизм и хромизм), в начале 1990-х гг. зафиксирован в московских популяциях кряквы, серой вороны и домового воробья (Обухова, 2000).

### Экологические и эволюционные последствия урбанизации “диких” видов

Мы видим, что урбанизация “диких” видов сопровождается качественной трансформацией популяционной системы. К тому же, дойдя до конца, урбанизация ведет к “расщеплению” вида на “природные” и “городские” популяции. Вторые “выпадают” из системы географических популяций вида, полностью обособливаются демографически и начинают самостоятельное существование в урболандшафте.

Они могут расселяться из одного города в другой, минуя естественные местообитания. Урбанизация воронов (*Corvus corax*) в Прибалтике резко ускорилась в 1940–1960-е гг. после инвазии с запада “городской расы”, освоившей пригороды ряда крупных городов. Результатом стало самостоятельное освоение *местными птицами* мелких и средних городов вместо прежнего избегания антропогенного ландшафта, и общий рост численности популяции (Вилкс, 1971, цит. по Константинов и др., 1985).

Раз сформировавшись, городская популяция становится “затравкой” ступенчатого процесса урбанизации “сельских” и “природных” группировок вида в регионе. Этот процесс *индукции урбанизации* распространяется от крупных городов к средним и мелким, а не наоборот, как было бы, если местная популяция вида осваивает каждый город самостоятельно из окрестных “естественных” биотопов. Вслед за образованием городских популяций кряквы в Москве возникли постоянные зимовочные скопления в Твери, Коломне и других крупных городах Московской агломерации, затем – в крупнейших городах-спутниках Москвы, сливающихся с ней в одно





целое (Мытищи, Балашиха, Люберцы, Лыткарино, Химки).

Лишь потом возникли зимовки в мелких и средних городах Московской области (Одинцово, Троицк) и на водоемах-охладителях ГРЭС (Конаково, Кашира). Характерно, что благоприятные условия для зимовки в виде незамерзающих техногенных водоемов во всех указанных пунктах возникли примерно в один и тот же момент, однако их освоение видом происходило во вполне определенном направлении (Виноградов и др., 1988; Авилова, 1998).

Другой пример – урбанизация большеклювой вороны (*Corvus macrorhynchos*). Формирование городской популяции этого вида во Владивостоке началось лишь в 1980-е гг., когда вполне оформилась агломерация Владивосток – Уссурийск. Аналогичные популяции в городах на о. Хоккайдо возникли в начале 1970-х гг. и сейчас достигли численности в десятки тысяч птиц (Тарасов, 1993, цит. по Константинов, 2001). Очевидно, размер и степень развития крупнейших городских центров Южного Приморья вполне сопоставим с таковым на Японских островах (по крайней мере, в отношении городских экологических ниш для большеклювых ворон), разница именно в степени урбанизации региона в первом и во втором случаях.

Увеличение степени урбанизации региона до некоего предельного уровня за счет развития “урбанизированного ядра” агломерации и низовой урбанизации на периферии толкает виды к освоению урбанизированных аналогов “естественных” местообитаний, если “открытость” и “лабильность” популяционной структуры достаточно высоки для занятия самых нижних участков “городского градиента” (рис. 1). Дальнейшую направленность процесса урбанизации обеспечивают контуры положительных обратных связей рис. 2А, “движущие” систему по городскому градиенту вверх.

Поэтому в межрегиональном аспекте урбанизация “диких” видов впервые начинается в регионах с наибольшим развитием

сети городов (что видно по сформированности фигур Кристаллера) и отсюда распространяется в менее урбанизированные регионы. Такой процесс детально изучен у европейского черного дрозда (*T. m. merula*). В начале XIX в. вид заселил крупные города Западной Германии (1820 – Бамберг, 1830 – Аугсбург, около 1850 – Штутгарт и Франкфурт-на-Майне). Затем волна урбанизации распространялась на восток и в начале XX в. достигла востока тогдашней Германии: черный дрозд загнезвился в Познани, Данциге и городах Силезии. К середине XX в. она достигла линии Варшава – Калининград – Брно – София. К концу XX в. крупные и устойчивые популяции черного дрозда возникли в Осло, Хельсинки, Киеве и Полтаве.

В Подмоскowie первые признаки урбанизации “лесных” черных дроздов отмечены лишь с начала 1980-х гг., причем на фоне стабильно-невысокого уровня численности. В конце 1990-х гг. выросла численность вида в рекреационных лесах, и он стал заселять крупнейшие лесопарки Москвы. Резко увеличился процент выводков и отдельных особей, которые в “естественных” и в “городских” местообитаниях демонстрируют толерантность к человеку вместо прежней пугливости (Ерёмкин, Очагов, 1998).

В те же годы отмечена урбанизация азиатских подвидов: *T. m. aterrimus* успешно колонизировал города Турции (Стамбул, Анкара) и Закавказья (Тбилиси, Ереван), *T. m. intermedius* – Ташкент, Самарканд, Алматы и другие города Средней Азии.

Крупные города – центры регионов всегда заселялись раньше, чем средние и малые. В самом регионе урбанизация дроздов распространялась из крупнейших центров (“урбанизированного ядра”), где первой возникает городская популяция, в ближайшие к “ядру” города. Крупные города опять же заселяются раньше, чем средние и малые (Luniak et al., 1990).

Итак, начало урбанизации “диких” видов определяется достижением некоей предельной степени урбанизации региона (для



каждого вида своей), а не размером/развитостью тех городских центров, которые вид колонизирует в этом процессе. Это окончательно доказывает, что урбанизация “диких” видов происходит на уровне реагирования региональной популяции вида как целого на процесс региональной урбанизации как целое и не сводится к сумме приспособлений поселившихся в городе особей к конкретным воздействиям урбосреды.

Сама готовность птиц из ближних пригородов селиться на территории города, несмотря на “экологические ловушки” – результат приспособительных изменений всей популяционной системы в ответ на “давление” городского “ядра”. Ведь, по крайней мере, у видов с возвратной урбанизацией (табл. 2 сообщения 1) готовность колонизировать урбанизированные территории региона, направленное интенсивное поселение птиц в городе происходит до реализации всех преимуществ освоения городских экологических ниш.

Одна из интереснейших задача для натуралистов – описать те формы связи между индивидами, которые превращают сумму особей в популяцию – системное целое, обладающее своим поведением и своей целью развития (см. Розенберг и др., 1999). Изменение типа организации разнородных связей между элементами в системе в процессе “отщепления” дочерней городской популяции от региональной составляет суть процесса урбанизации вида.

Наш анализ касался того общего, что происходит у всех видов при трансформации популяционной системы из “внегородского” в “городской” вариант (*универсалии урбанизации*). Не менее интересны и плохо изучены детали соответствующих превращений популяционных систем у отдельных видов птиц: до сих пор процесс урбанизации изучается в основном как процесс фаунистических изменений или как изменения в биологии особей, не как изменение системы отношений между ними (см. Храбрый, 1994; Авилова, 1998; Ерёмкин, 2004; Luniak, 2004).

Следовательно, мы вправе считать урбанизацию “диких” видов типичным примером *элементарного эволюционного явления* по Н.В. Тимофееву-Ресовскому. Оно происходит на популяционном уровне, это “ответ” региональной популяции вида на “давление” урбанизированного “ядра”. Оно включает *необратимые качественные изменения* организации популяционных систем у видов, освоивших урболандшафт, хотя далеко не всегда – устойчивые отличия в экологии, морфологии и физиологии особей в такой трансформированной популяции. Наконец, она связана с *появлением нового* – специализированных городских популяций, получающих независимую экологическую историю, свою собственную эволюционную судьбу.

Другой вопрос – насколько соответствующая дивергенция ведет к событиям микроэволюционного характера, можно ли за обособлением “городских” популяций ожидать повышения их таксономического ранга до подвидов, мегаподвидов и даже отдельных видов? Обсуждение этой темы выходит за рамки статьи, можно только сказать, что, по-видимому, образование специализированных городских популяций птиц и млекопитающих дает редкий пример полного разобщения двух разных типов дивергенции, возможных на внутривидовом уровне (см. Майр, 1968).

С одной стороны, это дивергенция, связанная с разностью приспособлений местных популяций вида к различной среде обитания. С другой – дивергенция, ведущая к обособлению отдельных популяций, их “выпадению” из вида как системы популяций, занимающей определенный ареал (“вавилонский вид”), их превращению в самостоятельные таксоны подвидового ранга и выше (см. Майр, 1968). Судя по всему, территориальное и демографическое обособление городских популяций связано именно и только с первым, но не показывает сколько-нибудь существенных признаков перерастания во второе (см. Фридман и др., 2000).



Альтернативная организация “городских” и “внегородских” популяций вида отражает разную (полярную) структуру ландшафтов, к которой должны приспособиться та и другая системы при решении собственных (универсальных для популяции) задач. Это поддержание жизнеспособности популяции (= сохранение стационарной численности на уровне выше уровня минимальной жизнеспособности популяции, *МЖП*, см. Жизнеспособность популяций..., 1989; Hanski, 1999) и устойчивое воспроизводство характерного паттерна популяционной структуры, сохранение которого в череде поколений обеспечивает самоидентичность системы, создает возможность реализации репродуктивного потенциала особей – элементов этой системы.

Урболандшафт, так же как и освоившие его популяции определенных видов, является системой открытой, “проточной”, самоорганизующейся и растущей. В отличие от элементов природного ландшафта, элементы урболандшафта не образуют между собой плавных переходов, экотонных зон, но комбинируются как дискретные мозаики с четкими границами между разнородными элементами (“острова” природных территорий, блоки коммерческой, промышленной и жилой застройки разного типа, пустыри и бэдленды и т. п.). Комбинирование мозаик разнородных элементов ландшафта на всей территории “урбанизированного ядра” подчинено дальнему порядку, заданному городским градиентом (Sukopp, Reimer, 1990; Marzluff et al., 2001a).

Именно поэтому урбанизированный ландшафт агломерационного “ядра” не переходит плавно в сельскую местность, но “врастает” туда своими “форпостами” разного уровня и размера – от городов-спутников и поселков городского типа до микроурбанотерриторий в виде пристанционных поселков, автозаправок, придорожных кафе и т. п. Напротив, разнородные элементы природного ландшафта обычно не имеют четких границ, но связаны друг с дру-

гом плавной полосой перехода – экотонной зоной (Sukopp, Wittig, 1998).

Мозаика разнородных элементов природного ландшафта (парцелл растительности) определяется локальными почвенными и геоморфологическими градиентами, например, протягивающимися между положительными и отрицательными формами рельефа (ближний порядок, см. Коломыц и др., 2000) и в общем независима от градиентов, реализующихся в более мелком масштабе, в ландшафтных мозаиках более высокого уровня иерархии.

Поэтому границы между элементами антропогенного, а тем более урбанизированного, ландшафта определяются экологами как *дивергирующие* (подчеркивание границ разнородных элементов среды), между элементами природного ландшафта – как *конвергирующие*. Граница элементов здесь скрыта и “размазана”, поскольку при любом масштабе рассмотрения границы двух разных сообществ или элементов ландшафта мы видим их “взаимопроникновение” и плавный переход от одного ландшафта к другому. Переход к следующему, *более мелкому масштабу рассмотрения* показывает, что “взаимопроникновение” достигается за счет включения в пределах экотонной зоны микрофрагментов (“островов”) одного ландшафта в структуру другого и наоборот (Маргалев, 1992; Азовский, 2001).

Такое же взаимопроникновение “островов” разнородных элементов в урболандшафте происходит *в том же самом масштабе*, в котором выделены сами элементы, что и требует их организации дальним порядком, задающим структуру системы при рассмотрении ее организации в следующем более крупном масштабе. Тот факт, что альтернативная организация “городских” и “внегородских” популяционных систем довольно хорошо соответствует альтернативной же организации вмещающих ландшафтов, соответственно урбанистического и природного, только подтверждает высокую приспособленность системно-



го целого (видовой популяции) к устойчивому воспроизводству в обоих случаях. Как бы ни был низок успех размножения отдельных особей в отдельных ситуациях, как бы ни был подвержен вид в городе “экологическим ловушкам”, их эффект компенсируется регуляцией на уровне всей системы, если только в процессе урбанизации вида популяция перешла в “устойчивое” состояние или быстро приближается к нему.

Следовательно, альтернативность организации “городской” и “внегородской” популяций вызвана противоположным направлением “движения” системы в состоянии наибольшей устойчивости в городском и природном ландшафте. Противоположность связана именно с альтернативностью городских и “внегородских” ландшафтов по пространственной организации и закономерностям динамики ландшафтных мозаик во времени, и не связана с разницей местообитаний вида в городе и вне города.

Во всяком случае, она сохраняется, даже если вид заселяет в городе тот же тип биотопов, что и за его пределами, только фрагментированный и вошедший в состав “архипелага” природных территорий города. Именно альтернативность устойчивых состояний популяционных систем “в городе” и “вне города” ведет к противоположным изменениям структуры отношений в образующейся городской популяции и в конечном счете к “расщеплению” вида на “городские” и “дикие” популяции. Адаптивная норма вида при этом фактически не меняется (см. Корбут, 2000).

Видимо, соответствующее “расщепление” необратимо: во всяком случае, за более чем 150 лет наблюдений за спонтанной урбанизацией более чем 100 видов птиц и 50 млекопитающих не отмечено случаев обратного слияния “городских” и “внегородских” особей, притом, что для возникновения специализированных городских популяций птиц вполне достаточно 30...60 лет. Возникает вопрос об эволюционных последствиях подобного расщепления: останется оно на уровне дивергенции попу-

ляционных систем, теряющих связность и непрерывность переходов из-за освоения ландшафтов с противоположным типом организации и динамики, или следует ожидать событий микроэволюционного характера – обособление “городских” подвидов или даже видов высших позвоночных?

### Заключение

Анализируя процесс образования специализированных городских популяций, видишь резкий рост внутрисистемного разнообразия. Это именно рост разнообразия типов (вариантов, форм) отношений в городской популяции, а не рост разнокачественности самых особей. Как мы уже аргументировали, особи в этом процессе *как раз не меняются*: морфофизиология и экологические предпочтения индивидов-элементов системы остаются почти неизменными.

Точнее, неизменна структура варьирования этих признаков (набор возможных состояний в городских и внегородских популяциях), сдвигается лишь частота реализации тех или иных состояний при переходе из внегородской популяции в городскую. Но вот тип отношений в системе (популяции и ее минимальных территориальных подразделениях – группировках, демах) принципиально меняется, и именно в сторону роста разнообразия и разнокачественности отношений в системе, которые должны быть реализованы особями “здесь и сейчас”, чтобы система сохраняла устойчивость (см. анализ наблюдений и модели Г.С. Розенберга, 2000 выше).

Рост системного разнообразия в процессе урбанизации вида резко противоречит известной модели регулирования оптимального уровня биоразнообразия в экологических и популяционных системах Г.М. Алещенко и Е.Н. Букваревой (1994). Согласно этой модели, в условиях избытка ресурсов и резко усиливающейся нестабильности среды (именно то, что наблюдается в современном городе) популяционное



разнообразие, реализуемое на соответствующей территории, должно падать, тогда как на самом деле оно растет. Этот рост служит залогом устойчивости урбанизированных популяций (то же относится и к городским популяциям самого человека по сравнению с сельским населением).

Возможное объяснение этого противоречия – воздействие энвиронментального стресса на популяцию в “точке старта” урбанизации запускает эндогенные механизмы самоорганизации системы, своего рода механизм неспецифической адаптации к экстремальной нестабильности и гетерогенности, быстрой и направленной эволюции урбосреды. В свою очередь, он реструктурирует популяцию и преобразует систему в сторону “городского” типа организации, гарантирующего устойчивость системы в условиях “медленной катастрофы”, и даже увеличивать последнюю пропорционально увеличению средового стресса. Это повышение заведомо неизбежно в “обозримом будущем” всех городских популяций – и при активной колонизации видом более центральных районов города, и пассивном обитании на “островах” природных территорий.

Разные потенции урбанизации близких видов птиц и млекопитающих определяются как величиной исходной способности к данной самоорганизации популяционных систем под воздействием средового стресса, так и развитием этой способности непосредственно “под давлением” урболандшафта. Абсолютное меньшинство видов региональной фауны – “виды-выскочки” – имеют ее изначально.

Ближние виды птиц и млекопитающих с разными потенциями к урбанизации определенных городов отличаются как величиной исходной способности к такой самоорганизации популяционных систем под воздействием средового стресса, так и возможностью развития этой способности уже непосредственно в условиях города (первые – “виды-выскочки”, ее имеют и до систематического контакта с урболандшаф-

том). Во втором случае способность к трансформации популяционной системы вида в стрессоустойчивый “городской” вариант развивается *de novo* и только в ответ на давление урболандшафта; ничего подобного не наблюдается, скажем, в краевых или островных популяциях того же вида. Первый вариант можно назвать *адаптивностью*, второй – *адаптируемостью поведения* популяционной системы в условиях стресса – способностью популяционной системы вида к перестройке в “городской” тип организации в момент “подхода” урболандшафта к региональным местообитаниям вида, по аналогии с парой терминов “полярность – поляризуемость” – способность химической связи к поляризации в момент подхода определенного реагента. Оба варианта не стоит путать с адаптациями особей в тех же популяциях.

Этот механизм приспособительных изменений системы, обрисованный выше, натуралисты обычно и имеют в виду, когда пишут о выгодности “большей лабильности” жизненной стратегии вида для освоения современного города, и о преимуществах, получаемых видами с более лабильной стратегией в процессе урбанизации (и, соответственно, о повышенной уязвимости “более консервативных” видов, см. Галушин, Кузнецов, 1991). Далее исследовали, какой популяционный механизм скрывается за понятием “лабильных” и “консервативных стратегий”, очевидно, относящихся, скорее к виду (“типичные способы существования в определенной среде), чем к особи, как он обеспечивает большие или меньшие потенции урбанизации соответствующих видов. Например, можно ли увеличить потенциал урбанизации исходно “консервативных” видов, изменив планировочную структуру города и конфигурацию “архипелага” природных территорий внутри урболандшафта?

Можно ли подобными изменениями без существенного увеличения относительной площади природных и полуприродных местообитаний в городской черте содейство-





вать урбанизации таких “диких” видов, которые при стихийном развитии городов не урбанизируются и вытесняются из-за слишком “консервативной стратегии”?

Это тема следующей статьи.

### Благодарности

Мы признательны В.В. Корбуту, интенсивная дискуссия с которым существенно улучшила рабочую гипотезу. Благодаря ему стало очевидным, что “городской градиент”, устанавливающий определенную скорость урбанизации, существует только “с точки зрения” вида, как градиент среднего стресса, существенный для устойчивости популяций разных видов, независимо друг от друга осваивающих данный городской ареал. Он не может быть объективно выделен на местности, в виде определенных ландшафтных или биотопических градиентов, так как нестабильность и мозаичность урбосреды слишком велика. Мы благодарим К.В. Авилону и Н.Н. Мешкову: их критические замечания весьма способствовали улучшению первоначального варианта статьи. Мы признательны М.В. Фридману за указание формулы для расчета числа поколений, необходимых для распространения приспособительных изменений в популяции.

### ЛИТЕРАТУРА

- Авилова К.В. (1998): Сохранение разнообразия орнитофауны в условиях города – Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. 154-169.
- Авилова К.В., Ерёмкин Г.С. (2003): Изменения фауны птиц лесной опытной дачи МСХА за период 1915–2000 гг. - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практ. конфер. М.: РСХА. 41-43.
- Азовский А.И. (2001): Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы. - Журн. общ. биол. 62 (6): 451-459.
- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. (1994): Вариант объединения моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценозического уровней. - Журн. общ. биол. 55 (1): 70-77.
- Алтухов Ю.П. (2003): Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”. 1-431.
- Ангальт В.З. (1989): Экология сизого голубя в условиях г. Перми. - Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Пермского пед. ин-та. 48-51.
- Благосклонов К.Н. (1991): Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: МГУ. 1-250.
- Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. (1987): Зимнее пространственное распределение лесных воробьиных птиц по макро- и микроместообитаниям. - Экология. 3: 53-57.
- Бутьев В.Т., Фридман В.С. (2005). Сирийский дятел. Большой пестрый дятел. - Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные – дятлообразные. М.: КМК. 328-354, 360-371.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С. (1993): Исторический подход к экологии сообществ. - Журн. общ. биол. 54 (5): 532-553.
- Виноградов А.А., Демиховская А.В., Зиновьев А.В., Зиновьев В.В., Кравчук Е.В., Логинов С.Б., Пэрн Д.Э., Макаров К.Е., Смирнова С.А. (1988): О зимовке крякв в г. Калинин. - Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. Калинин: КалининГУ. 24-26.
- Воронецкий В.И., Леонов А.П. (2003): Особенности процесса урбанизации в популяции ушастой совы *Asio otus* L. (на примере г. Москвы). - Животные в городе. Мат-лы второй научно-практ. конференции. М.: РСХА. 161-164.
- Высоцкий В.Г. (1991): Структура популяции мухоловки-пеструшки. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 122-123.
- Галушин В.М., Кузнецов А.В. (1991): Концепции жизненных стратегий птиц. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 1: 12-17.
- Гашков С.И., Москвитин С.С. (2001): К вопросу о постоянстве территориальных и брачных связей большой синицы. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 169-170.
- Глушечков О.В. (1997): Формирование орнитокомплексов околоводных водоплавающих птиц в пригородных зонах. - Птицы техногенных водоемов центральной России. М.: МГУ. 86-99.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А., Герлинская Л.А., Назарова Г.Г., Новиков Е.А., Овчинникова Л.Е., Назарова Г.Г., Рогов В.Г., Музыка В.Ю. (1995): Генетико-эволюционные и экологические аспекты популяционного гомеостаза млекопитающих. - Экология популяций: структура и динамика. М.: РСХА. 1: 63-96.
- Ерёмкин Г.С., Очагов Ю.М. (1998): О тенденциях в изменении численности птиц Москвы и ближнего Подмосковья. - Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. 170-176.
- Ерёмкин Г.С., Очагов Д.М. (в печати): Опыт природоохранного анализа списков гнездящихся птиц г. Москвы и пригорода. - Тез. докл. III Совещ. по редким видам птиц нечерноземного центра. М.
- Жигарев И.А. (1993): Закономерности рекреационных





- нарушений фитоценозов. - Успехи совр. биологии. 113 (5): 564-575.
- Жигарев И.А. (1997): Влияние рекреации на размножение и смертность грызунов в условиях южного Подмосковья. - Зоол. журн. 76 (2): 212-223.
- Жигарев И.А., Шаталова С.П. (1985): Влияние рекреационной нагрузки на структуру населения мышевидных грызунов в лесных биотопах юга Подмосковья. - Фауна и экология позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. М.: Прометей. 69-76.
- Жизнеспособность популяций. М.: Мир, 1989. 1-250
- Захарова Н.Ю. (2000): Население птиц лесных микрофрагментов Восточно-европейской лесостепи. - Автореф. и дисс. ... канд. биол. наук. М. 1-16, 1-173.
- Зимин В.Б. (2001): Особенности распространения птиц таежного северо-запада России, реальная и ложная экспансия (по данным кольцевания и контроля за составом меченного населения). - Тр. Карельского научного центра РАН. Б - Биология. 2: 87-95.
- Ивлиев В.Г. (2001): Тенденции изменения численности лесных и синантропных птиц на территории Республики Татарстан в конце XX столетия. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 266-268.
- Иноземцев А.А. (1987): Динамика экологических ниш синиц и правило конкурентного исключения. - Экология. 5: 49-56.
- Иорданский Н.Н. (1994): Макроэволюция: системная теория. М.: Наука. 1-235.
- Кавтарадзе Д.Н., Симкин Г.Н., Фридман В.С. (2000): О функциональной классификации природных экологических комплексов большого города и проблеме экологического каркаса урбанизированных территорий. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат. III Межд. конф. М.: РАМН. 106-108.
- Кавтарадзе Д.Н., Фридман В.С. (2002): Социально-экологические факторы динамики населения России. - Население России на рубеже XX-XXI веков: проблемы и перспективы. М.: МАКС Пресс. 296-330.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В. (2001): Факторы, влияющие на участие птиц местного рождения в размножении локальной популяции большой синицы, *Parus major* L. - Тр. ЗБС МГУ. М.: МГУ. 3: 249-263.
- Климов С.М. (1990): О стабилизирующей и дестабилизирующей роли антропогенных факторов в формировании у птиц колониального типа гнездования. - Современные проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь – Мелитополь: СОНАТ. 115-118.
- Козулин А.В. (1991): Успех размножения и смертность в синантропных популяциях краек. - Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 290.
- Коломыц Э.Г., Керженцев А.С., Глебова О.В. (2000): Механизмы трансформации лесных экосистем в высокоурбанизированной среде. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III Междунар. конф. М.: РАМН. 110-113.
- Константинов В.М. (2001): Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 306-308.
- Константинов В.М., Асоскова Н.И. (1988): Особенности синантропизации и урбанизации птиц северной тайги. - Сезонные перемещения и структура популяций наземных позвоночных животных. М.: Прометей. 53-69.
- Константинов В.М., Марголин В.А., Солодкин А.И., Бабенко В.Г. (1985): Особенности экологии ворона в антропогенных ландшафтах Центрального района Европейской части СССР. - Фауна и экология позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. М.: Прометей. 57-66.
- Константинов В.М., Марголин В.А., Лебедев И.Г., Баранов Л.С. (1988): О морфологических особенностях урбанизированных популяций серой вороны. - Сезонные перемещения и структура популяций наземных позвоночных животных. М.: Прометей. 53-69.
- Корбут В.В. (2000): Урбанизация и птицы города. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Матер. III Междунар. конф. М.: РАМН. 159-161.
- Ксенц А.С. (1990): Колониальность у сизого голубя: диалектика консерватизма и лабильности. - Соврем. проблемы изучения колониальности у птиц. Симферополь – Мелитополь: СОНАТ. 33-37.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С. (1983): Этологическая структура городских популяций сизого голубя. - Прикладная этология. Мат-лы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука. 127-129.
- Ксенц А.С., Москвитин С.С., Ксенц Г.Х. (1987): Формирование и динамика состава колоний синантропных *Columba livia* Gm. - Экология. 4: 60-61.
- Кудрявцева А.И. (2001): Изменения зимне-предвесеннего населения птиц Новосибирска в период с 1978 по 2000 г. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Вост. Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 340-341.
- Куранов Б.Д., Килин С.В., Баяндин О.В. (1991): Птицы-дуплогнезники в зонах с разной степенью урбанизированности среды. - Мат-лы X Всес. орнитол. Конф. Минск: Наука і тэхніка. 2 (2): 4-6.
- Куранов Б.Д. (2005): Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). - Экология фундаментальная и



- прикладная. Проблема урбанизации. Мат-лы Междунар. конференции. Екатеринбург. 145-147.
- Лапко Г.М. (1997): География городов. М.: ВЛАДОС. 1-478.
- Луговой А.Е. (1998): О весенних миграционных явлениях у кольчатой горлицы в г. Ужгороде. - Мат-лы III конфер. молодых орнитологов України. Чернівці. 103-106.
- Майр Э. (1968): Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1-650.
- Маргалес Р. (1992): Облик биосферы. М.: Наука. 1-190.
- Морозов Н.С. (2000): Долговременные исследования параметров населения птиц природных территорий больших городов: значение и перспективные направления. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат. III Межд. конф. М: РАМН. 161-162.
- Морозов Н.С. (2002): Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 3. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии неколонизальных видов - Успехи соврем. биол. 122 (2): 156-182.
- Москвитин С.С., Гашков С.И. (2000): Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы – *Parus major* L. – южной тайги Западной Сибири. - Сиб. экол. журн. 7 (3): 351-362.
- Обухова Н.Ю. (1999): Продолжительность жизни синиц голубей в полиморфных синантропных популяциях. - Генетика. 35 (2): 216-219.
- Обухова Н.Ю. (2000): Динамика фенотипической структуры синиц голубей г. Москвы. - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Матер. III Междунар. конф. М.: РАМН. 166-168.
- Очагов Д.М., Райнен Р., Бутовский Р.О., Алещенко Г.М., Ерёмкин Г.С., Есенова И.М. (2000): Экологические сети и сохранение биоразнообразия Центральной России. Исследование на примере торфяных болот Петушинского района. М.: ВНИИПрироды. 1-80.
- Преображенская Е.С. (1998): Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: KMK Scientific Press Ltd. 1-200.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. (1999): Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара. 1-395.
- Родоман Б.Б. (1999): Территориальные ареалы и сети. Очерки теоретической географии. Смоленск: Ойкумена. 1-256.
- Романов М.С. (2001): Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова. - Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 1-21.
- Сарычев В.С. (2001): Величина кладки и успешность размножения птиц в условиях малых резерватов. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конфер. (XI орнитол. конференция). Казань: Матбугат йорты. 549-550.
- Симберлофф Д.С. (1988): Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ. - Биосфера. Эволюция. Пространство. Время. М.: Прогресс. 60-81.
- Симкин Г.Н. (1988): На пути к разработке новых стратегий охраны и экологической оптимизации природной среды. - Биол. МОИП. 93 (1): 11-23.
- Смирнов С.В. (2001): Особенности биологии сойки (*Pica pica* L.) в гетерогенной городской среде. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 559-560.
- Соколов Л.В. (1991): Филопатрия и дисперсия птиц. - Тр. ЗИН РАН. Л.: Наука. 230: 1-233.
- Фридман В.С. (1996): Разнообразие территориального и брачного поведения пестрых дятлов (*Geneta Dendrocopos* Koch 1816 et *Picoidea* Lacepede 1799) фауны Северной Евразии. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1-22.
- Фридман В.С. (2003): Особенности территориального поведения больших пестрых дятлов в московских и подмосковных лесах: запрещающие и предписывающие факторы освоения городской среды. - Животные в городе. Мат-лы II научно-практ. конф. М.: РСХА. 151-155.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова-Кубарева Н.Ю. (2006): Специализированные городские популяции птиц: формы и механизмы устойчивости в урбосреде. Сообщение 1. Урбанизация как переход популяционной системы вида в состояние наибольшей устойчивости в нестабильной, изменчивой и гетерогенной среде. - Беркут. 15 (1-2): 1-54.
- Фридман В.С., Симкин Г.Н., Кавтарадзе Д.Н. (2000): Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде?). - Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат. III Межд. конф. М: РАМН. 162-170.
- Чаплыгина А.Б. (2001): Птицы рода *Turdus* в трансформированных ландшафтах Северо-восточной Украины. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы Междунар. конф. (XI орнитологическая конференция). Казань: Матбугат йорты. 633-634.
- Чаплыгина А.Б., Кривичкий И.А. (1996): Рябинник в условиях трансформированных ландшафтов Харьковской области. - Беркут. 5 (2): 158-162.
- Черенков С.Е., Губенко И.Ю., Тиунов А.В., Кузьмищев А.Ю. (1995): Факторы, определяющие пространственную структуру населения дроздов (*Turdus*) в условиях высокой мозаичности леса. - Зоол. журн. 74 (2): 104-119.
- Шитиков Д.А. (2000): Пространственно-временная структура фауны и населения птиц сельскохозяйственных земель Европейского севера России. - Автореф. ... канд. биол. наук. М. 1-22.
- Щипанов Н.А. (2003): Популяция как единица суще-



- ствования вида. Мелкие млекопитающие. - Зоол. журн. 82 (4): 450-469.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В. (2004): Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции. - Успехи соврем. биол. 124 (1): 28-43.
- Юдкин В.А. (2002): Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1-488.
- Baglioni V., Marcos J., Bogliani J. (1998): Offprint, dispersal, cooperative breeding and habitat saturation in two crow populations. - Variation in intraspecific behaviour. Abstr. ASAB Summer Meet. Urbino. 13-14.
- Baglione V., Marcos J., Canestrari D., Griesser M., Andreatti G., Bardini C., Bogliani G. (2005). Does year-round territoriality rather than habitat saturation explain delayed natal dispersal and cooperative breeding in the carrion crow? - J. Animal. Ecol. 74: 842-851.
- Beletsky L., Oriance G. (1987): Territoriality among male red-winged blackbirds: I. Site fidelity and movement pattern. II. Removal experiments and site dominance. - Behav. Ecol. and Sociobiol. 20: 21-34, 339-349.
- Berner T., Grubb T. Jr. (1985): An experimental analysis of mixed-species flocking in birds of deciduous woodland. - Ecology. 66 (4): 1229-1236.
- Christensen H. (1995): Bestandsentwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen in einer kleinen Population von Schwarzspechten (*Dryocopus martius*) in deutsch-dänischen Grenzraum. - Corax. 16: 196-197.
- Forchhammer, M.C., Post, E., Stenseth, N. (1998): Breeding phenology and climate. - Nature. 391: 29-30.
- Gnielka R. (1981): Die Vögel des Südfriedhofs in Halle. - Hercynia N. F. 18: 134-184.
- Hanski I.K. (1999): Metapopulation ecology. Oxford: Oxford Univ. Press. 1-399.
- Huhta E., Jukka J., Pekka R. (1994): Nest site selection in pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and forest fragmentation. - Contr. 21st Int. Orn. Congr. J. Ornithol. 135 (Sonderheft): 197.
- Hurst J., Gray S. (1998): Behaviour underlying the "island syndrome". - Variation in intraspecific behaviour. Abstr. ASAB Summer Meet. Urbino. 42.
- Jakobsson S. (1987): Male behavior in conflict over mates and territories. Stockholm. 1-124.
- Jokimäki J., Huhta E. (2000): Artificial nest predation and abundance of birds along of urban gradient. - Condor. 102: 838-847.
- Luniak, M., Mulrow R., Walasz K. (1990): Urbanization of the European Blackbird expansion and adaptations of urban population. - Urban ecological studies in Central and Eastern Europe. Wrocław: Ossolineum. 87-199.
- Luniak, M., Kozłowski P., Nowicki W. (1997): Magpie *Pica pica* in Warsaw: abundance, distribution and changes in its population. - Acta Orn. 32: 77-87.
- Luniak M. (2004): Sinurbanization – adaptation of animal wildlife to urban environment. - Proc. 4th int. Urban Wildlife Symp. 50-55. <http://cals.arizona.edu/pubs/adjunct/snr0704/>
- Marzluff, J., Bowman R., Donnelly R. (2001a): A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. Chapter 1. - Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Boston: Kluwer Academic Publ. 1-17. <http://www.archbold-station.org/abs/publicationsPDF/Marzluff,etal.Chapter1.pdf>
- Marzluff, J., McGowan K., Donnelly R., Knight R. (2001b). Causes and consequences of expanding American Crow populations. - Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Norwell, MA.: Academic Press. 332-363.
- Petersen K., Best L. (1987): Territory dynamics in sage sparrow population: are shifts in site use adaptive? - Behav. Ecol. and Sociobiol. 21 (6): 351-358.
- Parsons P.A. (1989): Environmental stresses and conservations. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 20: 29-49.
- Picman J. (1987): Territory establishment, size and tenacity by male red-winged blackbirds. - Auk. 104 (3): 405-412.
- Post E., Forchhammer, M. (2002): Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. - Nature. 420: 168-171.
- Radesäter T., Jakobsson S., Andbjør N., Bylin A., Nyström K. (1987): Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. - Anim. Behav. 35 (6): 1645-1651.
- Rolando A., Robotti C.A. (1985): Foraging niches of tits and associated species in north-western Italy. - Boll. Zool. 52: 281-297.
- Saemann D (1970): Die Brutvögelfauna einer sächsischen Grosstadt. - Veröff. Mus. Naturkunde. Karl-Marx-Stadt. 5: 21-85.
- Schläpfer M., Ruge M., Sherman P. (2002): Ecological and evolutionary traps. - Trends. Ecol. and Evol. 17: 474-480.
- Sukopp H., Reimer W. (Hrsg.) (1990): Stadtökologie. Das Beispiel Berlin. 1-455.
- Sukopp H., Wittig R. (Hrsg.) (1998): Stadtökologie. 2. Auflage. Hamburg: Gustav Fischer Verlag. 1-402.
- Towards an urban atlas: assessment of spatial data on 25 European cities and urban areas. - European Environment Agency. Environmental issue rep. 2002. 30: 1-132.
- Zhivotovsky L.A. (1997): Environmental stress and evolution: a theoretical study. - Environmental stress, adaptation and evolution. Basel: Birkhauser Verlag. 241-254.

В.С. Фридман,  
Биологический факультет МГУ,  
лаб. экологии и охраны природы,  
Ленинские горы, 1, стр. 12,  
г. Москва, ГСП-2, 119992,  
Россия (Russia).

## ИЗМЕНЕНИЯ В ВЫБОРЕ МЕСТ ГНЕЗДОВАНИЯ БЕЛЫМ АИСТОМ В УКРАИНЕ

В.Н. Грищенко

**Changes in nest site selection of the White Stork in Ukraine. - V.N. Grishchenko. - *Berkut*. 16 (1). 2007.** - Changes since 1930s are analysed on the base of literature and own data. In the first decades of XX century majority of nests of the White Stork in Ukraine were located on buildings, mainly on thatched roofs. A part of birds nested on trees. The proportion of nests on buildings decreased from the West to the East. This is a manifestation of more general pattern: in Europe the proportion of stork's nests on buildings decreases from the centre to the East and Northeast. It is the smallest along the border of breeding range (Table 5). This phenomenon can be explained by the history of expansion of the White Stork in East Europe. Nesting of storks on buildings depends on an attitude of people. In areas, where the birds have appeared not long ago, inhabitants did not welcome storks on their roofs. They were forced to nest mainly in trees. This relation could change with time and the proportion of nests on buildings increased. It has taken place in East Ukraine. The proportion of various nest site categories in Ukraine was changing continuously during the XX century. The number of nests on buildings was gradually decreasing. It is connected with changes in housing in villages and, on the other hand, in traditions and psychology of people. The proportion of tree nests was increasing several decades. In that time it was the only replacement of nesting on buildings. But during the last decades their number is also decreasing. Since the late 1950s or early 1960s storks began to use electricity poles. The proportion of nests on poles grew very quickly and linearly. Now it is the most frequently used nest site. The poles are in fact an unlimited resource for nesting of the White Stork. In some regions the fraction of such nests already exceeds 60 %. Since 1970s storks also began to built nests on water towers. Their number grew quickly too. The proportion of nests on water towers is the highest in east part of the country and in some southern regions. [Russian].

**Key words:** White Stork, *Ciconia ciconia*, Ukraine, ecology, breeding, nest, conservation.

**Address:** V.N. Grishchenko, Kaniv Nature Reserve, 19000 Kaniv, Ukraine; e-mail: vgrishchenko@mail.ru.

Изменения природной среды, вызванные человеком, отражаются не только на составе орнитофауны, но и на экологии и поведении многих видов птиц. Один из классических примеров этого – белый аист (*Ciconia ciconia*). Вид, уже тысячелетия тесно связанный с человеком. На протяжении XX в. произошли глобальные изменения не только распространения и численности, но и многих аспектов его экологии. Один из таких аспектов – выбор мест для постройки гнезд. Старые поговорки об аисте на крыше могут вскоре стать непонятными новым поколениям, поскольку на крышах он гнездится все реже. Зато повсеместно все больше гнезд появляется на столбах электролиний.

Исходным вариантом размещения гнезд белого аиста были деревья и скалы\*. Впо-

следствии, став жить рядом с человеком, он освоил для гнездования жилые и хозяйственные постройки, что способствовало дальнейшему расселению и росту численности. На протяжении сотен и даже тысяч лет этот вариант оставался преобладающим во многих частях ареала. Гнездование белого аиста на постройках человека тесно связано с его сакрализацией в древности (подробнее об этом см. Грищенко, 1998а). Все-таки столь крупная птица может обитать на крыше лишь в том случае, если ей это позволяют. Со временем изменились и постройки, и во многом само отношение людей к аистам. Устраивать гнезда на крышах им стало все сложнее, зато появился новый вариант гнездования с практически неограниченными возможностями.

Цель настоящей статьи – проанализировать произошедшие изменения и попытаться спрогнозировать дальнейший ход событий.

\* На скалах аисты достаточно охотно поселяются до сих пор. Так, в Португалии в 1994 г. на них находилось 2,3 % гнезд (Rosa et al., 1999).



## Материал и методика

Таблица 1

В советской части Украины первый широкомасштабный учет численности белого аиста был проведен в 1931 г. (Кришталь, 1931), результаты которого опубликованы, к сожалению, лишь 60 лет спустя (Серебряков, Габер, 1990; Серебряков и др., 1990). I Международный учет аистов в 1934 г. проводился только в западных областях, не входивших в то время в состав СССР. Материалы по Львовскому воеводству, примерно половина которого входит в состав нынешней Львовской области, были опубликованы К. Водзицким (Wodzicki, 1935). Для анализа мы использовали данные только по уездам, полностью или частично отошедшим к Украине. В Закарпатье учет проводился в 1933–1934 гг. (Hrabar, 1939–1942). Охваченная учетом территория не совсем совпадает с нынешней Закарпатской областью Украины, однако, в данном случае это несущественно.

К сожалению, в публикациях по результатам II (1958 г.), III (1974 г.) и IV (1984 г.) Международных учетов численности белого аиста совсем не идет речь о расположении гнезд (Лебедева, 1960, 1986; Сморгоржевский, 1979), поэтому в данных обрывается “брешь” в несколько десятилетий. В 1987–1988 гг. обширный материал был собран в ходе акции “Год белого аиста” (Серебряков и др., 1989, 1990; Грищенко и др., 1992б). Эти сведения дополнены опубликованными впоследствии литературными данными за вторую половину 1980-х гг. по ряду регионов (Аппак, 1988; Габер, 1990; Кривицкий, Шапоренко, 1990; Штыркало, 1990; Антонюк, 1992; Гренюх, 1992), а также личными наблюдениями за этот период. Размещение гнезд изучалось нами также во время V (1994–1995 гг.) и VI (2004–

Расположение гнезд белого аиста на нынешней территории Украины в 1931–1934 гг. (%)  
Nest location of the White Stork in present territory of Ukraine in 1931–1934 гг. (%)

Область Region	n	Дерево Tree	Постройка Building
Винницкая	247	16,6	83,4
Днепропетровская	27	22,2	77,8
Донецкая	15	100,0	–
Житомирская	496	37,1	62,9
Закарпатская	792	3,0	97,0
Запорожская	8	37,5	62,5
Киевская	820	43,9	56,1
Кировоградская	98	1,0	99,0
Львовская	5741	11,3	88,7
Николаевская	40	12,5	87,5
Одесская	71	38,0	62,0
Полтавская	520	19,8	80,2
Сумская	152	73,0	27,0
Харьковская	19	89,5	10,5
Херсонская	43	34,9	65,1
Хмельницкая	320	4,1	95,9
Черкасская	755	11,1	88,9
Черниговская	433	74,4	25,6
Всего	Total: 10 597	18,7	81,3
В среднем	Mean:	35,0 ± 7,2	65,0 ± 7,2

Примечание: данные приведены к современному административному делению.

2005 гг.) Международных учетов. Таблицы составлены по результатам учетов (Grishchenko, 1999, in press) и дополнены новыми наблюдениями и материалами публикаций (Ветров и др., 2004; Костогриз, Костогриз, 2005; Загороднюк, Лыіна, 2006).

Основных вариантов размещения гнезд белого аиста в Украине четыре: деревья, постройки (фото 1), столбы (фото 2, 4) и водонапорные башни (фото 3). Некоторая часть птиц гнездится и в других местах – на памятниках, стелах, вышках, скирдах, кучах хвороста и т. п. Во Львовской области в 2005 г. было найдено гнездо даже на стре-





ле недействующего автокрана (М.Н. Хацивский, личн. сообщ.). Известны случаи гнездования и на земле (Dahms, 1973, 1999; Antipow, Domaszewicz, 1997 и др.). Обычно доля такой “экзотики” не превышает 1–2 %. В настоящей работе мы рассматриваем лишь основные варианты гнездования. Во-первых, случаи постройки гнезд в необычных местах малочисленны и не влияют на общую картину; во-вторых, они не всегда учитывались, поэтому их исключение улучшает сопоставимость данных.

### Результаты

Данные за первую половину 1930-х гг. приведены нами к современному административно-территориальному делению (табл. 1). Аисты в то время гнездились только на постройках и деревьях, случаи гнездования на скирдах, столбах и в других местах были единичными. Причем речь еще не шла о столбах электролиний. Это были вкопанные с разными целями деревянные столбы на усадьбах. Гнезда на постройках преобладали в большинстве областей. На деревьях в целом по Украине гнездились лишь 18,7 % аистов. Соотношение мест гнездования сильно различалось в разных регионах. В среднем по областям на постройках гнездились  $65,0 \pm 7,2$  аистинных пар.

Подавляющее большинство гнезд было расположено на мягких крышах из соломы или тростника. На других постройках аисты гнездились гораздо реже. На Закарпатье на соломенных и тростниковых крышах было найдено 93,6 % всех гнезд, на постройках, крытых досками и гонтом – лишь 1,5 %, на дымоходах – 1,4 % (Hrabar, 1939–1942). На территории нынешней Львовской области 83,7 % всех гнезд находились на соломенных стрехах (Wodzicki, 1935). Аналогичные тенденции были и в Центральной Украине – в первые десятилетия XX в. аисты также гнездились преимущественно на соломенных крышах (Храневич, 1925, 1929; Великохатко, 1927; Герхнер, 1928;

Орлов, 1948). Дальше на восток более существенной становилась доля гнезд на деревьях.

Во многих местах отмечались колонии, иногда очень плотные. Так, на Закарпатье на одной из крыш было 6 гнезд (Hrabar, 1939–1942). По данным П.Г. Емельяненко (1916), возле Десны на юго-западе нынешней Черниговской области аистинные колонии занимали десятки деревьев, причем нередко размещалось по несколько гнезд на одном дереве\*.

О положении дел в последующие десятилетия, к сожалению, можно судить лишь по фрагментарным материалам для отдельных регионов Украины и сопредельных территорий. В Молдавии из 453 гнезд, зарегистрированных в 1958 г., 92,5 % были построены на крышах (87,9 % – на соломенных или камышовых), 7,5 % – на деревьях (Аверин и др., 1961). В Белоруссии в 1967 г. 59,5 % аистов гнездились на деревьях, 40,5 % – на постройках (Долбик, 1974). В Кировоградской области в 1973 г. из 152 гнезд 76,3 % располагались на постройках (22,4 % на соломенных крышах), 15,1 % – на деревьях, 7,2 % – на электрических, телефонных и специально выставленных людьми столбах, 1,3 % – на водонапорных башнях (Козлова, Ярмоленко, 1977). В Винницкой области в 1973 г. было

\* Эта работа П.Г. Емельяненко неоднократно критиковалась за многочисленные ляпы и весьма сомнительные сведения. Так, и эти данные Е.П. Спангенберг (1951) цитирует, но ставит под сомнение. Однако, ничего невероятного в них нет. Подобные колонии, хоть и поменьше размером, отмечались и в соседней Гомельской области еще в 1930-е гг. (Долбик, 1959). Как отголосок былого изобилия некоторые из этих колоний сохранились до нашего времени, например, в селах Тужар и Максим Козелецкого района Черниговской области. В центре Тужара на старом раскидистом тополе 9.05.1997 г. мы насчитали 8 жилых гнезд и 2 пустых. По данным местных жителей, 10–15 лет назад на этом тополе гнездились до 16 пар аистов (Грищенко та ін., 1998).





Таблица 2

Расположение гнезд белого аиста в Украине в 1987–1989 гг. (%)  
Nest location of the White Stork in Ukraine in 1987–1989 гг. (%)

Область Region	n	Дерево Tree	Постройка Building	Столб Pole	Водонап. башня Water tower
Винницкая	185	55,1	18,4	22,2	4,3
Волынская	400	33,5	27,5	27,0	12,0
Днепропетровская	109	33,0	11,0	33,9	22,0
Донецкая	31	6,5	6,5	61,3	25,8
Житомирская	253	37,5	25,3	30,8	6,3
Закарпатская	28	14,3	50,0	25,0	10,7
Запорожская	15	20,0	26,7	40,0	13,3
Ивано-Франковская	764	55,2	19,6	20,9	4,2
Киевская	324	56,8	9,9	29,0	4,3
Кировоградская	170	30,0	22,9	37,6	9,4
Крым	4	25,0	0,0	75,0	0,0
Луганская	8	25,0	12,5	37,5	25,0
Львовская	289	65,4	13,5	16,3	4,8
Николаевская	97	14,4	11,3	50,5	23,7
Одесская	165	26,1	23,0	44,8	6,1
Полтавская	582	24,9	30,8	26,5	17,9
Ровенская	166	36,7	26,5	29,5	7,2
Сумская	141	49,6	5,7	17,7	27,0
Тернопольская	920	54,8	20,2	21,8	3,2
Харьковская	116	27,6	17,2	31,9	23,3
Херсонская	27	33,3	3,7	44,4	18,5
Хмельницкая	175	51,4	19,4	24,0	5,1
Черкасская	144	36,1	23,6	33,3	6,9
Черниговская	560	68,2	4,3	8,4	19,1
Черновицкая	122	38,5	23,8	29,5	8,2
Всего Total:	5795	46,1	19,1	24,9	9,9
В среднем Mean (± se):		36,8 ± 3,3	18,1 ± 2,2	32,8 ± 2,9	12,3 ± 1,7

учтено 1041 гнездо, 76,8 % находились на крышах домов, остальные – на деревьях и столбах (Жилин, Лебедева, 1975). К сожалению, более детальной информации авторы не приводят. В Донецкой области из 17 гнезд, найденных с 1970 по 1980 гг., 11,7 % были построены на деревьях, 17,6 – на крышах домов, 47,1 % – на столбах, 23,5 % – на водонапорных башнях (Тараненко, 1992). В Харьковской области в 1979 г. из 158 гнезд 38,0 % находились на деревьях, 36,7 % – на постройках, 19,0 % – на стол-

бах, 6,3 % – на водонапорных башнях (Кривицкий, Шапоренко, 1990).

Ко второй половине 1980-х гг. картина уже существенно изменяется (табл. 2). На первое место выходят гнезда на деревьях. В целом по Украине их доля составляет почти половину. Больше всего их в лесных и лесостепных областях, в Степи – значительно меньше. Доля гнезд на постройках по сравнению с 1930-ми гг. уменьшилась вчетверо. Больше всего их остается в западных областях. Появляется значительное



Таблица 3

Расположение гнезд белого аиста в Украине в 1994–1996 гг. (%)  
Nest location of the White Stork in Ukraine in 1994–1996 гг. (%)

Область Region	n	Дерево Tree	Постройка Building	Столб Pole	Водонап. башня Water tower
Винницкая	202	55,9	10,4	29,7	4,0
Волынская	1001	26,6	20,0	39,4	14,1
Днепропетровская	45	13,3	8,9	48,9	28,9
Донецкая	34	8,8	2,9	44,1	44,1
Житомирская	434	24,9	12,2	49,1	13,8
Закарпатская	19	10,5	36,8	26,3	26,3
Запорожская	6	16,7	16,7	50,0	16,7
Ивано-Франковская	112	42,9	4,5	41,1	11,6
Киевская	232	42,7	20,3	27,2	9,9
Кировоградская	70	14,3	11,4	57,1	17,1
Крым	2	0,0	0,0	50,0	50,0
Луганская	14	7,1	7,1	42,9	42,9
Львовская	1100	58,4	8,2	25,6	7,8
Николаевская	34	14,7	8,8	67,6	8,8
Одесская	14	28,6	7,1	50,0	14,3
Полтавская	268	26,5	11,6	31,7	30,2
Ровенская	670	25,1	23,6	43,3	8,1
Сумская	233	44,6	4,3	24,5	26,6
Тернопольская	155	62,6	12,3	21,9	3,2
Харьковская	29	17,2	10,3	44,8	27,6
Херсонская	14	21,4	21,4	28,6	28,6
Хмельницкая	227	40,1	9,7	39,2	11,0
Черкасская	161	39,8	9,3	37,9	13,0
Черниговская	461	70,7	2,2	8,2	18,9
Черновицкая	109	28,4	16,5	45,0	10,1
Всего Total:	5646	40,2	12,9	33,7	13,2
В среднем Mean ( $\pm$ se):		29,7 $\pm$ 3,7	11,9 $\pm$ 1,6	39,0 $\pm$ 2,6	19,4 $\pm$ 2,6

количество гнезд на столбах (электролиний, значительно реже – линий связи). В целом их доля составляет четверть, в отдельных южных областях превышает половину. Также появляется значительное число гнезд на водонапорных башнях, больше всего их в восточных областях. Интересно, что всего лишь за каких-то 15 лет в Винницкой и Кировоградской областях резко уменьшилась доля гнезд на постройках и стремительно выросло их количество на столбах и водонапорных башнях.

В последующие десятилетия количество гнезд на деревьях и постройках неуклонно уменьшается, на столбах – быстро растет (табл. 3, 4). Увеличилось также число гнезд на водонапорных башнях, но в последнее время происходит стабилизация их количества. К началу XXI в. в Украине преобладающим вариантом стали гнезда на столбах. Даже во многих северных лесных областях их доля составляет уже 40–50 %, а в некоторых южных – превышает 60 %. Гнезда на мягких крышах, преобладавшие



Таблица 4

Расположение гнезд белого аиста в Украине в 2004–2007 гг. (%)  
Nest location of the White Stork in Ukraine in 2004–2007 гг. (%)

Область Region	n	Дерево Tree	Постройка Building	Столб Pole	Водонап. башня Water tower	
Винницкая	208	62,5	4,3	22,1	11,1	
Волынская	1885	29,3	13,1	44,2	13,4	
Днепропетровская	62	9,7	1,6	51,6	37,1	
Донецкая	34	5,9	2,9	58,8	32,4	
Житомирская	753	25,1	9,6	55,1	10,2	
Закарпатская	81	16,0	7,4	50,6	25,9	
Запорожская	16	25,0	12,5	25,0	37,5	
Ивано-Франковская	136	29,4	6,6	50,7	13,2	
Киевская	315	36,2	6,3	43,8	13,7	
Кировоградская	79	16,5	5,1	60,8	17,7	
Крым	9	0,0	0,0	77,8	22,2	
Луганская	8	12,5	0,0	50,0	37,5	
Львовская	1221	36,6	7,0	46,4	9,9	
Николаевская	94	13,8	5,3	60,6	20,2	
Одесская	64	14,1	7,8	68,8	9,4	
Полтавская	203	29,1	4,9	31,5	34,5	
Ровенская	389	37,5	15,4	41,1	5,9	
Сумская	643	44,2	3,6	32,2	20,1	
Тернопольская	416	58,7	11,8	22,8	6,7	
Харьковская	162	12,3	7,4	48,1	32,1	
Херсонская	24	16,7	4,2	50,0	29,2	
Хмельницкая	917	37,9	17,3	36,8	8,0	
Черкасская	305	29,5	5,6	54,4	10,5	
Черниговская	745	48,7	2,1	29,8	19,3	
Черновицкая	183	24,0	6,6	56,8	12,6	
Всего	Total:	8952	35,0	9,2	42,1	13,6
В среднем	Mean (± se):		26,8 ± 3,2	6,7 ± 0,9	46,8 ± 2,8	19,6 ± 2,1

в большинстве регионов Украины еще полвека назад, стали экзотикой – их еще можно найти, но буквально единичные экземпляры.

Уменьшился и разброс цифр по областям. Сейчас суммарные данные отличаются от усредненных гораздо меньше, чем раньше.

Данные по отдельным областям могут быть несколько противоречивыми, но в целом по Украине тенденции прослеживаются хорошо.

### Обсуждение

Размещение гнезд в 1930-е гг. возьмем за отправную точку. Можно сказать, что оно отражает состояние дел в “патриархальном” селе, поскольку учеты проводились в самом начале периода широкомасштабных изменений.

Как видим, первоначально практически повсеместно в Украине преобладали гнезда на постройках, прежде всего на мягких крышах жилых домов и хозяйственных



строений. В Центральной Европе (Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966; Creutz, 1988), Дании (Skov, 1999) и ряде других стран аисты также определенно предпочитали мягкие крыши. Объясняется это просто: на такой основе легко построить гнездо.

Белый аист всегда был достаточно пластичным видом в выборе мест гнездования, поэтому некоторая часть гнезд появлялась и в других местах – на деревьях, развалинах (заменявших скалы на равнине), а также скирдах соломы, кучах хвороста или навоза, вышках, памятниках и т. п. Однако доля гнезд на деревьях на большей части ареала была незначительной, а на других опорах и вовсе гнездились лишь единичные пары, т. е. такой выбор был случайностью. Повсеместно аисты охотно поселялись на искусственных гнездовьях. Во Львовском воеводстве 12,4 % гнезд были устроены птицами с помощью человека (Wodzicki, 1935). На Подолье, как писал В.Ю. Герхнер (1928), достаточно было укрепить на крыше старое колесо, чтобы аисты сразу же его заметили и внимательно осмотрели.

Интересный материал для размышлений дает соотношение числа гнезд на постройках и деревьях в различных регионах Украины в 1930-е гг. В областях на границе ареала, где происходило расселение, гнезд на постройках было или очень мало (Харьковская) или не было вовсе (Донецкая). То есть люди, не знакомые с аистами, не особо приветствовали появившихся птиц на своих домах или хлевах. Они были вынуждены строить гнезда в основном на деревьях. Очень высокий процент гнезд на деревьях и на северо-востоке, также заселенном аистами сравнительно недавно. Еще дальше на северо-восток – в Брянской области России – из 63 гнезд, учтенных в 1958 г. в двух районах, на деревьях располагались 96,9 % (Федосов, 1959).

Здесь мы имеем дело с проявлением более общей закономерности: в Европе доля гнезд белого аиста на постройках постепенно уменьшается от центральной ее

части к периферии. Не во всех направлениях это изменение идет линейно, но тенденция прослеживается достаточно четко. В таблице 5 приводятся данные о долях гнезд на постройках в различных регионах Европы в последние десятилетия XX в. Этот период не лучший для такого анализа, поскольку к этому времени во многих странах их число уже существенно сократилось, однако для более раннего временного интервала по многим регионам просто нет данных для сравнения. В тех случаях, когда есть цифры для предыдущих десятилетий, приводятся уточняющие поправки. К постройкам приплюсовано также гнездование на трубах.

Как видим, максимальна доля аистинных гнезд на постройках в Германии и сопредельных странах. Недаром одно из немецких названий белого аиста – Hausstorch, что можно перевести как “домовый аист”. В направлении на восток доля гнезд на постройках постепенно уменьшается, у границы ареала практически сходя к нулю. Причем, следует учесть, что в упомянутых областях России часть гнезд была расположена на заброшенных церквях, развалинах и других “бесхозных” строениях, а не жилых или хозяйственных постройках. Уменьшение, хотя и в меньшей степени, происходит также в направлении на запад и, отчасти, – на юг.

К этому можно добавить, что в 1930-е гг. в Восточной Пруссии из 17 328 гнезд белого аиста 88,1 % находились на постройках. Дальше на северо-восток доля гнезд на деревьях быстро возрастала: от 34,9 % в Мемельской области\* до 90,8 % в Латвии и 94,0 % в Эстонии (Ringleben, 1950).

С чем связан такой выраженный градиент? Уменьшение доли гнезд на постройках в Европе на восток и северо-восток хорошо объясняется историей расселения белого аиста.

Е.П. Спангенберг (1951) писал, что в различных частях СССР аисты предпочи-

\* Мемель – немецкое название Клайпеды.



Таблица 5

Доля гнезд белого аиста на постройках в различных регионах Европы в последние десятилетия XX в.

Proportion of nests of the White Stork on buildings in different regions of Europe in the last decades of XX century

Регион	Период	%	Источник
Португалия	1994	27,1	Rosa et al., 1999
Испания	1984	59,9	Chozas et al., 1989
Дания	1990	69	Skov, 1999
Восточная Германия	1984	63,8*	Dornbusch, 1987
Чехия	1994–1995	60,7	Rejman, 1999
Словакия	1995	24,8**	Fulín, 1999
Венгрия	1994	16***	Lovászi, 2004
Хорватия	1994–1995	70	Mužinić, 1999
Болгария	1994–1995	24,1	Petrov et al., 1999
Северо-восток Греции	1984	20,1****	Jerrentrup, 1989
Польша	1995	36,6*****	Guziak, Jakubiec, 1999
Литва	1994–1995	12	Malinauskas, Zurba, 1999
Латвия	1994	12,9	Janaus, Stīpniece, 1999
Беларусь	1994–1996	17,0	Samusenko, 1999
Западная Украина	1994–1996	15,1	наши данные
Центральная Украина	1994–1996	10,5	наши данные
Восточная Украина	1994–1996	7,6	наши данные
Брянская область, Россия	1994–1995	6,5	Косенко, 2000
Курская область, Россия	1995	4,0	Миронов, 2000
Калужская область, Россия	1994	7,7	Галчёнков, 2000б
Смоленская область, Россия	1992–2000	4,8	Бичерев, Бичерева, 2001
Московская область, Россия	1995	4,4	Дылюк и др., 2001

\* В 1958 г. – 93,5 % (Schildmacher, 1960);

\*\* В 1958 г. – 79,9 % (Fulín, 1999);

\*\*\* В 1963 и 1968 гг. – 61 % (Lovászi, 2004);

\*\*\*\* В 1970 г. – 53,2 % (Jerrentrup, 1989);

\*\*\*\*\* В 1974 г. – 60,6 % (Guziak, Jakubiec, 1999).

тают то тот, то иной тип гнездования. Однако о предпочтениях самих птиц в данном случае говорить не приходится. Соотношение мест гнездования отражает прежде всего предпочтения людей и особенности ландшафта. Белый аист – не воробей, он не может загнездиться на крыше здания, если к этому неблагоприятно относятся люди. Наиболее высокая доля гнезд на постройках наблюдается в регионах, давно заселен-

ных аистами, где на протяжении длительного времени выработались устойчивые традиции почитания птицы. В Германии даже после исчезновения мягких крыш (впрочем, они уже возвращаются снова – как новая мода) преобладают гнезда аистов на постройках, особенно в западных федеральных землях. Смена характера застройки для птиц в этом случае не стала проблемой. Просто люди стали массово



Фото 1. Гнезда на постройках встречаются все реже, но они есть. Аисты умудряются загнездиться даже на шиферных крышах.

27.06.2005 г., пгт Бородянка, Киевская область.

Здесь и далее фото автора.

Photo 1. A nest on a building with the slate roof.

строить искусственные гнездовья, размещая их опять-таки на крышах. Показательно, что в Германии способы привлечения белого аиста для гнездования на деревьях даже не рассматриваются. Как основные варианты в научной и научно-популярной литературе фигурируют гнездовья на крышах и дымоходах, реже – на столбах (см., например, Hornberger, 1967; Kaatz, 1970; Kaatz, Spange, 1980; Creutz, 1981, 1988 и др.)\*. А вот в Польше рекомендуются оба варианта (Jakubiec, Szymoński, 2000; Kaługa, 2007). В Украине две трети гнездовой делают на деревьях, на постройках их совсем мало (Грищенко, 1999). В России, у границы ареала белого аиста, гнездовья устраиваются в основном на деревьях, реже – на водонапорных башнях (Мальчевский, Пукинский, 1983; Галчёнков, 2000а и др.). Причем, преобладание искусственных гнез-

\* Что долгое время копировали наши орнитологи и природоохранники, не имея на это никаких оснований – традиции населения другие.

довый на деревьях в Прибалтике и на северо-западе России в 1930–1940-е гг. отмечал еще Х. Ринглебен (Ringleben, 1950).

Со временем, когда, с одной стороны, люди привыкли к новой птице, с другой – вслед за аистом распространялись связанные с ним традиции и верования, население могло уже более толерантно относиться к появлению гнезд на постройках. В этом отношении показателен пример

Восточной Украины. На Харьковщине гнезда на деревьях преобладали, по-видимому, изначально. Н.Н. Сомов (1897) не приводит соотношения мест гнездования белого аиста в Харьковской губернии, но в первую очередь пишет о деревьях, и гнезда на них чаще упоминаются. В 1930-е гг. гнезда на деревьях преобладали многократно (табл. 1). Однако затем доля гнезд на постройках увеличилась, в 1979 г. соотношение этих двух вариантов гнездования было почти равным – больше трети (Кривицкий, Шапоренко, 1990). То же самое, по всей вероятности, произошло и в Екатеринославской губернии. В.С. Вальх (1900) пишет, что белые аисты особенно охотно селятся на сухих деревьях у лесных сторожек. Напомним, что в более западных регионах предпочитаемыми были однозначно соломенные крыши. Однако в 1930-е гг. мы уже видим преобладание гнезд на постройках. В Донецкой области в 1940–1960-е гг. аисты также гнездились в основном на крышах (Тараненко, 1992), хотя еще в 1931 г.





были отмечены гнезда только на деревьях (табл. 1).

Еще Э. Шюц (Schüz, 1933) писал о Восточной Пруссии и Мемельской области, что на деревьях аисты гнездятся там большей частью на искусственных гнездовьях, и соотношение расположения гнезд связано с особенностями людей, а не аистов.

Влияние хозяйственного уклада и традиций местного населения на гнездование аистов хорошо иллюстрирует пример Восточной Фрисландии (северо-запад Германии). Ее жители традиционно собирали с крыш дождевую воду для различных нужд, поэтому гнезда аистов на них не приветствовались (Heckenroth, 1978). Вследствие этого в 1930-е гг. из 347 учтенных гнезд 93,7 % были на деревьях (Weigold, 1937). А в расположенном лишь немного южнее Ольденбурге в середине XX в. из 116 гнезд 64,7 % были на постройках (Tantzen, 1962). В Голландии в 1934 г. также было много гнезд на деревьях – 42,4 % (Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966). Бывали и другие крайности. В безлесной Бесарабии, наоборот, люди не позволяли аистам гнездиться на фруктовых деревьях, они поселялись в основном на постройках (Heer, Schöch, 1952).

Возможны ситуации, когда из-за негативного отношения людей аисты не могут загнеститься вообще нигде. Так было, например, в Османской империи. Греки ненавидели священную птицу турков не меньше, чем самих порабитителей. В итоге местами аисты гнездились только там, где жили турки. Греческие села легко узнавались по наличию свиней и отсутствию аистов (Kasperek, Kilic, 1989, см. также Грищенко, 1996, 2005).

В Польше также четко выделяются регионы с преобладанием различных типов гнездования белого аиста. Больше всего гнезд на постройках на севере и востоке, на деревьях – в центре и на юге. Причем местами преобладание одного типа доходило до 80–100 %. В западной части Польши эта разница была менее выражена, на юго-западе преобладали гнезда на деревьях, на

северо-западе – на постройках (Jakubiec et al., 1986; Jakubiec, Szymoński, 2000). Различия сохраняются до настоящего времени, хотя они и несколько уменьшились из-за быстрого увеличения числа гнезд на электроопорах. Больше всего аистинных гнезд на постройках сохраняется на северо-востоке Польши – в Мазурии и Подлясье (Guziak, Jakubiec, 1999). Здесь также видно влияние сложившихся традиций. Значительная часть Северо-Восточной Польши – это территория бывшей Восточной Пруссии, где белый аист был очень почитаемой птицей (см., например, Hinkelmann, 1995). К тому же плотность гнездования аистов здесь наибольшая (Guziak, Jakubiec, 1999; Jakubiec, Szymoński, 2000). Можно вспомнить и о том, что после последнего раздела Речи Посполитой и Наполеоновских войн север и запад нынешней Польши длительное время были в составе Германии, юг – Австро-Венгрии, а центральная часть – России. За сотню лет неминуемо возникли различия в культуре и менталитете. Так, есть они, например, между жителями западных областей и остальной территории Украины. На юге и юго-западе Польши различия в местах гнездования аистов могут быть связаны также и с историей расселения. Еще в XIX в. в этих регионах они гнездились лишь в предгорьях, не поднимаясь выше 300 м н. у. м. Расселение в Карпатах и Судах началось лишь в 1920–1930-е гг. (Jakubiec, Szymoński, 2000; Tryjanowski et al., 2005; Wuczyński, 2006). Плотность гнездования на юге и юго-западе остается минимальной (Guziak, Jakubiec, 1999).

В Белоруссии доля гнезд на постройках уменьшается как с запада на восток, так и с юга на север. В 1967 г. в Брестской области их было 66,7 %, в Гомельской – 36,4 %, в Гродненской – 19,4 %, в остальных – от 4,9 до 9,0 % (Долбик, 1974). В последующие десятилетия разница в значительной степени нивелировалась, но и в 1994–1996 гг. наибольшее количество гнезд на постройках было в Брестской области, наименьшее – в Витебской и Могилевской (Samusenka,



1999). М.С. Долбик (1974) и И.Э. Самусенко (1992) объясняют эти различия особенностями ландшафта. Ландшафт, несомненно, играет существенную роль в выборе аистами мест для гнездования. В степных областях им сложнее найти подходящее дерево, чем в Лесостепи или Полесье, поэтому и гнезд на деревьях там меньше. В Гомельской области наибольшая доля гнезд на деревьях оказалась в районах с более высокой облесенностью (Кусенков, 1992).

Однако количество гнезд на постройках зависит не только от типа ландшафта и выбора самих птиц, но и от отношения людей. А вот история расселения аистов и в этом случае хорошо все объясняет. Происходило оно как раз с запада на восток и с юга на север. В регионах, заселенных птицами раньше, гнезд на постройках больше. К тому же, если рассматривать явление в динамике, хорошо видно, что соотношение мест гнездования аистов изменялось нелинейно и гораздо быстрее, чем менялся ландшафт под влиянием человеческой деятельности.

В Украине последнюю сотню лет это соотношение изменялось непрерывно. В середине XX в. постепенно уменьшается количество гнезд на постройках и – как единственно возможная в то время альтернатива – увеличивается их число на деревьях. Связано это с изменением характера застройки населенных пунктов и практически полным исчезновением мягких крыш по мере повышения благосостояния людей. Однако не это было главным. В Германии, как уже говорилось, исчезновение мягких крыш на аистах отразилось мало. В гораздо большей степени повлияли изменения психологии и традиций людей. Кардинальная их ломка произошла в 1920–1930-е гг. Если раньше гнездо белого аиста на крыше считалось благом, привлечение его на гнездование было вообще когда-то своеобразным элементом аграрной магии (Грищенко, 1998а, 2005), то теперь это превращается в анахронизм и обузу.

Еще А.В. Носаченко (в печати) отмечал, что в 1920-х гг. разорение гнезд каких-либо

птиц стало делом повсеместным. Чувство любви и покровительства к аистам, гнездившимся на крышах человеческого жилья, было утрачено, так же как и суеверный страх перед ними и чувство греха. Перекрывавая крыши сараев в колхозах, аистинные гнезда безжалостно сбрасывали (Грищенко, 1996, 2005). Видимо, строители новой жизни их также считали пережитком прошлого. Естественно, все это сыграло свою роль. Тем более, что благополучие аистов держалось не только на любви к этим птицам, но и на суевериях. Разорить гнездо или убить птицу означало накликать всевозможные беды.

Со временем возникли проблемы и с гнездованием на деревьях – больших деревьев с обломанными стволами или крупными ветвями становилось все меньше, а искусственных гнездовий на них строили очень мало. Однако в послевоенные десятилетия возможности выбора у аистов расширяются – появляются еще два варианта гнездования: столбы линий электропередачи и связи и водонапорные башни. Птицы освоили их очень быстро, и соотношение мест гнездования начало стремительно меняться. Количество гнезд на постройках по-прежнему уменьшалось, однако вскоре снижаться начала и доля гнезд на деревьях.

Опоры ЛЭП аисты быстро освоили по всему ареалу. Сроки и темпы перехода на новый тип гнездования зависят от времени и степени электрификации региона и доступности пригодных для гнездования традиционных мест. В Великопольше, например, количество гнезд на столбах коррелирует со степенью и временем электрификации местности (Ptaszyk, 1994). В Украине быстрее всего увеличивалась доля гнезд на столбах в южных степных областях. В Польше наибольший ее рост отмечается в регионах, где преобладали гнезда на постройках (Guziak, Jakubiec, 1999).

Раньше всего гнезда на столбах появились в промышленно развитых странах Европы. В Дании еще в 1919 г. найдено первое гнездо на телеграфном столбе, в



1920-е гг. такие гнезда уже не были редкостью. В 1960 г. на столбах гнездились 12 % аистов (Skov, 1999). Позже эти птицы освоили и линии электропередачи. Первые, тогда еще единичные, случаи гнездования на электролиниях отмечены в Центральной Европе в 1920–1930-е гг. (Brinkmann, 1935; Creutz, 1988).

В Словакии в 1958 г. гнезда на опорах электролиний составляли уже 0,5 % (Stollmann, 1989), в ГДР – 0,6 % (Creutz, 1986). В Венгрии во время учета в 1963 г. гнезда на электролиниях еще не были зарегистрированы, а в 1968 г. их доля уже составляла 2,1 % (Jakab, 1986), т. е., видимо, аисты начали гнездиться на них где-то в середине 1960-х гг. В 1974 г. в Польше уже было 4,0 % гнезд на столбах (Guziak, Jakubiec, 1999), в Латвии – 1,1 (Janaus, Stīrniece, 1999). В Армении в 1960-е гг. уже существовали колонии аистов на опорах контактной сети железной дороги (Геевская, 1970).

Когда в Украине белые аисты начали гнездиться на столбах, отследить в деталях невозможно из-за отсутствия данных. Попробуем это определить по общим тенденциям и имеющимся фрагментарным сведениям. Как видно из приведенной выше информации, в некоторых странах Центральной и Восточной Европы аисты начали гнездиться на столбах электролиний во второй половине 1950-х гг., в других – в 1960-х или начале 1970-х гг. В Украине Н.И. Гавриленко (1968) нашел гнезда аистов на столбах в Полтавской области в 1964 г. В начале 1970-х гг. в Центральной Украине их доля уже весьма существенна и быстро возрастает. В Донецкой области первое гнездо на металлической опоре ЛЭП отмечено в 1975 г. (Тараненко, 1992). Видимо, первые гнезда на столбах электролиний появились в Украине где-то в начале 1960-х или конце 1950-х гг., а массовый переход на них начался во второй половине 1960-х – первой половине 1970-х гг.

Последние десятилетия рост количества гнезд белых аистов на электролиниях происходит практически повсеместно, причем



Фото 2. Аисты освоили для гнездования и опоры высоковольтных ЛЭП.

7.07.2005 г., с. Сувид, Киевская область.  
Photo 2. A nest on high-voltage line.

у обоих подвидов. Чаще всего птицы селятся на столбах линий низкого напряжения, наиболее распространенных в сельской местности, но освоили они и опоры высоковольтных ЛЭП (фото 2) и контактную сеть железных дорог.

В Польше доля гнезд на столбах к 1995 г. увеличилась до 36,7 % (Guziak, Jakubiec, 1999), в Латвии – до 43,0 % (Janaus, Stīrniece, 1999). В Венгрии в 2000 г. на столбах было уже 76,9 % гнезд (Lovászi, 2001). Аналогичные тенденции отмечены в Армении (Адамян, 1990), Болгарии (Petrov et al., 1999), Греции (Jerrentrup, 1989), Португалии (Rosa et al., 1999), Румынии (Weber, 1999), Узбекистане (Shernazarov, 1999) и других странах.

Причем наиболее быстрые изменения происходят в последние десятилетия. Так, на востоке Польши доля гнезд на столбах выросла с 9,6 % в 1985 г. до 61,4 % в 2005 г.



(Daniluk et al., 2006), в Югославии – с 1 % в 1984 г. до 60 % в 1996 г. (Pelle, 1999).

С чем связан столь массовый переход аистов на столбы электролиний? Он обуславливается действием ряда факторов.

Первое – столб представляет собой достаточно удобное место для гнездования белого аиста, во многом более подходящее, чем дерево. К нему обычно свободный подлет со всех сторон. Причем это не меняется со временем. Постоянная проблема гнезд на живых деревьях – отрастание вокруг веток. Нередко аисты вынуждены бросать занимавшиеся много лет жилища только потому, что просто не могут к ним пробраться. Гнездам на сухих деревьях это не грозит, но они недолговечны, потому что основание рано или поздно разрушается. Столб же – прочная и надежная опора. С него хороший обзор во все стороны, никто не подберется незамеченным – ни по земле, ни по воздуху. В гнездо на столбе не залезет четвероногий хищник. Угрозу для птенцов аиста могут представлять, например, куницы (Gronefeld, 1975; Creutz, 1988). Да и для человека гнездо на столбе недоступно без специальных приспособлений. На дерево, крышу или водокачку забраться намного проще.

Более удобны в этом отношении разве что трубы, но их мало.

Второе – дефицитность традиционных мест гнездования (постройки, деревья, места – скалы). В той или иной степени она проявляется на большей части ареала. Причем дефицитность эта возрастает в связи с ростом численности белого аиста в последнее время. По-видимому, именно поэтому ускорились темпы “электрификации” аистов во многих странах.

Показательно, что там, где существует значительный избыток других оснований для постройки гнезд, птицы поселяются на столбах не столь часто. Так, у северо-восточной границы ареала в России, где плотность популяции очень низкая, большинство гнезд расположено на водонапорных башнях и деревьях, часто использовались

заброшенные церкви (Галчёнков, 2000б; Дылюк, 2000; Николаев, 2000; Нумеров, Макагонова, 2000; Сарычев, 2000; Дылюк и др., 2001 и др.). Интересно, что в Чехии аисты нашли другую замену гнездованию на деревьях. С 1934 по 1984 гг. их доля существенно уменьшилась, зато увеличилось количество гнезд на трубах построек и фабрик (Rejman, 1986). В 1994–1995 гг. на разного рода трубах в Чехии находилось 53,2 % гнезд, а на опорах линий электропередачи и связи – лишь 9,7 % (Rejman, 1999). Правда, аистов в Чехии сравнительно немного – в 1994 г. гнездились 853 пары, плотность гнездования – 1,1 пар/100 км<sup>2</sup> (Rejman, 1999). При большей плотности труб на всех бы не хватило.

Меньше аистов гнездится на электролиниях и там, где массово устраиваются искусственные гнездовья. В Словакии вообще удалось переломить тенденцию. Благодаря широкой кампании по постройке искусственных гнездовий при поддержке государства количество гнезд на них увеличилось с 2,5 % в 1984 г. до 37,0 % в 1995 г. Зато доля гнезд на столбах уменьшилась с 38,0 % до 25,1 % (Fulín, 1999).

Еще один важный фактор, на который как-то мало обращают внимания, – столбы представляют собой практически неограниченный ресурс для гнездования белого аиста. Они есть, по сути, на любой улице любого села или города, достаточно их и за пределами населенных пунктов. Не на всех электроопорах можно построить гнездо, однако пригодных намного больше, чем аистов.

Благодаря разветвленной сети электролиний аисты имеют больше возможностей выбирать место для гнездования исходя не только из самой возможности построить гнездо, но и более важных потребностей. Прежде всего, это расстояние до кормовых угодий и их богатство, от чего напрямую зависит успешность размножения. Особенно актуально это в местах с высокой плотностью популяции и значительной конкуренцией за гнездовья, а также местностях



с бедной кормовой базой. Исследования на Эльбе в Германии показали, что среднее расстояние от гнезда до мест сбора корма обратно пропорционально количеству выращенных птенцов (Dziewiaty, 1999). В Польше обнаружена достоверная корреляция между числом вылетевших птенцов и долей влажных лугов, болот и водоемов на гнездовой территории (Nowakowski, 2003).

То есть, собственно говоря, закрепление такого типа гнездования способствует естественный отбор.

Другой механизм, способствующий этому, – гнездовой консерватизм. У белых аистов он достаточно выражен. По данным кольцевания, большинство их гнездится не далее 50–100 км от места рождения. Обычно прилетевшие весной птицы поселяются если не в прошлогодних гнездах, то поблизости от них (Zink, 1967; Meybohm, Dahms, 1975; Schulz, 1998). В Западной Франции в среднем  $87,5 \pm 21,4$  % аистов гнездились в следующем году в том же месте (Barbraud et al., 1999). Известны случаи, когда птица занимала одно и то же гнездо более 10 лет подряд (Creutz, 1988). При создании водохранилищ на Днепре аисты некоторое время возвращались на затопленные территории, пока уровень воды был небольшим. Птицы гнездились на оставшихся среди воды постройках, холмиках, пнях, выброшенных деревьях. Оставили они старые места лишь после полного их затопления (Гавриленко, 1968; Клестов, 1983). При разрушении старого гнезда аисты обычно стремятся поселиться поблизости, т. е. фактически на том же гнездовом участке. В настоящее время они могут практически повсеместно построить новое гнездо на столбе, расположенном неподалеку от старого места гнездования, а вот подходящее дерево или другое основание для гнезда в желаемом месте оказывается не так уж часто. Поэтому при замещении старых мест гнездования и происходит чаще всего переселение на столбы. Конечно, бывает и обратное. Так, в 2007 г. в с. Таценки Обуховского района Киевской области гнездо

со столба электролинии было перемещено на искусственное гнездовье на крыше расположенного рядом сарая. К сожалению, это исключение, а не правило.

Белый аист оказался достаточно пластичным видом, чтобы в очередной раз приспособиться к кардинальным изменениям среды обитания человеком. Судя по значительному росту численности в последние десятилетия, отрицательного влияния на вид в целом массовое гнездование на электролиниях не оказывает. Более существенным фактором в этом отношении являются условия зимовки (см. Грищенко, 2004, 2005).

Проблемы все же есть. Гнездование аистов на линиях электропередачи нельзя назвать удачным выбором ни с точки зрения интересов человека, ни для безопасности самих птиц. Гнезда на опорах электролиний могут вызывать перебои в энергоснабжении, что вызывает вполне понятные нарекания энергетиков. По этой причине гнезда со столбов нередко сбрасываются. Собственно говоря, по соответствующим инструкциям их там быть не должно. Массового уничтожения гнезд не происходит по двум причинам. Во-первых, в своей массе население Украины относится к аистам достаточно тепло. Во-вторых, перефразируя известное изречение, можно сказать, что у нас “суровость инструкций компенсируется необязательностью их исполнения”.

Известно немало случаев загорания гнезд на столбах от короткого замыкания (Грищенко, 1996, 2005). Если это случается во время размножения, погибают яйца, птенцы, а иногда и взрослые птицы.

Несчастные случаи на ЛЭП практически по всему ареалу является основной причиной гибели аистов, особенно недавно покинувших гнездо слетков. В Украине в 1986–1989 гг. из 489 случаев гибели взрослых аистов с известной причиной 64,0 % пришлось на ЛЭП. Среди жертв электролиний 80,8 % погибли на опорах от поражения током и 19,2 % разбились о провода. Наибольшую опасность электролинии представляют для молодых плохо летаю-





Фото 3. Типичное место гнездования белого аиста в бывшем СССР: водонапорная башня на ферме.

7.07.2005 г., с. Сувид, Киевская область.

Photo 3. A typical nest site of the White Stork in former USSR: a water tower on a farm.

щих птиц: 72,8 % случаев приходится на аистов, недавно покинувших гнездо (Грищенко, Габер, 1990). Аналогичная ситуация в других странах – больше всего взрослых аистов погибает на ЛЭП, наибольшую опасность они представляют для молодых еще плохо летающих птиц. Это отмечено в Болгарии (Нанкинов, 1992), Венгрии (Lovász, 1998), Германии (Riegel, Winkel, 1971; Fiedler, Wissner, 1980), Испании (Garrido, Fernández-Cruz, 2003), Польше (Jakubiec, 1991), Словакии (Fulín, 1984), Швейцарии (Moritzi et al., 2001).

Понятно, что аистам лучше держаться подальше от электролиний.

Можно услышать, что аисты сейчас предпочитают гнездиться на столбах. Однако судить о предпочтениях по одной лишь частоте гнездования не корректно. Здесь нужен такой же подход, как и при изучении избирательности питания: оно оценивается по соотношению встречаемости объек-

та в пище и в природе. И в случае с аистами нужно определять соотношение потенциальных и реализованных мест гнездования. Тогда столбы, учитывая их количество, окажутся далеко не на первом месте.

Как показывают наблюдения в зоне роста численности, аисты используют все существующие возможности для постройки гнезд в равной мере, и их размещение отражает не столько предпочтения птиц, сколько со-

отношение этих возможностей (Грищенко, 1998б, 2005). Нет также особых различий и в заселяемости разных вариантов искусственных гнездовий (Грищенко, 1999).

Если говорить о предпочтениях аистов, то, пожалуй, одним из излюбленных оснований для постройки гнезда в наших условиях можно считать водонапорную башню Рожновского (фото 3). В некоторых местах сложно найти водокачку без аистиного гнезда. Причину этого понять несложно. Во-первых, на плоской ровной крыше легко построить гнездо. Причем на это нужно намного меньше материала и усилий, чем на постройку гнезда, например, на столбе или в развилке дерева. Новые гнезда на водокачках могут быть едва заметны. Во-вторых, водонапорные башни располагаются большей частью возле ферм, а те, в свою очередь, поблизости от лугов и пастбищ – основных кормовых биотопов белых аистов. Этот тип гнездования специфичен для





бывшего СССР, в других странах водокачки имеют другую форму и столь массового гнездования аистов на них нет. Гнездятся эти птицы и на других типах водонапорных башен с плоской верхушкой, но гораздо реже, чем на башнях Рожновского.

Анализируя данные учетов и литературные источники, несложно заметить, что доля гнезд на водонапорных башнях также имеет существенные региональные различия. В Украине она наибольшая в восточной части страны и в южных степных областях. В Белоруссии – на севере, в Витебской области (Samusenko, 1999). В России местами это вообще основной тип гнездования, в некоторых областях доля гнезд на водокачках достигает 70–90 % (Галчѣнков, 2000б; Голубев, 2000; Дылюк, 2000; Николаев, 2000; Дылюк и др., 2001; Гудина, 2003 и др.).

Причин существования этих региональных различий две. Первая – чисто арифметического свойства. Водонапорных башен немного: обычно 1–2 на село, редко 3–5 и совсем редко еще больше. Численность же аистов в благоприятных местах может достигать десятков пар в одном населенном пункте. Именно поэтому доля гнезд на водокачках наибольшая там, где плотность гнездования аистов невысока. Вторая причина – большая дефицитность традиционных мест гнездования в безлесных регионах и у границы ареала. В данном случае может сказываться еще и то, что на границе ареала гнезда аистов на столбах чаще сбрасываются людьми, чем там, где к птицам давно привыкли. Возможность выбора еще сужается.

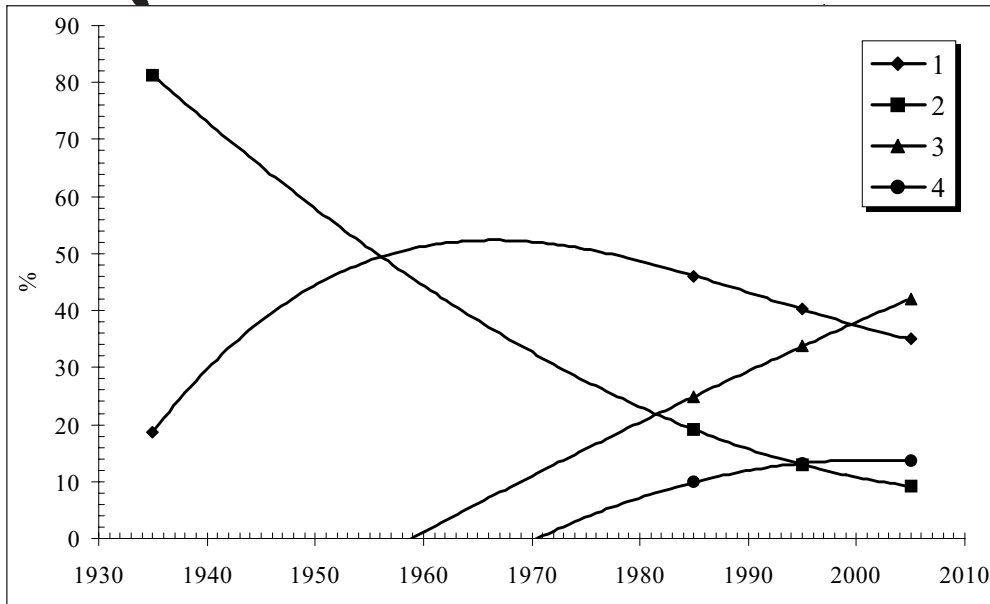
На водонапорных башнях аисты начали гнездиться позже, чем на столбах. В 1968 г. гнездо на водокачке появилось в Московской области (Дылюк, Галчѣнков, 2000). В начале 1970-х гг. такие гнезда уже были в Центральной Украине. В Калужской области гнезда на водокачках начали появляться примерно с 1973 г., вскоре после начала их установки (Галчѣнков, 2000б). В Орловской области первое гнездо отмечено в 1975

г. (Грабилина, 1991), в Донецкой – в 1976 г. (Тараненко, 1992). По-видимому, в Украине аисты начали осваивать водонапорные башни где-то в конце 1960-х или начале 1970-х гг., а массовое гнездование на них началось в 1970-е гг.

Доля гнезд на водокачках росла очень быстро, особенно в южных и восточных областях, но темпы роста вскоре замедлились. Ко времени последнего учета в некоторых областях их процент даже уменьшился. Связано это с тем, что таких сооружений все-таки сравнительно немного. “Насыщение” наступило очень быстро.

В дальнейшем можно ожидать уменьшения доли гнезд на водонапорных башнях. Во многих местах животноводческие фермы заброшены, водокачки постепенно разрушаются или демонтируются. Животноводство в стране рано или поздно возродится, а вот колхозные фермы с их инфраструктурой – вряд ли, поэтому количество водонапорных башен существенно уменьшится. Оставшиеся “бездомными” аисты опять-таки скорее всего загнездятся поблизости на столбах. Новые водокачки появляются в дачных поселках и коттеджных городках, но их обитатели аистов не особо жалуют.

Детально проследить происходившие изменения, к сожалению, невозможно из-за имеющейся “дыры” в четыре десятилетия. Однако можно попытаться хотя бы приблизительно определить тренды при помощи математического моделирования. Для этого мы использовали аппроксимацию полиномом шестой степени в MS Excel (рис.). Данные сгруппированы по десятилетиям. Во всех случаях  $R^2 = 1,0$ . Полученные линии трендов хорошо согласуются с эмпирическими данными и проведенным выше анализом. Линии трендов показывают, что доля гнезд на постройках непрерывно уменьшалась, при этом скорость изменения постепенно снижалась. Количество гнезд на деревьях увеличивалось, достигнув максимума в 1960-е гг., затем пошло на спад. Как раз в это время аисты начали



Изменения расположения гнезд белого аиста в Украине (аппроксимация полиномом).  
Changes in nest location of the White Stork in Ukraine (polynomial approximation).

1 – деревья trees; 3 – столбы electricity poles;  
2 – постройки buildings; 4 – водонапорные башни water towers.

массово гнездиться на столбах электролиний, а немного позже – и на водонапорных башнях. Конечно, это лишь абстракция, в реальности изменения в 1940–1960-е гг. могли происходить не столь плавно.

Интересно, что доли трех вариантов гнездования из четырех изменялись нелинейно, а вот в случае со столбами четко выражен быстрый прямолинейный рост. Это подтверждает высказанный выше аргумент о неограниченности этого ресурса гнездования для аистов. Динамика количества гнезд на столбах описывается уравнением линейной регрессии ( $R^2 = 1,0$ ;  $p < 0,01$ ):  
 $y = 0,86x - 1682,13$

То есть каждое десятилетие 8,6 % украинской популяции аистов переходят к гнездованию на столбах электролиний. И этот процесс будет продолжаться в дальнейшем, если не наступят кардинальные изменения. Можно ожидать, что в следующем десятилетии доля гнезд на электроопорах в целом по Украине превысит половину.

Изменение доли гнезд на постройках за 70 лет также можно описать уравнением линейной регрессии ( $R^2 = 0,98$ ;  $p < 0,02$ ):  
 $y = -1,08x + 2174,15$

В среднем за десятилетие примерно десятая часть аистов прекращала гнездиться на постройках.

\* \* \*

Получается, что в Украине в XX в. деревья оказались для белого аиста лишь временным замещающим типом гнездования, что хорошо иллюстрируют линии трендов (рис.). Когда появились новые возможности для постройки гнезд, птицы сразу же стали массово их использовать. Собственно, все вернулось на круги своя. В патриархальном селе аисты имели возможность загнездиться практически на любой крыше\*, сейчас для них богатый выбор всевоз-

\* По свидетельству В.П. Храневича (1929), в селах по Южному Бугу почти каждая постройка была увенчана гнездом белого аиста.



можных опор электролиний. Причем, их намного больше, чем крыш. То есть, по сути, столбы и водонапорные башни заменили аистам потерянные мягкие крыши.

Из всего выше сказанного напрашивается интересный вывод. После того как белый аист стал синантропной птицей, деревья для него были лишь второстепенным, обычно замещающим, типом гнездования. Везде, где позволяли люди, птицы селились в основном на постройках. Это объясняется не какой-то “нелюбовью” аистов к деревьям, а именно соотношением возможностей, о котором говорилось выше.

Чтобы понять суть, достаточно представить себе улицу старого украинского села – мазанки и сараи, крытые соломой, а вдоль улицы ряд тополей, верб или других крупных деревьев. На любой из соломенных крыш аисты в состоянии построить гнездо, но на дереве просто так они этого сделать не могут – для этого нужно как минимум обломать или обрезать ветки, да еще и не всякое из обломанных деревьев годится для гнездования. Сейчас картина несколько изменилась – соломенных стрех нет, деревьев стало меньше, зато вдоль улицы тянется электролиния в 220 В, на любом из столбов которой можно построить гнездо.

Когда появляется возможность гнездиться на деревьях, аисты вполне охотно это делают. Так, в 1997 г. в некоторых районах Волыни пронеслась сильная буря, оставившая после себя множество сломанных деревьев. В следующем году на многих из них появились гнезда аистов (Шкаран, 1999). Однако, таких гнезд хватает, как правило, ненадолго. В течение нескольких лет они или обрастают ветками, или деревья полностью усыхают и со временем падают. Кроме того, сломанные деревья часто попросту срезаются людьми. Гнезда на постройках, даже соломенных крышах, более долговечны. На капитальных же сооружениях места гнездования могут существовать не только десятки, но и сотни лет. Так, в Чехии 1,9 % учтенных в 1984 г. гнезд были известны еще с XIX в. Старейшее гнездо



Фото 4. Платформа, поднимающая гнездо на столбе над проводами.

19.07.2007 г., с. Семиполки, Киевская обл.  
Photo 4. A platform elevating the nest on pole above the wires.

появилось аж в 1834 г. (Rejman, 1986). Гнезда, занимавшиеся с конца XIX в., были и в Винницкой области (Жилин, Лебедева, 1975). В Центральной Европе есть места гнездования, известные еще со средних веков (Creutz, 1988; Грищенко, 2005).

Именно наличием – и использованием – разных возможностей и объясняется то, что аисты по-прежнему гнездятся в разных местах, а не переселились все за несколько лет на столбы.

### Заключение

Прогноз, к сожалению, однозначный и неутешительный – будет происходить дальнейшая “электрификация” аистов. Рецепт лечения этой “болезни” также один единственный – широкомасштабная постройка искусственных гнездовий. Нужно предложить аистам достаточное количество аль-



тернативных мест гнездования. Пример Словакии обнадеживает. В Украине есть большой простор для деятельности в этом направлении. По данным двух последних учетов, доля гнезд белого аиста на искусственных гнездовьях в нашей стране составляет всего лишь порядка 8,5 %. Эта цифра может быть несколько занижена, поскольку искусственные гнездовья не всегда учитывались, но вряд ли она превышает 10 %. Во Львовском воеводстве 75 лет назад гнездовий было больше.

В Украине есть опыт проведения акций по постройке искусственных гнездовий для белого аиста, возрождения старых народных традиций помощи этой птице, например, операция “Лелека” в Киевской области, “Год белого аиста” и т. п. (Борейко и др., 1988; Грищенко, 1991, 1996; Грищенко и др., 1992а). Методика постройки гнездовий хорошо известна и отработана в разных странах, дело только за реализацией.

Важно также постоянное “шефство” над существующими гнездами – укрепление и ремонт, замена находящихся под угрозой падения, обрезание отросших вокруг веток и т. п. Немало аистинных гнезд на деревьях остаются пустовать только потому, что вокруг них образовался “частвокол” из молодых побегов. Гнезда на столбах электролиний можно поднимать над проводами (фото 4) или переносить на построенные рядом искусственные гнездовья. То же касается и гнезд на действующих дымоходах.

Хороший пример в этом отношении – Польша. С 1994 г. члены общества друзей природы “pro Natura”, а с 1999 г. – общества “Wocian” совместно с работниками энергослужбы проводят активную работу по защите находящихся под угрозой гнезд белого аиста. Гнезда, построенные прямо на проводах, поднимаются на полметра на металлическую платформу, укрепляемую на верхушке столба. Эффективность этого способа оказалась очень высокой: более 80 % таких гнезд заняты птицами сразу после возвращения весной. Причем работа была начата природоохранниками, но в пос-

леднее время электрики проводят ее и самостоятельно. В 1999–2006 гг. в Мазовецком воеводстве было установлено 1078 платформ на столбах, а также устроены сотни искусственных гнездовий в других местах (Kaługa, 2006).

В Венгрии с 1980 по 2002 гг. на столбах электролиний было установлено 5650 гнездовых платформ, поднимающих гнезда над проводами (Lovász, 2004). В 1994 г. на них находилось 2095 жилых гнезд – 40,2 % от общего количества (Lovász, 1999).

Полностью решить проблему гнездования аистов на линиях электропередачи вряд ли удастся, но продуманный комплекс мероприятий поможет свести остроту ее к минимуму.

### Благодарности

Искренняя признательность всем участникам учетов белого аиста, без чьей бескорыстной помощи был бы невозможен сбор столь обширной информации. Помощь в получении данных по западным областям Украины оказали Р. Profus (Краков) и J. Büki (Будапешт), за что также выражаем им нашу благодарность.

### ЛИТЕРАТУРА

- Аверин Ю.В., Ганя И.М., Успенский Г.А. (1971): Птицы Молдавии. Кишинев: Штиинца. 2: 1-236.
- Адамян М.С. (1990): Численность и некоторые особенности популяции белого аиста в Армении. - Аисты: распростран., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 46-51.
- Антонюк Ю.М. (1992): Численность белого аиста на Тернопольщине. - Аисты: распростран., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 29-30.
- Аппак Б. (1988): Здравствуй, аист! - Крымская правда. 18.07.
- Бичерев А.П., Бичерева М.А. (2001): Белый аист Смоленщины: численность, пространственная структура. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Матлы междунар. конфер. (XI орнитологич. конфер.). Казань: Матбугат йорты. 94-95.
- Борейко В.Е., Грищенко В.Н., Серебряков В.В. (1988): Год белого аиста на Украине. - Природа. 6: 114-115.
- Вальх В.С. (1900): Материалы для орнитологии Екатеринославской губернии. Наблюдения 1892–



- 1897 гг. - Тр. Об-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 34: 1-90.
- Великохатко Х.Д. (1927): Птахи Білоцерківщини. - Білоцерківщина. Біла Церква. 1 (3): 1-57.
- Ветров В.В., Милобог Ю.В., Стригунов В.И. (2004): Новые данные о редких и малочисленных птицах Крыма (по материалам экспедиций 2004 г.). - Беркут. 13 (2): 295-297.
- Габер Н.А. (1990): Современное состояние популяции и некоторые особенности экологии белого аиста в степной зоне Украины. - Аисты: распротр., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 68-73.
- Гавриленко Н.И. (1968): Экологические заметки о птицах Украины. - Орнитология. М.: МГУ. 9: 343.
- Галчѐнков Ю.Д. (2000а): К опыту привлечения белого аиста на искусственные гнездовья. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 53-57.
- Галчѐнков Ю.Д. (2000б): Мониторинг популяции европейского белого аиста в Калужской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 132-151.
- Гевская Е.А. (1970): Аисты на высоковольтной линии. - Природа. 6: 101.
- Герхнер В.Ю. (1928): Матеріяли до вивчення птахів Поділля. - 36. праць Зоол. музею. 5: 151-192.
- Голубев С.В. (2000): Белый аист (*Ciconia ciconia* L.) в Ярославской области: история и современное состояние. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 100-105.
- Граблина М.В. (1991): Новые и редкие виды птиц Орловской обл. - Орнитология. М.: МГУ. 25: 151-153.
- Гренюх П.В. (1992): Некоторые аспекты гнездования белого аиста на Малом Полесье. - Аисты: распротр., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 74-76.
- Грищенко В.Н. (1991): Проведение "дезвизных годов" по охране редких видов птиц на Украине. - Матлы 10 Всес. орнитол. конф., Витебск, 17-20 сент. 1991 г. Минск: Наука і тэхніка. 2 (1): 170-171.
- Грищенко В.М. (1996): Білий лелека. Чернівці. 1-127.
- Грищенко В.Н. (1998а): Белый аист в мифологии европейских народов и современные представления о происхождении индоевропейцев. - Беркут. 7 (1-2): 120-131.
- Грищенко В.М. (1998б): До екології білого лелеки в зоні росту чисельності. - Мат-ли III конфер. молодих орнітологів України. Чернівці. 31-34.
- Грищенко В.Н. (1999): Постройка и заселение искусственных гнездовий для белого аиста в Украине. - Беркут. 8 (2): 203-212.
- Грищенко В.Н. (2004): Динамика численности белого аиста в Украине в 1994-2003 гг. - Беркут. 13 (1): 38-61.
- Грищенко В.М. (2005): Чарівний світ білого лелеки. Чернівці: Золоті литаври. 1-160.
- Грищенко В.Н., Борейко В.Е., Дремлюга Г.Н., Галинская И.А., Листопад О.Г. (1992а): Опыт проведения операции "Лелека" в Киевской области. - Аисты: распротр., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 85-95.
- Грищенко В.Н., Габер Н.А. (1990): Соотношение причин гибели взрослых белых аистов и их птенцов на Украине. - Аисты: распротр., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 90-93.
- Грищенко В.М., Гаврилюк М.Н., Яблоновська-Грищенко Є.Д. (1998): Нові дані про рідкісних видах птахів існуючих і проєктованих охоронюваних природних територій межиріччя Дніпра і Десни. - Роль охоронювальних природних територій у збереженні біорізноманіття. Мат-ли конфер., присвяч. 75-річчю Канівського природного заповідника, м. Канів, 8-10 вересня 1998 р. Канів. 178-180.
- Грищенко В.Н., Серебряков В.В., Борейко В.Е., Грищенко И.А. (1992б): Современное состояние популяции белого аиста (*Ciconia ciconia*) на Украине. - Рус. орн. журн. 1 (2): 147-156.
- Гудина А.Н. (2003): Редкие и малоизученные птицы среднего течения р. Ворона. - Экология и эволюция животных. Рязань. 41-45.
- Долбик М.С. (1959): Птицы Белорусского Полесья. Минск. 1-268.
- Долбик М.С. (1974): Ландшафтная структура орнитофауны Белоруссии. Минск. 1-309.
- Дылюк С.А. (2000): Состояние популяции белого аиста в европейской части России по данным всероссийского учета 1994-1997 гг. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 42-52.
- Дылюк С.А., Галчѐнков Ю.Д. (2000): История расселения белого аиста в России. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 21-41.
- Дылюк С.А., Халтурина Ю.Л., Погорелов А.К. (2001): Белый аист (*Ciconia ciconia*): новые данные по гнездованию в Московской области. - Орнитология. М.: МГУ. 29: 223-228.
- Жилин Е.И., Лебедева М.И. (1975): Перепись белых аистов. - Природа. 7: 29-31.
- Емельяненко П.Г. (1916): Птицы Остерского уезда Черниговской губернии. - Птицевед. и птицеводство. 7 (3): 106-172.
- Загороднюк І., Ільїна Ю. (2006): Нові дані про гніздування лелеки білого, *Ciconia ciconia* (Ciconiiformes, Ciconiidae), на сході України. - Вестн. зоол. 40 (5): 456.
- Клестов Н.Л. (1983): Орнитофауна Среднего Днепра и ее изменение под влиянием гидростроительства. - Дисс. ... канд. биол. наук. Киев. 1-251.
- Козлова А.З., Ярмоленко Б.Н. (1977): Распространение белого аиста в Кировоградской области. - VII Всесоюз. орнитол. конфер. Тез. докл. (Черкассы, 27-30 сентября 1977 г.). Киев: Наукова думка. 1: 69-70.
- Косенко С.М. (2000): Белый аист в Брянской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 156-160.





- Костогриз Л.А., Костогриз А.Л. (2005): До біології лелеки білого (*Ciconia ciconia*) в Барському районі Вінницької області. - Современные проблемы зоологии и экологии (Мат-лы междунар. конфер., посвящ. 140-летию основания Одесского нац. ун-та им. И.И. Мечникова, кафедры зоологии ОНУ, Зоологического музея ОНУ и 120 годовщине со дня рождения заслуж. деятеля науки УССР, проф. И.И. Пузанова). Одесса: Феникс. 134-136.
- Кривицкий И.А., Шапоренко С.А. (1990): Современное состояние численности и распространение белого аиста в Харьковской области. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 97-101.
- Кришталь К. (1931): Про облік чорногузів. - Укр. мисливць та рибалка. 4: 32-33.
- Кусенков А.Н. (1992): Плотность гнездования и распределение белого аиста на территории Гомельской области. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 101-108.
- Лебедева М.И. (1960): О численности белого аиста в СССР. - Орнитология. М.: МГУ. 3: 413-419.
- Лебедева М.И. (1986): Численность белого аиста в СССР. - Изучение птиц СССР, их охрана и рац. использование: Тез. докл. 1-го съезда ВОО и IX Всесоюзн. орнитол. конфер. Л. 2: 15-16.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. (1983): Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: ЛГУ. 1: 1-480.
- Миронов В.И. (2000): Численность и распределение белого аиста в Курской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 163-166.
- Нанкинов Д. (1992): Картина гибели белых аистов от электропроводов в Болгарии. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 114-120.
- Николаев В.И. (2000): Расселение белого аиста (*Ciconia ciconia* L.) в Тверской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 95-98.
- Носаченко А.В. (в печати): Орнитофауна окрестностей Погребца (Винницкая область) в 1918-1921 гг. - Авифауна України. 4.
- Нумеров А.Д., Макагонова О.Б. (2000): Особенности гнездования белого аиста в Воронежской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 174-175.
- Орлов П.П. (1948): Орнитофауна Черкаського району. - Наук. зап. Черк. держ. пед. ін-ту. 2 (2): 1-117.
- Самусенко И.Э. (1992): Некоторые особенности распространения и экологии белого аиста как ландшафтно-орнитологические индикаторы. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 124-132.
- Сарычев В.С. (2000): Распространение и численность белого аиста в Липецкой области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр "Кадастр". 167-170.
- Серебряков В.В., Габер Н.А. (1990): Учет белого аиста на Украине и в Молдавии в 1931 году. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 141-146.
- Серебряков В.В., Грищенко В.Н., Грищенко И.А. (1989): Численность белого аиста на Украине по данным анкетного учета в 1987-1988 гг. - Рукоп. деп. в УкрНИИТИ 25.05.89, № 1372-Ук89: 1-96.
- Серебряков В.В., Грищенко В.Н., Грищенко И.А. (1990): Динамика численности белого аиста на Украине с 1931 по 1987 год. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 147-151.
- Смогоржевський Л.О. (1979): Фауна України. Птахи. К. 5 (1): 1-188.
- Сомов Н.Н. (1897): Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: Тип. А. Дарре. 1-680.
- Спангенберг Е.П. (1951): Отряд Голенастые птицы. - Птицы Сов. Союза. М.: Сов. наука. 2: 350-475.
- Тараненко Л.И. (1992): История расселения и современное распространение белого аиста на территории Донецкой области. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 142-147.
- Федосов А.В. (1959): Распространение белого аиста в Брянской области. - Орнитология. М.: МГУ. 2: 147-149.
- Храневич В. (1925): Птахи Поділля. Огляд систематичний. Вінниця. 1-66.
- Храневич В.П. (1929): Матеріяли до орнітофауни західних округ України. - Зап. Кам'янець-Подільської наук. дослід. катедри. Полтава: Держ. вид-во України. 1: 5-43.
- Шкаран В. (1999): Вплив урагану на гніздування і чисельність лелеки білого *Ciconia ciconia*. - Екологічні аспекти охорони птахів. Івано-Франківськ. 102-103.
- Штырко Я.Е. (1990): Особенности распространения и динамики численности белого аиста в Прикарпатье. - Аисты: распр., экология, охрана. Минск: Наука і техніка. 171-173.
- Antypow J., Domaszewicz A. (1997): Lęgi dziko żyjących bocianów białych *Ciconia ciconia* w gniazdach umiejscowionych na ziemi (Europa Srodkowa). - Chrońmy Przyr. Ojcz. 53 (5): 111-118.
- Barbraud C., Barbraud J.-C., Barbraud M. (1999): Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. - Ibis. 141 (3): 469-479.
- Bauer K.M., Glutz von Blotzheim U.N. (1966): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Frankfurt am Main. 1: 1-483.
- Brinkmann M. (1935): Der Bestand des weißen Storches (*Ciconia c. ciconia* L.) in Ober- und Niederschlesien nach der Zählung von 1934. - Ber. Ver. schles. Orn. 20 (3-4): 33-58.
- Chozas P., Fernandez-Cruz M., Lazaro F. (1989): 1984 National Census of the White Stork in Spain. - Weißstorch - White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symposium. Schriftenreihe des DDA 10: 29-40.
- Creutz G. (1981): Hilft dem Storch! Eine Anleitung zum Handeln. - Falke. 28 (8): 266-272.
- Creutz G. (1986): Zum Vorkommen des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in der DDR 1974-1984. - Artenschutzsymposium Weißstorch. Beih. Veröff. Land-





- schaftspflege Baden-Württemberg. Karlsruhe. 43: 121-125.
- Creutz G. (1988): Der Weißstorch. Neue Brehm-Bücherei. 375. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 1-236.
- Dahms G. (1973): Bodenbruten beim Weißstorch (*Ciconia ciconia*) in Niedersachsen. - Vogelk. Ber. Niedersachsen. 5 (1): 16-20.
- Dahms G. (1999): Bodenbruten beim Weißstorch (*Ciconia ciconia*) in freier Natur. - Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 459-461.
- Daniluk J., Korbal-Daniluk A., Mitrus C. (2006): Changes in population size, breeding success and nest location of a local White Stork *Ciconia ciconia* population in Eastern Poland. - The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation. Poznań: Bogucki Wyd. Naukowe. 15-21.
- Dornbusch M. (1987): Der Weißstorch in der Deutschen Demokratischen Republik. - Falke. 34 (9): 281-289.
- Dziewiaty K. (1999): Die Elbtalau als Lebensraum des Weißstorchs – Bedeutung und Bewertung anhand nahrungsökologischer und populationsdynamischer Untersuchungen. - Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 463-470.
- Fiedler G., Wissner A. (1980): Freileitungen als tödliche Gefahr für Störche *Ciconia ciconia*. - Ökol. Vögel. 2 (Sonderheft): 59-109.
- Fulín M. (1984): Straty bocianov bielych (*Ciconia ciconia*) na hnieziskach v rokoch 1977–1984 vo východoslovenskom kraji. - Zb. Vychodosl. ornitol. klubu ZK ROH. 1: 29-35.
- Fulín M. (1999): The White Stork in Slovakia in 1994 and 1995. - Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 199-202.
- Garrido J.R., Fernández-Cruz M. (2003): Effects of power lines on a White Stork *Ciconia ciconia* population in Central Spain. - Ardeola. 50 (2): 191-200.
- Grishchenko V. (1999): Die Situation des Weißstorchs *Ciconia ciconia* in der Ukraine. - Weißstorch im Aufwind? – White Storks on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg 1996. Bonn: NABU. 289-303.
- Grishchenko V. (in press): Number of the White Stork *Ciconia ciconia* in Ukraine in 2004–2005.
- Gronefeld G. (1975): 15 junge Störche holte der Marder aus dem Nest. - Das Tier. 9: 38-41.
- Guziak R., Jakubiec Z. (1999): Der Weißstorch *Ciconia ciconia* in Polen im Jahr 1995 – Verbreitung, Bestand und Schutzstatus. - Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 171-187.
- Heckenroth H. (1978): Weißstorch. - Der Vögel Niedersachsens und des Landes Bremen. Hannover. 84-90.
- Heer E., Schöch I. (1952): Vom Weißen Storch in den deutschen Kolonien Süd-Bessarabiens. - Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. 107: 72-88.
- Hinkelmann Ch. (1995): Der Weißstorch (*Ciconia ciconia*) im ehemaligen Ostpreußen. - Bl. Naumann-Museum. 15: 24-52.
- Hornberger F. (1967): Der Weißstorch. Die Neue Brehm-Bücherei. 375. Wittenberg Lutherstadt. 1-156.
- Hrabar A. (1939–1942): Die Verbreitung des Weissen Storches (*Ciconia c. ciconia* L.) im Nordungarischen Karpathenvorland in den Jahren 1933–34. - Aquila. 46-49: 303-306.
- Jakab B. (1986): Zur Populationsdynamik des Weißstorchs in Ungarn 1958 bis 1979. - Artenschutzsymposium Weißstorch. Beih. Veröff. Landschaftspflege Baden-Württemberg. Karlsruhe. 43: 17-172.
- Jakubiec Z. (1991): Causes of breeding losses and adult mortality in White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of the biology and ecology of White Stork. Kraków. 107-124.
- Jakubiec Z., Profus P., Szczółka J. (1986): Zum Status des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in Polen. - Artenschutzsymposium Weißstorch. Beih. Veröff. Landschaftspflege Baden-Württemberg. Karlsruhe. 43: 131-146.
- Jakubiec Z., Szymoński P. (2000): Bociany i boćky. Wrocław: PTPP "pro Natura". 1-144.
- Janus M., Stępnice A. (1999): The White Stork in Latvia: 1994–1995. - Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 253-264.
- Jerrentrup H. (1989): Vergleich zweier Teil-Populationen des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) im Nestos-Delta, Nordostgriechenland. - Weißstorch – White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symposium. Schriftenreihe des DDA. 10: 127-135.
- Kaatz Ch. (1970): Der Bau von Horstunterlagen für den Weißstorch. - Falke. 17 (3): 96-99.
- Kaatz Ch., Spange K. (1980): Schutz des Weißstorchs im Bezirk Magdeburg. - Naturschutzarb. in den Bezirken Halle und Magdeburg. 17 (2): 15-26.
- Katuga I. (2006): Protection of the White Stork *Ciconia ciconia* in the Mazovian Lowland. - The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation. Poznań: Bogucki Wyd. Naukowe. 449-458.
- Katuga I. (2007): Bocian biały. Poradnik praktycznej ochrony. Siedlce: Kozak druk. 1-20.
- Kasperek M., Kilic A. (1989): Brutverbreitung und Bestandsentwicklung des Weißstorches (*Ciconia ciconia*) in der Türkei. - Weißstorch – White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symposium. Schriftenreihe des DDA. 10: 161-174.
- Lovási P. (1998): A fehér gólya (*Ciconia ciconia*) helyzete Magyarországon az 1941–1994 közötti országos állományfelmérések eredményeinek tükrében. - Ornis Hung. 8 (Suppl.): 1-8.
- Lovási P. (1999): Conservation status of the White Stork in Hungary. - Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up? Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 203-211.
- Lovási P. (2001): Az MME fehér gólya-védelmi programjának munkája 2000-ben. - Tűzok. 6 (2): 63-66.



- Lovászi P. (2004): A fehér gólya (*Ciconia ciconia*) helyzete Magyarországon 1941–2002 között. - *Aquila*. 111: 11-18.
- Malinauskas V., Zurba M. (1999): White Stork – the national bird of Lithuania, results of the census 1994/1995. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 265-275.
- Meybohm E., Dahms G. (1975): Über Altersaufbau, Reifealter und Ansiedlung beim Weißstorch (*C. ciconia*) im Nordsee-Küstenbereich. - *Vogelwarte*. 32 (1): 44-61.
- Moritz M., Spaar R., Biber O. (2001): Todesursachen in der Schweiz beringter Weißstörche (*Ciconia ciconia*) von 1947–1997. - *Vogelwarte*. 41 (1): 44-52.
- Mužinić J. (1999): The population of the White Stork, *Ciconia ciconia*, in Croatia. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 213-217.
- Nowakowski J. (2003): Habitat structure and breeding parameters of the White Stork *Ciconia ciconia* in the Kolno Upland (NE Poland). - *Acta Orn.* 38 (1): 39-46.
- Pelle Z. (1999): Status and biology of the White Stork in Yugoslavia. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 219-221.
- Petrov T., Iankov P., Georgiev D. (1999): Population status of the White Stork (*Ciconia ciconia*) in Bulgaria in the years 1994/95. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 241-247.
- Ptaszyk J. (1994): Wyniki inwentaryzacji gniazd bociana białego (*Ciconia ciconia*) w Wielkopolsce w latach 1984–1985. - *Bocian biały (Ciconia ciconia) w Wielkopolsce*. Prace Zakł. Biol. i Ekol. Ptaków UAM. Poznań. 3: 21-41.
- Rejman B. (1986): Über die Internationale Bestandsaufnahmen des Weißstorchs in der Tschechoslowakei, besonders den vierten Zensus 1984.- *Artenschutzsymposium Weißstorch*. Beih. Veröff. Landschaftspflege Baden-Württemberg. Karlsruhe. 43: 153-166.
- Rejman B. (1999): Der Bestand des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in der Tschechischen Republik in den Jahren 1994 und 1995. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 189-197.
- Riegel M., Winkel W. (1971): Über Todesursachen beim Weißstorch (*C. ciconia*) an Hand von Ringfundangaben. - *Vogelwarte*. 26 (1): 128-135.
- Ringleben H. (1950): Zur Ausbreitung und Verbreitung des Weißstorchs, *Ciconia c. ciconia* (L.), in Nordost-Europa. - *Orn. Berichte*. 2 (1): 27-53.
- Rosa G., Araújo A., Martins J. (1999): The present situation of the White Stork *Ciconia ciconia* in Portugal. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 49-59.
- Samusenko I. (1999): Population development, current population status and biology of the White Stork in Belarus. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 277-278.
- Schildmacher H. (1960): Der Bestand des Weißen Storchs in der DDR im Jahre 1958. - *Falke*. 7 (1): 3-8.
- Schulz H. (1998): *Ciconia ciconia* White Stork. - *BWP Update*. 2 (2): 69-105.
- Schüz E. (1933): Der Bestand des Weißen Storchs (*Ciconia c. ciconia*) in Ostpreußen 1931. - *Verh. Orn. Ges. Bayern*. 20: 191-225.
- Shernazarov E. (1999): Distribution and numbers of *Ciconia c. asiatica* in Central Asia. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 331-334.
- Skov H. (1999): The White Stork (*Ciconia ciconia*) in Denmark. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 111-131.
- Stollmann A. (1989): Der Weißstorch in der Slowakischen Sozialistischen Republik. - *Weißstorch – White Stork*. Proc. I Int. Stork Conserv. Symposium. Schriftenreihe des DDA. 10: 73-76.
- Tantzen R. (1962): Der Weiße Storch *Ciconia ciconia* (L.) im Lande Oldenburg. - *Oldenb. Jb*. 61: 105-213.
- Tryjanowski P., Sparks T.H., Profus P. (2005): Uphill shifts in the distribution of the white stork *Ciconia ciconia* in southern Poland: the importance of nest quality. - *Diversity and Distributions*. 11: 219-223.
- Weber P. (1999): *Ciconia ciconia*: Bestandserfassungen, Bestand und Brutergebnisse des Weißstorchs in Rumänien in den Jahren 1994 und 1995. - *Weißstorch im Aufwind? – White Stork on the up?* Proc. Intern. Symp. on the White Stork, Hamburg, 1996. Bonn: NABU. 231-235.
- Weigold H. (1937): Der Weiße Storch in der Provinz Hannover. Oldenburg. 1-97.
- Wodzicki K. (1935): Studja nad bocianem białym w Polsce. III. Bocian w województwie lwowskiem. - *Ochrona Przyrody*. 15: 156-195.
- Wuczyński A. (2006): Colonization of new territories: the White Stork *Ciconia ciconia* distribution and population changes in the Sudeten Mountains (Poland). - *The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation*. Poznań: Bogucki Wyd. Naukowe. 79-98.
- Zink G. (1967): Populationsdynamik des Weissen Storchs, *Ciconia ciconia*, in Mitteleuropa. - *Proc. XIV Intern. Orn. Congr. Oxford*: Blackwell Scientific Publ. 191-215.

В.Н. Грищенко,  
Каневский заповедник, г. Канев,  
19000, Черкасская обл.,  
Украина (Ukraine).

# STATUS AND BEHAVIOUR OF WHITE-BACKED AND LONG-BILLED VULTURES IN RAJAJI NATIONAL PARK, UTTARAKHAND, INDIA

Romesh Kumar Sharma, Dinesh Bhatt, Vinaya Kumar Sethi,  
Vishnu Dutt Joshi

**Abstract.** The collapse of three species of vultures namely *Gyps bengalensis*, *G. indicus* and *G. tenuirostris* has recently been observed in India. In the present study an attempt has been made to monitor the status of two most critical endangered species. During 2001–2002, 38 individuals of White-backed Vultures and 28 Long-billed Vultures were sighted in two ranges of Rajaji National Park. In 2002–2003 their populations were reduced to 6 and 0 respectively. During 2005–2006 while population of White-backed Vulture was found same but Long-billed Vulture could not be sighted. Though the real factor-causing decline in vulture populations in the study area is currently unknown but the availability of food and nesting sites does not seem to cause decline in vulture populations.

**Key words:** *Gyps bengalensis*, *Gyps indicus*, number, conservation.

**Address:** D. Bhatt, Department of Zoology and Environmental Science, Gurukul Kangri University, Haridwar, Uttarakhand, India; dd\_bhatt@yahoo.com.

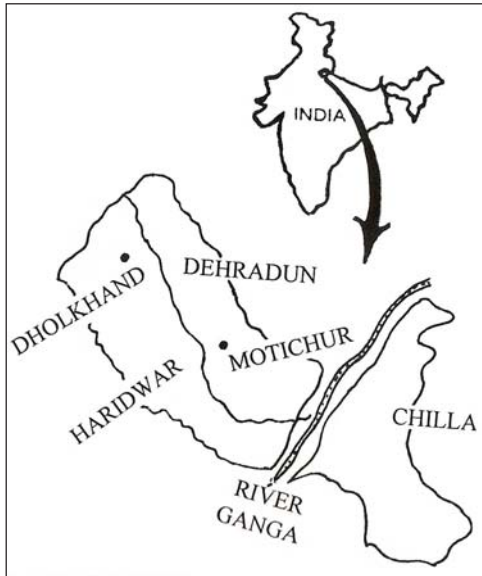
**Статус и поведение бенгальского и индийского грифов в национальном парке Раджаджи, Уттаракханд, Индия.** - Р.К. Шарма, Д. Бхатт, В.К. Сети, В.Д. Джоши. - Беркут. 16 (1). 2007. - В Индии происходит коллапс популяций трех видов грифов: *Gyps bengalensis*, *G. indicus* и *G. tenuirostris*. Предпринята попытка мониторинга двух видов, находящихся под наибольшей угрозой. В 2001–2002 гг. 38 бенгальских и 28 индийских грифов обнаружены на двух участках парка. В 2002–2003 гг. численность этих видов уменьшилась соответственно до 6 и 0. В 2005–2006 гг. группировка бенгальского грифа оставалась такой же, индийских грифов обнаружить не удалось. Причины катастрофического сокращения численности грифов пока не ясны. Во всяком случае оно не связано с наличием пищи и мест гнездования.

## Introduction

Recently it has been observed that out of eight species of vultures in India (Ali, Ripley 1983), White-backed (*Gyps bengalensis*), Long-billed (*G. indicus*) and Slender-billed Vultures (*G. tenuirostris*) have declined sharply in numbers (Prakash, 1999; Risebrough, 2002, in press; Virani et al., 2002). These species were found all over the country, often in groups, close to villages and towns, hovering around the carcass or doing its scavenging business few years ago.

The collapse of vulture populations has been sharpest since 1996. According to a study conducted in Keoladeo National Park (Rajasthan, India) between 1985 and 1999 a decline of 96 % was recorded in the population of White-backed Vulture and 97 % in Long-billed Vulture (Prakash, 1999). Insecticides and pesticides have been shown to cause shell thinning, egg breakage as well as embryo death in

intact egg of birds (Newton, 1979). It has been suspected that population decline in vulture in Keoladeo National Park could be due to intake of pesticide through food (Prakash, 1999). However recent studies conducted in Pakistan, India and Lowland Nepal indicated the possibility of vulture death due to avian visceral gout, presumably caused by renal failure (Virani et al., 2002). An infectious disease that appeared by mutation or was transmitted from another species appears to be the most possible cause of the mortalities (Risebrough, 2002, in press). In a recent study on White-backed Vulture though diclofenac has been shown to be the main factor for the decline of vulture population (Oaks et al., 2004) but no study on diclofenac poisoning has been undertaken on any of the three *Gyps* vulture found in India. According to Arun and Azeez (2004) it would be premature to conclude that diclofenac was the main factor for the decline of vultures.



Study area. Район исследований.

Therefore, studies to identify the disease factor and to regular monitoring of the population status of the above species are highly needed. In the present study an attempt has been made to monitor the status of two most globally critical endangered vulture species in a few ranges of Rajaji National Park (Himalayan foothills) during 2001–2006.

### Study Area and Methods

Fieldwork was undertaken between October 2001 and January 2003, and September 2006 in Motichur and Dholkhand ranges of Rajaji National Park (lat 29° 52' to 30° 15' N; long 77° 57' to 78° 23' E) and adjacent villages and towns (Fig.). The forest of Rajaji National Park is moist (deciduous) with lot of vegetation. The main species of the plants in the Park is Sal (*Shorea robusta*), covering about 60–65 % of the total vegetation cover. The temperature varies from 3 °C in winter to 40 °C in summer and the annual rainfall is around 1150 mm, with most of it occurring during south-west monsoon from July to September.

The standard methods as suggested by Fuller and Mosher (1981) were followed for

estimating the population of vulture in the Park. Nest searches and counting were conducted from November 2001 to February 2002 and November 2002 to January 2003 once in a fortnight. Behavioural observations were recorded in 20–40 meters distance from the nest of the vulture, using binocular (7 x 50) and photography was done with Pentax camera using telelens (500 mm). Because the species shows no obvious sexual dimorphism (Ali, Ripley, 1983), identification of partners was based on their position during copulations.

### Results and Discussion

#### White-backed Vulture

During 2001–2002, 38 individuals were sighted (Photo). Out of these, only two pairs entered into breeding (attended the nest during incubation and rearing period) in *Ficus bengalensis* tree. In 2002–2003 only six White-backed Vultures were observed in the study site, indicating a drastic decline in the population (15.8 %) from the preceding year (2001–2002). One speculation may be that observed decline in the population is due to migration of vultures to other ranges of the Rajaji National Park in search for food. But food does not seem to be a cause of migration and/or decline as it is still available in abundance. In every visit 1–2 carcasses were seen in the study area with vulture feeding on them. The other proximate factor-causing decline in population may be the reduction in the availability of suitable nesting sites as suggested by Newton (1979) and Prakash (1999) also. During this study discussions were held with villagers and Park/Range Officers. They showed a number of tall trees (9–12 meter) of *Bombax ceiba*, *Ficus bengalensis* etc. still existing in their areas often used by vultures for their roosting and nesting few years ago. Obviously, availability of nesting sites is not a problem in two ranges of park, therefore the reason of decline in vulture population is currently unknown, though infectious/unidentified disease appears to be the most likely factor.

In November and December 2002 three





nesting sites (A, B & C) with presence of adults were observed in the study area on *Ficus bengalensis*, *Melia azadiracta*, and *Bombax ceiba* trees. At site A adults were seen in copulating posture. After copulation the male was found sitting on a branch of the same tree while female remained in the nest. In January 2003 only one pair was found attending the chick (nesting site

A). In other nest (site B) one of the sexes was found dead and entangled in the branch of a *Melia azadiracta* tree. In nesting site C, the vulture pair was absconding and no vulture carcass was seen near the nesting site.

In January 2003, during field studies a dead vulture (almost fleshless) was found on the ground about 7 km away from the nesting sites, probably eaten up by some scavengers. This dead vulture may be one of the partners of the nesting sites B or C. We did not find any individual dead in September 2006 and no increase in the population.

In the present study, on one occasion one individual of the pair was seen bringing food items in its talons as generally observed in Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) (Margalida, Bertron 2000) and giving it to its partner. The other partner then transferred the food to chick. To the best of our knowledge *Gyps* species of vultures have not been reported to bring food in talons. Therefore, a constant monitoring of such behaviour in the field would be helpful to understand the shift in the behaviour, if any. Concerning its breeding behaviour also, no information exists on the relative contribution of the sexes during the



A flock of Long-billed and White-backed Vultures in the National Park.  
Стая индийских и бенгальских грифов в национальном парке.

breeding with the exception of data given by Houston (1976) for the African White-backed Vulture (*G. africanus*). An in-depth study of the breeding behaviour of the species in India/Asia is urgently needed to develop actions based on objective criteria for the recovery and/or conservation of the presently endangered Indian populations.

As generally observed in avian species, in the present study also, one of the sexes of the White-backed Vulture was found attending nest throughout the day (night data not available). The possibility of predation would seem to condition the permanent presence of one or other of adults at the nest. In a nest, one of the parents was observed providing shade to the chick by stretching wings in the afternoon (when nesting site was visited by the authors).

As mentioned earlier it is interesting to note that after having transferred the food item to the chick, the bird attending the nest did not allow the other partner (which brought the food) to stay in the nest. The bird gave a threat display. As a result of which the other partner went away from the nest and sat on the branch of an adjacent tree. After a brief stay of 10 minutes this bird traveled a large distance and





disappeared probably in search of food. Why one partner exhibited threat posture to other in the nest is not clear. But it may be assumed that at each feed the bird attending the nest to obtain adequate food for the growing chick as well as the normal daily requirement for itself. Whenever there is delay in food supply and/or shortage of food, the nest attending bird may force its partner to leave the nest and bring more food by exhibiting such threat display. From the nesting site vulture may travel large distances in search for a spatially and temporally unpredictable food. The frequency with which birds are able to feed and return to the nest presumably depends upon the distance and speed with which they are able to travel to the carcass, as well as the abundance of food and the feeding competition at the feeding site.

### Long-billed Vulture

In 2001 (November) 28 vultures were present in the study area. Out of these, 12 were in Motichur range near water body while 16 were found feeding on the carcass in Dholkhand range. But their nesting sites could not be located. In the survey conducted in 2002–2003 not even a single individual was found in the study area. It is not clear whether their population has really declined or they have migrated to others sites of the park and/or restricted to their unknown nesting site. In March 2003 and then in September 2006, in the search of their nesting site we visited *Garur Chatti*, a place within Rajaji National Park where these vultures were known to breed in large numbers (hence the name *Garur Chatti*, i. e. place of vulture). But surprisingly no vulture was found in that well-known place also. The absence of vulture in the famous location of *Garur Chatti* indicated that this species has really declined sharply, but the cause of their decline is not yet clear in the study area. It may be mentioned that since vultures have the lowest reproduction rate compared to any bird species (Lack, 1968) and even a slight disturbance during breeding phase of this species would lead to decline in its population.

### Acknowledgements

Authors are grateful to Dr. Arun Kumar, Joint Director, Zoological Survey of India, Dehradun and Head, Department of Zoology and Environmental Sciences, Gurukul Kangri University, Haridwar for providing infrastructure facilities to carryout this work. Thanks are due to Dr. Asad R. Rahmani, Director, Bombay Natural History Society, Mumbai for his comments on the Photo plates of vultures and critical assessment of earlier version of the paper.

### REFERENCES

- Ali S., Ripley S.D. (1983): Handbook of the Birds of India and Pakistan. Compact edition. Bombay: Oxford. Univ. Press.
- Arun P.R., Azeez P.A. (2004): Vulture population decline, diclofenac and avian gout. - *Curr. Sci.* 87: 565-568.
- Fuller M.R., Mosher J.A. (1981): Methods of detecting and counting raptors. A review. - *Studies in Avian Biology.* 6: 235-248.
- Houston D.C. (1976): Breeding behavior of the Ruppell's Griffon Vultures, *Gyps africanus* and *G. ruppellii*. - *Ibis.* 118 (1): 14-40.
- Lack D. (1968): Ecological Adaptation for Breeding in Birds. London: Methum and Co Ltd.
- Margalida A., Bertron J. (2000): Breeding behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: minimum sexual differences in parental activities. - *Ibis.* 142: 225-234.
- Newton I. (1979): Population Ecology of Raptors. Berkhamsted: T. & A.D. Poyser.
- Oaks J.L., Gilbert M., Virani M.Z., Watson R.T., Meteyer C.U., Rideout B., Shivaprasad H.L., Ahmed S., Chaudhry M.J.I., Arshad M., Mahmood S., Ali A., Khan A.A. (2004): Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. - *Nature.* 427: 630-633.
- Prakash V. (1999): Status of vultures in Keoladeo National Park, Bharatpur, Rajasthan, with special reference to population crash in *Gyps* species. - *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 96 (3): 365-378.
- Risebrough, R.W. (2002): Collapse of vulture populations in south Asia. - 23<sup>rd</sup> Intern. Ornithol. Congr. (Abstr.). 364
- Risebrough R.W. (in press): Report of the round table discussion at IOC 2002, Beijing on the collapse of vulture population in Asia. - Proc. 23<sup>rd</sup> Intern. Ornithol. Congr.
- Virani M., Watson R., Oaks L., M. Benson P., Khan A.A., Baral H.S., Prakash V., Prakash N., Shah Q.A., Giri J.B. (2002): Factors affecting mortality and population collapse in *Gyps* vulture in South Asia. - 23<sup>rd</sup> Intern. Ornithol. Congr. (Abstr.). 186.

## СОВЫ ДАГЕСТАНА

Е.В. Вилков

**Owls of Daghestan. - E.V. Vilkov. - Berkut. 16 (1). 2007.** - A review on the base of literature data, information from respondents (scientists, hunters, fishermen, local residents) and own observations in 1985–2006. Special research of owls in Daghestan was not carried out. In total, 7 species were registered. Snowy Owl is a rare vagrant, 6 species breed in Daghestan. Little and Scops Owls are the most numerous species (number is estimated in 800–1000 and 600–700 breeding pairs respectively). Eagle Owl (80–100), Long-eared Owl (50–60), Short-eared Owl (60–70), Tawny Owl (30–40) are more uncommon. Number of Eagle Owl is decreasing, for Little and Scops Owls trend is positive, populations of Short-eared and Tawny Owls are stable. Number dynamics of Long-eared Owl is not studied. Habitat destruction, illegal shooting, ravage of nests, death on roads are the main threat factors for owls in Daghestan. [Russian].

**Key words:** Daghestan, owl, distribution, number, breeding, conservation.

**Address:** E.V. Vilkov, Caspian Institute of Biological Resources, M. Gajiev-str. 45, 367025 Makhachkala, Russia; e-mail: evberkut@mail.ru.

Материалом для сообщения послужили литературные данные, сведения респондентов (ученых-полеводов, охотоведов, охотников, рыбаков, местных жителей) и личные наблюдения автора за 1985–2006 гг. Специальных исследований сов в Дагестане не проводилось, в связи с чем представленная статья является обобщением разрозненных сведений, накопленных разными авторами в ходе изучения различных групп животных.

### Физико-географическая характеристика Дагестана

Республика Дагестан занимает восточную сильно расширенную часть северного склона Большого Кавказа и прилегающую к нему с севера и востока низменность, входящую в состав Прикаспийской низменности. Республика вытянута меридионально и расположена между  $45^{\circ} 00'$  и  $41^{\circ} 15'$  с. ш. и  $45^{\circ} 07'$  –  $48^{\circ} 35'$  в. д. Дагестан находится на стыке умеренного, субтропического и пустынного климатов, порождающих гамму растительных сообществ, свойственных горам и равнинам Северного Кавказа и отчасти Закавказья. Общая площадь республики составляет 50,3 тыс. км<sup>2</sup>, из них 25,5 тыс. км<sup>2</sup> приходится на обширную горную систему Восточного Кавказа. В целом территория республики представляет собой

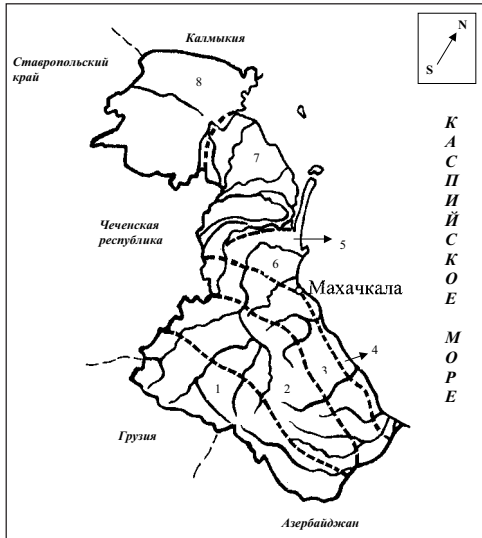
местность, как бы ступенчато повышающуюся по направлению с северо-востока на юго-запад, от Каспийского моря и низовьев Кумы до вершин Большого Кавказского хребта. Характерной чертой всех климатических зон является относительная сухость. Несмотря на аридность, Дагестан обладает весьма разветвленной речной системой и обширной сетью внутренних водоемов (Гюль, 1959; Чиликина, Шифферс, 1962; Акаев и др., 1996).

Территория Дагестана подразделяется на семь хорошо выраженных геоморфологических областей (рис.): 1 – Высокогорный сланцевый район; 2 – Внутренний, горный Дагестан; 3 – Предгорный Дагестан; 4 – Приморская низменность и Равнинный Дагестан, включающую в свою очередь 5 – Терско-Сулакскую низменность; 6 – Терско-Кумскую низменность и 7 – Дельту Терека (Зонн, 1946; Акаев и др., 1996).

К началу XXI ст. доминирующими тенденциями стали: рост засоленности, переувлажненность и заболачивание пастбищ, опустынивание земель (до 50 %) на низменности республики, повсеместное сокращение лесных массивов.

### Повидовой обзор

**Белая сова (*Nyctea scandiaca*).** В условиях Дагестана крайне редкий залетный,



Физико-географическое районирование Дагестана (см. текст).

Geographic zoning of Dagestan (see text).

пролетный вид. Из личных сообщений Ю.В. Пишванова, известно о нескольких случаях проникновения одиночных особей в начале 1970-х и 1990-х гг. на территорию республики в особо суровые зимы, совпадающие, как правило, с “немышиными” годами. Согласно трактовке Е.А. Коблика (2001) и В.К. Рябцева (2002), это может быть связано с тем, что белые совы зимуют в тундре и на сопредельных к югу территориях только при наличии оптимальной кормовой базы, основу которой составляют лемминги и белая куропатка (*Lagopus lagopus*). При дефиците кормов совы откочевывают далеко на юг, достигая зоны лиственных лесов и проникая в степи и пустыни Ирана, где остаются до весны.

Места встреч в Дагестане приурочены к открытым полупустынно-степным ландшафтам северных районов. В частности, по данным местных жителей и охотников, по одной особи белой совы было зарегистрировано в январе – феврале 1970–1973 гг. и 1991–1992 гг. в полупустынно-степных станциях Прикумья (в эти годы отмечались аномально холодные зимы). По словам очевид-

ца (М.О. Ахмедов – местный житель), в те же годы по одной особи было отмечено на пролете в зимнее время в открытых полупустынно-степных станциях Бабаюртовского района и в окрестностях п. Красноармейск (северная окраина г. Махачкала).

**Филин (*Bubo bubo*).** В Дагестане имеет статус редкого, оседлого, кочующего вида с повсеместно сокращающейся численностью (Пишванов, 1998; Вилков, Пишванов, 2000). В силу ярко выраженной экологической валентности и очевидной стратегии выживания, филин приспособился охотиться не только из засады, но и в угон, что позволило ему использовать разнообразные кормовые объекты, занимая при этом всевозможные экологические ниши в большинстве низменных и горных районах республики. Однако если в 1950-х гг. он был весьма обычен в лесах низменного Дагестана, то в настоящее время достаточно редок (Пишванов, 1998).

С конца прошлого века наблюдается заметная депрессия численности вида по мере дробления его ареала вследствие сокращения лесных массивов и осушения болот, распашки полупустынно-степных стадий, опустынивания земель и прочей негативной экспансии человека в природные экосистемы.

Современные места обитания филина приурочены к различным типам лесных массивов и облесенным склонам гор, включая высокогорные участки до 1600–1800 м н. у. м. (Вилков, 2005), возможно и выше. В безлесных горах часто тяготеет к нишам в скалах, узким ущельям и обрывам, где неоднократно отмечался Е.В. Ильиной в Цунтинском, Цумадинском, Тляратинском, Хунзахском, Гунибском и других высокогорных районах республики. Вместе с тем в условиях дефицита кормов в высокогорьях он часто проникает в жилые поселки, привлекаемый легкодоступной добычей – сизым голубем (*Columba livia*), грызунами – лесной мышью (*Apodemus sylvaticus*), серым хомячком (*Cricepillus migratorius*) и др. (Омаров, 2002), в изобилии населяющими



стойбища и иные убежища скота и домашней птицы. В частности, с 2000–2005 гг. местными жителями регулярно отмечалось периодическое появление филина в с. Агвали Цумадинского района, куда он залетал поохотиться за голубями. В этом же районе в с. Хуштада (1800 м н. у. м.) в 2005 г. местным жителем была найдена взрослая птица с перебитым крылом.

Весьма обычны встречи филина в горных и предгорных районах республики. Так, 20.06.2004 г. в с. Гертма Казбековского района Е.В. Ильиной наблюдалась одна “ухающая” особь на крыше жилого дома, привлеченная скоплением сизых голубей и грызунов, обитающих в скотозагоне. В июле 1993 г. школьниками найдено два разновозрастных слетка (один из них – пуховой) в лесном массиве в окрестностях пионерского лагеря “Орбита” Буйнакского района. В сентябре 1999 г. местными жителями отловлена одна молодая особь в лесу у с. Купа Левашинского района.

На низменности и в предгорных районах филин часто тяготеет к депрессиям рельефа с зарослями лоха серебристого (*Elaeagnus argentea*), тамарикса (*Tamarix* sp.) и держидерева (*Paliurus spina-christi*), равно как и к заброшенным строениям человека. Так, 27.08.2005 г. в полупустынно-степных стациях, перемежающихся с дюнами и песчаными балками, в окрестностях с. Кочубей мы неоднократно наблюдали взрослую, явно оседлую особь. Одиночных птиц многократно регистрировали местные жители в Ногайском районе в окрестностях с. Ленинаул. В июле 2005 г. одиночная особь была отмечена местным жителем на краю леса в с. Ерси Табасаранского района.

Особое тяготение и широкое распространение на низменности республики филин получил в гидрофильных стациях с высокой концентрацией водоплавающих птиц. Последние приурочены к тростниково-розовым крепям и приплавневым лесам Кизлярского и Аграханского заливов, обширной сети дельты Терека и иным водноболотным угодьям низменного Дагестана,

включая лагуны центрально-дагестанского Прикаспия (Вилков, 2000).

Неоднократно отмечались случаи его проникновения и на окраины городов – Махачкалы, Кизляра, Хасавюрта, Даг. Огней, Буйнакск, Каспийск, где превалируют одноэтажные строения с садово-дачными участками. Так, только за 2000–2005 гг. в зоологический музей Дагестанского государственного университета (ДГУ) местными жителями было доставлено 3 мертвых птицы, погибших на ЛЭП в различных пригородах Махачкалы. По личному сообщению охотника А.В. Лоскутова, в июле 2003 г. на юго-восточной окраине Махачкалы подростками отловлена молодая птица с раненым крылом. В 1996–1998 г. 2 особи филина регулярно отмечались нами и Ю.А. Яровенко в шибляках и лесных колках Нарат-тюбинского хребта на северо-западной окраине Махачкалы. В июле 2003 г. в ущелье Маркова (Нарат-тюбинский хребет в 22 км севернее Махачкалы) Ю.А. Яровенко найдено гнездо филина.

Обобщая изложенное, можно констатировать, что в настоящее время филин населяет большую часть территории республики, где проявляет ярко выраженную привязанность к определенным участкам биотопа на протяжении всей жизни. Однако в условиях высокогорий часть птиц может совершать вертикальные миграции в поисках новых кормовых и гнездовых урочищ, что, предположительно, способствует стабилизации численности вида и его расселению в наиболее комфортные места обитания (включая антропогенные ландшафты). По нашему мнению, это связано не только с сезонными перемещениями, но и с тем, что в период пострепродуктивной дисперсии гнездовую территорию покидают преимущественно молодые особи, расселение которых часто завершается формированием новых пар и, соответственно, новых очагов обитания. Прогнозируя направленность расселения вида, необходимо учитывать, что ключевыми факторами стабильности его местообитаний являются нали-



чие постоянных и доступных кормов (крупные насекомые, зайцы, ежи, грызуны, птицы, амфибии, рыба и пр.), равно как и подходящие укрытия для гнезд.

По приблизительной оценке, современная численность филина в Дагестане не превышает 80–100 гнездовых пар.

К числу лимитирующих факторов относятся разрушение природных ландшафтов – вырубка лесных массивов, выжигание зарослей кустарников, интенсивный выпас скота в лесах; отлов и отстрел птиц охотниками и браконьерами (несмотря на повсеместный запрет на охоту); гибель на ЛЭП. Кроме того, на численность оказывает влияние безосновательное преследование филина (равно, как и других сов) человеком в связи с древним народным поверьем – “сова на крыше – покойник в доме”.

**Ушастая сова (*Asio otus*).** На территории Дагестана относится к немногочисленным оседлым, пролетным, зимующим видам. В репродуктивный период в небольшом количестве гнездится в лесах байрачного типа вдоль русла р. Сулак и низовий Терека, где многократно отмечалась охотниками и отстреливалась браконьерами ради забавы (точные данные отсутствуют). Кроме того, Е.В. Ильиной в июле 1982 г. отмечена одна птица в Самурском лесу.

Для гнездования обычно использует брошенные гнезда врановых – сорок (*Pica pica*), грачей (*Corvus frugilegus*) и ворон (*C. cornix*). Так, по личному сообщению В.И. Махничка (охотника) в 2001 г. в урочище Мехтеб, в 10–15 км северо-восточнее устья Сулака, обнаружен выводок из шести слетков, сопровождаемый парой взрослых птиц. Совы гнездились в вороньем гнезде.

Часть особей популяции населяет искусственные лесополосы ленточно-колючного типа, сформированные широколиственными породами деревьев (тополь черный (*Populus nigra*), робиния (*Robinia pseudacacia*), вяз (*Ulmus foliacea*), ясень (*Fraxinus excelsior*), шелковица (*Morus nigra*, *M. alba*), айлант (*Ailanthus altissima*) и др.) в возрасте 30–35 лет, в которых мозаично рассредо-

точены грачевники – места предполагаемого гнездования сов. Последние занимают значительные по площади территории вдоль федеральной автогассы Астрахань – Махачкала, в которых, предположительно, гнездится не менее 3–5 пар.

Помимо указанных урочищ, в миграционное время (конец ноября – начало декабря) ушастая сова регулярно регистрируется на пролете, концентрируясь в зарослях лоха серебристого и тамарикса, спорадично встречающихся в полупустынно-степных стациях между п. Богатыревка и п. Шамхал. Сюда птицы привлекаются мышевидными грызунами – песчанками (*Meriones tamariscinus*, *M. meridianus*), хомячком, малым сусликом (*Citellus pygmaeus*) и др. Здесь же расположены и обширные по площадям рисовые чеки, где доминирует водяная полевка (*Arvicola terrestris*) (Магомедов и др., 2003). В таких урочищах численность ушастой совы варьирует от 5 до 10 и более ос./10 км<sup>2</sup>, что зависит от условий зимовки и кормности угодий. Кроме того, в 1990–1995 гг. ушастая сова регулярно отмечалась Ю.А. Яровенко в одном из заросших оврагов Нарат-тюбинского хребта (до 700 м н. у. м.), что говорит о распространении вида и в ближайших предгорьях.

Проанализировав данные пространственно-территориального распределения ушастой совы, мы пришли к заключению, что плотность населения и распространение вида в Дагестане, возможно, намного превышает границы выше указанных встреч, так как в предгорных и горных районах существует множество необследованных территорий, отвечающих биотопическим требованиям вида. В пользу выдвинутого предположения можно привести данные Е.А. Коблика (2001), в которых указывается, что в горных странах ушастая сова поднимается до высоты 2700 м н. у. м., населяя леса и агроландшафты различных типов. Однако для подтверждения нашего предположения необходимо проведение ряда целевых мониторинговых исследований в горных районах республики.





По нашему мнению, современная гнездовая численность ушастой совы в целом по республике не превышает 50–60 пар.

К числу лимитирующих факторов, понижающих численность вида можно отнести сокращение местообитаний вследствие рубки лесов и бесосновательный отстрел птиц охотниками и браконьерами (часто на чучела).

**Болотная сова (*Asio flammeus*).** В Дагестане немногочисленный оседлый, пролетный, зимующий вид, населяющий пойменные луга и тростниковые крепи различных типов водно-болотных экосистем на низменности республики.

Основные места обитания (гнездования) болотной совы приурочены к районам Кизлярского и Аграханского заливов, где она регулярно отмечается в количестве 1–3 особей на 10 км<sup>2</sup> (из личных сообщений охотников и рыбаков). Наряду с этим 13.11.2005 г. болотная сова наблюдалась Ю.А. Яровенко в зарослях лоха серебристого вдоль берегов магистральных каналов в окрестностях п. Юрковка Тарумовского района. Изредка отдельные особи регистрируются вблизи водоемов, густо заросших макрофитами, расположенных в полупустынно-степных стациях низменного Дагестана. Так, в августе 1993 г. охотником-любителем И.М. Мустафаевым была подстрелена одна взрослая особь в районе оз. Рыбье у г. Каспийска.

С появлением в конце XX ст. обширного лагунного комплекса вдоль центрально-дагестанского побережья Среднего Каспия (Вилков, 2000), вид расширил свою географию в регионе. В частности, с 2001–2003 гг. в районе Туралинской лагуны (5–7 км южнее Махачкалы) автором регулярно отмечалась одна особь (предположительно оседлая). Птица была застрелена неизвестным браконьером в октябре 2003 г. В настоящее время продолжают отмечаться эпизодические встречи отдельных птиц в лагунах и сопредельных участках в миграционное время (со 2-й декады октября по 3-ю декаду ноября). В частности, 14.10.2005 г.

автором зарегистрирована одиночная особь в зарослях лоха серебристого на берегу Сулакской лагуны.

Любопытно, что отдельные особи вида способны проникать и в районы ближайших предгорий. Так, по сообщению Ю.А. Яровенко, 05.03.2006 г. в районе Буйнакского перевала (5–7 км северо-западнее Махачкалы) на высоте 300–500 м н. у. м. была обнаружена пара сов, слетевших с сосны.

Не избегает болотная сова и городских ландшафтов. Так, в 2002 г. на северо-западной окраине Махачкалы в районе Ботанического сада ДГУ, Ю.А. Яровенко также наблюдал одну особь. В августе 2003 г. одна взрослая сова была подстрелена в районе “Вузовского озера” (личн. сообщ. Б.М. Эмирханова), расположенного в северной части Махачкалы.

Данные о наблюдении болотной совы в горных районах отсутствуют.

Современная гнездовая численность болотной совы в республике оценивается нами в 60–70 пар.

К числу лимитирующих факторов относится отстрел охотниками и браконьерами взрослых птиц и разорение гнезд.

**Сплюшка (*Otus scops*).** В условиях Дагестана имеет статус регулярно гнездящегося, перелетного и пролетного вида. Первые мигрирующие особи появляются на территории республики в 1-й декаде мая, когда устанавливаются стабильно теплые дни и появляются крупные насекомые, составляющие основу ее питания. В частности, 7.05.2000 г. нами зарегистрированы 4 птицы (2 самки и 2 самца) в лесном массиве в районе Тагиркент-Казмаляра, что вблизи российско-азербайджанской границы. В районе Самурского леса токующие особи неоднократно отмечались и Е.В. Ильиной в мае – июне 1982 и в 2002 гг. (точные данные отсутствуют). По данным опроса местных жителей, средняя плотность населения сплюшки в миграционное время в указанных районах достигает 10–15 ос./км<sup>2</sup>.

Сплюшка тяготеет к пойменным лесам с дуплистыми деревьями, облесенным





склонам гор и предгорий, по которым она поднимается до высоты 700–1000 м н. у. м., населяя схожие по типу лесные массивы и агроландшафты.

Так, в период 2000–2005 гг. на станцию юных натуралистов г. Буйнакса школьниками неоднократно доставлялось в летнее время (преимущественно в июне) несколько молодых птиц, отловленных в пригородных лесах. По сообщениям местных жителей, 4 молодых сплюшки были пойманы в 2003 г. в лесах Левашинского района и 2 слетка в 1997 г. – в лесах Сергокалинского района, в окрестностях пионерского лагеря “Нефтяник”. Неоднократно токование сплюшек отмечалось и в лесах Кайтагского района.

На низменности республики в открытых ландшафтах предпочитает селиться по заросшим кустарником оврагам. В равной мере населяет полейзащитные лесополосы и садово-дачные участки в окрестностях крупных городов и поселков, где гнездится в дуплах, скворечниках, чердачных проемах, в старых сорочьих гнездах, иногда совсем открыто в развилках деревьев или в вороньих гнездах. Подобные типы гнезд с птенцами несколько раз обнаруживались местными жителями в различных урочищах Хасавюртовского и Бабаюртовского районов, а также в пригородах г. Кизляра (точные данные отсутствуют).

Согласно данным опроса и личным наблюдениям автора, в репродуктивный период численность сплюшки в различных местообитаниях варьирует от 4 до 18 ос./км<sup>2</sup>. В частности, нами и рыбаками в июне 1985 г. было зарегистрировано 6 токующих птиц в зарослях лоха серебристого вдоль ирригационных каналов в окрестностях прудового хозяйства п. Юрковка Тарумовского района. На протяжении последних 10–12 лет мы регулярно отмечали токующих птиц и в различных районах Махачкалы, где только за 2000–2004 г. в Республиканский эколого-биологический центр (средняя часть города у подножья г. Тарки-Тау) школьниками было доставлено с со-

предельных городских кварталов 4 слетка. В том же районе города в разных точках нами зарегистрировано по одной токующей особи 28.04.2005 г., 3.05.2005 г., 13.07.2005 г., 31.05.2006 г., и 10.05.2006 г.

Населяет сплюшка и северо-западную окраину города, где Ю.А. Яровенко в 2000–2005 г. в лесополосе Научного городка наблюдал регулярное гнездование одной пары вида. Всего на этой городской окраине ежегодно отмечается местными жителями не менее 3–5 токующих птиц, а по городу в целом – до 20–25 гнездовых пар.

Суммарная гнездовая численность сплюшки по всей республике оценивается нами в 600–700 гнездовых пар.

Гнездящиеся на территории Дагестана сплюшки привязаны к своим репродуктивным участкам, что наводит на мысль о постоянстве и долговременности гнездовых пар. Отдельные пары могут селиться на расстоянии 500–100 м одна от другой, что, по видимому, связано с дефицитом пригодных для гнездования мест и кормов, недостаток которых особенно заметен в условиях аридности климата и незначительной облесенности региона (8,0 % от суммарной площади республики). Следует отметить и то, что с быстрым ростом городов и поселков, сопровождающихся появлением новых садово-парковых комплексов, наблюдается рост численности вида и более широкое его расселение по региону. Однако в виду отсутствия специальных исследований, дать точную оценку динамики численности сплюшки в республике нам не представляется возможным.

К числу факторов, лимитирующих численность, можно отнести разорение гнезд подростками, гибель слетков от бродячих кошек и автомашин на дорогах. Особенно важно то, что в виду “забавности” внешнего облика сплюшки, часть птиц (преимущественно слетков) добывается с целью их продажи, что неоднократно имело место на городском птичьем рынке в Махачкале.

**Домовый сыч (*Athene noctua*).** На территории Дагестана является оседлым фо-



новым видом сов. Широко распространен от побережья Каспия и низменности республики (– 26,5 м н. у. м.) до горно-высокогорных районов, достигая отметки 2500 м н. у. м. и, возможно, выше (Билькевич, 1893; Красовский; 1929; Бёме, 1935). В связи с ярко выраженной аридностью климата, фрагментарной облесенностью и прогрессирующему опустыниванию низменности региона (преимущественно северных его районов), сыч имеет довольно широкое, но диффузное распространение. В горах в небольшом количестве населяет горные степи, рассредоточенные фрагментарно среди других типов ландшафтов, где тяготеет к склонам южных экспозиций с вертикальным расчленением рельефа – скалам, крупно- и мелкообломочным осыпям, выходам камней и т. д. (Бёме, Банин, 2001). Часто селится рядом с человеком, содержащим скот и птицу, так как условия их содержания способствуют концентрации насекомых и мелких грызунов. Как правило, в горных и высокогорных районах республики сыч встречается в населенных пунктах, что неоднократно наблюдалось нами в 1985–2004 гг. в Ахтынском, Агульском, Буйнакском, Дахадаевском, Левашинском, Рутульском и Сергокалинском районах.

В открытых ландшафтах северного (низменного) Дагестана, включая районы центрального и южного Прикаспия, домовый сыч особенно тяготеет к небольшим поселениям человека и сопутствующим им животноводческим комплексам, часто избыточным заброшенной техникой, представляющей собой оптимальный ресурс для гнездования. В таких местах его численность в репродуктивный период особенно высока и достигает порой, 16–22 ос./км<sup>2</sup>. Одну из таких пар мы зарегистрировали 16.10.1998 г. в заброшенном строении в полупустынно-степном участке в районе Кизлярского залива.

На низменности сыч часто населяет пойменные леса вдоль русел Терека и Сулака, равно как и интразональные лесополосы ленточно-колючного типа, простирающиеся вдоль автомагистралей, что неод-

нократно отмечалось охотниками и егерями (точные данные отсутствуют). В частности, 13.11.2005 г. домовый сыч был отмечен Ю.А. Яровенко в зарослях лоха серебристого в окрестностях п. Юрковка Тарумовского района. 22.05.2002 г. нами зарегистрирована оседлая гнездовая пара в районе Аракумских озер. В 1995–2005 гг. мы регулярно отмечали две гнездовые пары в районе Сулакской лагуны и одну – в районе Туралинской лагуны.

Часть особей населяет крупные города (Махачкала, Каспийск, Кизляр, Дербент, Хасавюрт и др.) и их пригороды, включая дачные поселки, где устраивает гнезда под крышами старых зданий.

Ввиду ярко выраженной синантропности и территориальности, большинство особей устойчиво к фактору беспокойства и непухливо. Основная часть популяции оседла. Однако, отдельные особи (из числа молодых птиц) населяющие высокогорные участки, откочевывают в осенне-зимний период в ниже расположенные предгорные районы.

В настоящее время численность вида стабильна, а в отдельных местах может и возрастать, что, по-видимому, сопряжено с повсеместным расширением площадей антропогенных территорий на низменности и в горных районах республики, а также ростом поголовья скота. Благодаря этому происходит восстановление заброшенных животноводческих комплексов и строительство новых кошар в ранее опустыненных природных ландшафтах, что особенно привлекает слетков в период активной постгнездовой дисперсии.

По ориентировочной оценке, современная гнездовая численность вида на территории республики составляет не менее 800–1000 пар.

К числу лимитирующих факторов следует отнести гибель птиц под колесами автомобилей, отравление пестицидами (применяемыми в быту и в сельском хозяйстве), отлов подростками молодых особей.

**Серая неясыть (*Strix aluco*).** В Дагестане относится к оседлым, немногочислен-



ным и спорадично распространенным видам сов. Места обитания приурочены к различным типам лесов (преимущественно смешанно-широколиственным) на низменности и в предгорно-горных районах. В 1995–2003 гг. одиночные особи отмечались автором и местными жителями в лесах Буйнакского, Сергокалинского, Тарумовского и Кизлярского районов. В 2002 г. в зоомузее ДГУ охотниками доставлены из-под Кизляра и Кизилюрта по одной особи неясыти, причем не только серой, но и рыжей морф. По сообщению орнитолога-любителя Х.А. Омарова, в июне 2003 г. им зарегистрирована одна взрослая особь в смешанно-широколиственном лесу Левашинского района.

По ориентировочной оценке, численность серой неясыти в республике не превышает 30–40 пар, что связано с незначительной облесенностью региона.

К числу лимитирующих факторов относятся вырубка лесов, отстрел охотниками и браконьерами взрослых птиц и разорение гнезд.

### Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность за консультативную поддержку сотрудникам Лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов Дагестанского научного центра РАН – Е.В. Ильиной, Ю.А. Яровенко и К.З. Омарову. Кроме того, автор благодарит Ю.В. Пишванова, проработавшего более 40 лет главным охотоведом при Правительстве Республики Дагестан, а также орнитологов-любителей – Б.М. Эмирханова, Х.А. Омарова и охотников-профессионалов – В.И. Махничу и А.В. Лоскутова. Не менее признателен автор всем респондентам из числа местных жителей Дагестана за неоценимую помощь при подготовке статьи.

### Литература

Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С., Гаджиева З.Н., Ганиев М.И., Гасан-Гусейнов М.Г., Залибеков З.Г., Исмаилов Ш.И., Каспаров С.А., Сурмачев-

- ский В.И., Тагиров Б.Д., Эльдаров Э.М. (1996): Физическая география Дагестана. ДГПУ: Школа. 1-375.
- Билькевич С.И. (1893): Материалы к исследованиям орнитофауны Дагестана. - Протокол заседания Об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1892–1893 гг. Казань. Т. 24. Прил. 12: 1-24.
- Бёме Л.Б. (1935): Птицы Северного Кавказа. Пятигорск. 25.
- Бёме Р.Л., Банин Д.А. (2001): Горная авифауна южной Палеарктики: (Эколого-географический анализ). М.: МГУ. 1-256.
- Вилков Е.В., Пишванов Ю.В. (2000): Редкие и малочисленные виды птиц Дагестана. - Редкие, исчезающие и малоизученные птицы России. М.: СОПР. 1-27.
- Вилков Е.В. (2000): Лагуны Дагестана (Рамсарский проект). Махачкала: ДНЦ РАН. 1-76.
- Вилков Е.В. (2005): Авифауна высокогорного Дагестана. - Горные экосистемы и их компоненты. Тр. Междунар. конфер. Нальчик. 1: 82-88.
- Гюль К.К. (1959): Физическая география ДАССР. Махачкала. 9.
- Зонн С.В. (1946): Опыт естественноисторического районирования Дагестана. - Сельское хозяйство Дагестана. М.-Л.: АН СССР. 49-71.
- Красовский Д.Б. (1929): Материалы к познанию фауны Хасавюртовского округа Дагестана. - Изв. Горского пединститута. 6: 219-228.
- Коблик Е.А. (2001): Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: МГУ. 3: 3-35.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., Ратникова Н.В. (2003): Особенности дифференциации трофических ниш пустынных грызунов Северо-Западного Прикаспия. - Мат-лы междунар. совещ. "Териофауна России и сопредельных территорий". М.: ТО РАН. 243-244.
- Омаров К.З. (2002): Особенности биотопического распределения мышевидных грызунов в высокогорьях Богосского хребта. - Мат-лы II Междунар. конфер. "Биологическое разнообразие Кавказа". Махачкала: ДГУ. 120-122.
- Пишванов Ю.В. (1998): Филин. - Красная книга Дагестана. Махачкала. 159.
- Рябицев В.К. (2002): Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. Унта. 311-329.
- Чиликина Л.М., Шифферс Е.В. (1962): Карта растительности Дагестанской АССР. М.-Л.: АН СССР. 1-90.

*Е.В. Вилков,  
Прикаспийский институт  
биологических ресурсов ДНЦ РАН,  
ул. М. Гаджиева, 45,  
г. Махачкала, 367025,  
Россия (Russia).*

# ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БІОТОПІЧНИХ ВИМОГ ЛУЧНОЇ ТА ЧОРНОГОЛОВОЇ ТРАВ'ЯНОК НА ТЕРИТОРІЇ ЄВРОПИ

М.В. Банік

**Comparative analysis of habitat requirements of Whinchat and Common Stonechat in Europe. - M.V. Banik. - *Berkut*. 16 (1). 2007.** Habitat requirements of Whinchat and Common Stonechat were analysed taking into account the level of abundance of both species in different types of habitats in Europe. The data on breeding population densities were extracted from literature sources. The results of own long-term comparative studies of Whinchat and Common Stonechat ecology in North-eastern and Eastern Ukraine were used too. Main habitat preferences of both species were identified. Whinchat and Common Stonechat are similar in their needs in open habitats with perches as main structural elements used in daily activity. Density and hardness of perches, availability of nest sites and presence of sites with non-dense vegetation cover also matter. Common Stonechat depends on within-seasonal and year-to-year stability of vegetation cover, linear boundaries between habitats, tall perches used for singing early in spring, presence of slope sites and slope aspect. Whinchat is more tolerant to uniformity of vegetation cover and dampness level, and relies on grass/herb ratio in vegetation structure and persisting dry stems of perennial herbs. The data on habitat preferences were used to speculate about evolutionary history of both species. Whinchat seems to evolve in conditions of alpine and flood-plain meadows while Common Stonechat is related with garriga and maquis (Mediterranean vegetation types) as well as secondary habitats (e.g. heathlands) in Western Europe. Deforestation processes favour both species in the past while now both suffer from intensification of agricultural practice throughout Europe. [Ukrainian].

**Key words:** Whinchat, *Saxicola rubetra*, Common Stonechat, *Saxicola torquata*, habitat preference, ecology, evolution.

**Address:** M.V. Banik, Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration, Pushkinska str. 86, Kharkiv, 61024, Ukraine; e-mail: mbanik@operamail.com.

## Вступ

Вивчення особливостей біотопічного розподілу близьких видів птахів допомагає зрозуміти основи їх існування в одних і тих самих угрупованнях. Окрім того, воно може бути використане для реконструкції їх імовірної еволюційної історії. Аналіз біотопічного розподілу є допоміжним інструментом у визначенні ролі виду в структурі угруповання.

В дослідженнях біотопічного розподілу того чи іншого виду доцільно визначити три основні напрямки. По-перше, біотопічний розподіл можна проаналізувати в цілому для всього ареалу виду або для його великого фрагменту. Цей тип аналізу дає уяву про спектр можливих гніздових біотопів. Він дозволяє визначити оптимальні для виду біотопи, тобто такі, в яких його чисельність або сягає максимальних значень, або не зазнає значних міжрічних коливань порівняно з іншими біотопами. Саме таке до-

слідження біотопічного розподілу може бути використане і для історичних реконструкцій. Другий тип аналізу біотопічного розподілу застосовують для визначення факторів, від яких залежить рівень чисельності виду в межах певного біотопу (Wiens, 1989). В цьому випадку оцінюють зв'язок між змінами чисельності виду та структурних характеристик біотопу, або характер змін чисельності вздовж градієнту певного фактору впливу. Подібний тип аналізу дає можливість визначити ті параметри структури біотопу або фактори впливу, до яких даний вид птахів проявляє підвищену чутливість. Третій тип аналізу може бути здійснений на основі вивчення структурних характеристик гніздових територій в межах певного біотопу. Дослідження даного типу передбачають вивчення особливостей територіальної поведінки, які й визначають вибір птахами певних ділянок.

Аналіз біотопічного розподілу в межах всього ареалу або його великого фрагмен-



ту може бути першим кроком у порозумінні біотопічних потреб виду та плануванні подальших досліджень з метою вивчення залежності його чисельності від структурних ознак біотопів. Нами особливості вимог до структури гніздових біотопів детально проаналізовані на прикладі лучної (*Saxicola rubetra*) та чорноголової (*S. torquata*) трав'янок у межах європейської частини ареалів цих видів. Лучна трав'янка завдяки високій чисельності домінує в угрупованнях птахів луків та лучних степів та відіграє суттєву роль у функціонуванні цих екосистем. Чорноголова трав'янка нещодавно розширила свій ареал у Східній Європі та, зокрема, в Україні, і колонізувала райони, які були до недавніх часів заселені лише лучною трав'яною. Аналіз екологічних зв'язків чорноголової трав'янки допомагає визначити причини розширення її ареалу, а також зрозуміти, як обидва види трав'янок співіснують в одних і тих самих угрупованнях. Комплексний аналіз біотопічних потреб обох видів в порівняльному аспекті проведено в орнітологічній літературі вперше.

### Матеріал та методи

Для порівняльного аналізу біотопічних вимог лучної та чорноголової трав'янок були використані відомості по чисельності обох видів у різних типах біотопів на території Європи. Ці дані наведено в спеціальних роботах, які присвячені екології трав'янок, а також у деяких загальних працях (Вальх, 1900; Катин, 1911; Штегман, 1935; Воронцов, 1940; Parrinder, Parrinder, 1945; Гладков, 1954; Schmidt, Hantge, 1954; Niebuhr, Greve, 1964; Гавриленко, 1965; Ганя, 1965; Magee, 1965; Марисова, 1966; Frankevoort, Hubatsch, 1966; Ziegler, 1966; Driedrich, 1967; Géroudet, 1967; Phillips, 1968; Johnson, 1971a; Мерзленко, 1973; Голованова, 1975; Овчинникова, 1980; Лесничий, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Талпош, 1984; Voano et al., 1985; Witt, 1985; Курлавичюс, 1986; Hustings, 1986; Ильичев и др., 1987; Савинич, 1987; Bekhuis et al.,

1987; Štastný et al., 1987; Cramp, 1988; Ledant, Jacob, 1988a, 1988b; Suter, 1988a, 1988b; Белик и др., 1989; Oppermann, 1990; Tomiałojć, 1990; Зиновьев, 1991; Ильинский, 1991; Hordowski, 1991; Гузій, 1992; Миронов, 1992; Клестов, Пшеничный, 1994; Bastian, Bastian, 1996; Bertazzon, 1996; Bastian et al., 1997; Lardelli, Molnár, 1997; Urquhart, 2002). Окрім того, для характеристики біотопічних потреб обох видів використані дані власних порівняльних досліджень екології і поведінки трав'янок на території Північно-Східної та Східної України, а також залучені дані польових досліджень Ю.І. Вергелеса та О.О. Тищенкова в Україні і Придністров'ї. Для отримання даних по відносній чисельності видів у різних типах біотопів використовували маршрутний метод Д. Хейна (Haune, 1949) у модифікації Ю.С. Равкіна (1967) без обмеження ширини облікової смуги з наступним роздільним розрахунком щільності населення птахів за інтервалами дальності виявлення. Обліки чисельності проводили у 1991–2003 рр. у Харківській, Сумській, Луганській та Донецькій областях. Для аналізу були використані дані маршрутних обліків сумарною довжиною 284,8 км (заплавні і позазаплавні луки та болота у низинних місцеположеннях – 113,6 км, суходільні луки по корінних берегах річок та по схилах балок – 23,9 км, крейдяні схили по корінних берегах річок та по схилах балок – 61,9 км, різнотравно-злакові та петрофітні степи – 4,4 км, піщані степи – 18,2 км, узлісся – 14,1 км, поля та перелоги – 41,9 км, відстійники цукрових заводів – 6,8 км). Для потреб даного дослідження використані лише узагальнені дані: середньозважені величини щільності населення для основних типів біотопів.

### Результати та обговорення

Узагальнені відомості по чисельності обох видів трав'янок в основних типах біотопів подано у таблиці. Всі літературні дані по чисельності були перераховані, щоб от-





римати показники щільності населення (ос./км<sup>2</sup>). У тих випадках, коли неможливо було знайти дані по чисельності, проте було відомо, що вид зустрічається в певних біотопах, у таблиці використовували позначку “+”, а у випадках відсутності виду – “-”.

Аналіз літературних відомостей щодо біотопічного розподілу лучної та чорноголової трав'янок на території Європи дозволяє визначити основні вимоги кожного з цих видів до гніздових біотопів та виявити найважливіші відміни між ними. Обидва види подібні один до одного в своєму тяжінні до біотопів відкритого типу з достатньою кількістю сідал, тобто будь-яких елементів рослинності або мікроландшафту, що можуть бути використані для вистежування комах та інших безхребетних і полювання на них у повітрі й на землі, для співання, патрулювання території, охорони гнізда тощо. Найчастіше в ролі сідал виступають стеблини трав'янистих багаторічників та пагони чагарників або кінцеві гілки невисоких дерев, а також купини і великі камені. Висота таких сідал у більшості випадків лише в 1,2–2 рази перевищує середню висоту рослинного покриву. Охоче використовують трав'янки і створені людиною сідала – стовпчики всіяких огорож та парканів, стоги сіна, дріт ЛЕП і т. ін. Важливою якістю сідала є здатність витримувати вагу птаха, тому придатність для трав'янок біотопів з домінуванням трав'янистої рослинності залежить від спектру її життєвих форм. Ще однією важливою ознакою є щільність розташування сідал, що не повинна перевищувати певних, оптимальних значень (Orregmann, 1990, 1992). Окрім наявності сідал, типові біотопи трав'янок мають задовольняти їхні потреби щодо розташування гнізд, які звичайно бувають побудовані в шарі минулорічної сухої рослинності. І, нарешті, трав'янки обирають такі біотопи, структура яких дозволяє їм застосовувати улюблений метод кормодобування – злітання з сідала та здобування дрібних безхребетних на землі або у розрідженому та невисокому рослинному покриві (Bastian et al., 1997).

Ті ж самі особливості розвитку рослинного покриву, що полегшують здобування корму, забезпечують і можливість реалізації специфічних соціальних взаємодій. Всі перелічені особливості поєднують спільні вимоги до біотопів обох видів. Проте існують і суттєві розбіжності, що відбиваються у відмінах в характері біотопічного розподілу (табл.).

Перш за все, хотілось би звернути увагу на особливості вертикального розподілу трав'янок у гірських системах Європи. Як можна бачити з даних таблиці, лучна трав'янка є звичайним та досить численним видом субальпійських та альпійських луків. У той же час, чорноголова трав'янка в Західній Європі, фактично, на альпійських луках не гніздиться. Ці відміни відбиваються у характерному вертикальному розподілі.

Лучна трав'янка в різних європейських гірських системах нормально гніздиться на висотах більше 800 м. Межа вертикального розподілу виду в північній частині Австрійських Альп проходить біля відміток 900–950 м. В Центральних Альпах вид піднімається на гніздуванні до висот 1400–1600 м, та подекуди – до 2030 м (Suter, 1988a). У Швейцарії в Південних Альпах лучна трав'янка зустрічається переважно в межах 1400–1900 м, а в північних районах – між 1000 та 1400 м. Спорадичне гніздування відоме і для висот 2200–2300 м (Géroudet, 1967; Suter, 1988a). В Німеччині в Північних Альпах вид гніздиться на висотах 890–1000 м. У Польщі в Судетах лучна трав'янка зустрічається до висоти 1200 м, в Бескидах – до 1250 м, в Польських Татрах – до висоти 1400 м (Suter, 1988a; Tomiałojć, 1990). В Чехії у Високих Татрах вона підіймається до 1700 м. Найвищі знахідки виду на гніздуванні відомі для Вірменії – 2230 м, П'ємонту та Швейцарських Альп – 2300 м, Німеччини – 2650 м (Frankvoort, Hubatsch, 1966; Bastian et al., 1997).

Висока чисельність лучної трав'янки в умовах альпійських та субальпійських луків – біотопів, що в Європі змінені люди-



Біотопічний розподіл та чисельність лучної і чорноголової трав'янок у Європі  
Habitat distribution and abundance of Whinchat and Common Stonechat in Europe

Біотоп	Щільність населення (ос./км <sup>2</sup> )	
	<i>Saxicola rubetra</i>	<i>Saxicola torquata</i>
Субальпійські та альпійські луки	75–200	–
Заплавні луки, позазаплавні луки у низинних місцевостях	В оптимальних умовах – 80–150; середня – 25–65; за умов інтенсивного сільськогосподарського використання – < 10	5–30
Низові болота	25–120	+
Верхові та перехідні болота	85–110	1,5–20
Суходільні луки та лучні степи по схилах	20–155; Середня – 75	+
Рівнинні різнотравно-злакові степи	190310	–
Піщані дюни, піщані степи	2–20, Середня – 10	+
Кам'яністі степи	В оптимальних умовах – 120, середня – 40	5–40, середня – 15
Морське узбережжя зі скельними виходами, скелясті береги річок	–	< 60
Зарості чагарників (за межами Середземноморської підобласті)	10-60	< 25
Верещатники	+	5–25
Гарига	–	55–90
Пустирі та перелоги на рівнинах	В оптимальних умовах – 30–190; в субоптимальних умовах – 1–10	< 35
Відвали, дамби та стави-відстійники цукрових заводів	< 10	+
Поля багаторічних трав	+	< 10
Поля зернових культур	Середня – < 5, проте в оптимальних умовах – 75–90	–
Біотопи типу узлісь – узлісся лісів, окраїни лісосмуг, вирубки, культури лісових порід, розріджені ліси, галявини всередині великих лісових масивів, згарища	Середня – < 15, проте в оптимальних умовах – 20–50	+
Сади, виноградники	–	5–15

ною в найменшій мірі, свідчить про ймовірні давні історичні зв'язки виду з цими рослинними угрупованнями. Можна припустити, що саме гірські луки були одними з первинних біотопів лучної трав'янки в західній частині її ареалу.

Чорноголова трав'янка, як правило, в Західній Європі гніздиться на значно менших висотах. Відсутність її на висотах понад 800–900 м є особливо характерною для північних районів ареалу в Західній Європі. В Альпах вертикальна межа суцільного поширення виду проходить біля відмітки 600 м, у невисоких гірських системах на півночі від Альп в Німеччині, Чехії та Словаччині вона піднімається дещо вище – до висот 700–850 м (Suter, 1988b). У Польщі чорноголова трав'янка майже не зустрічається на

висотах понад 380 м (Tomiałojć, 1990). Подібний характер вертикального розподілу притаманний чорноголової трав'янки і в Українських Карпатах (Марисова, 1966). Найвищі знахідки на гніздуванні відомі для південних районів Європи: Центрального Масиву у Франції – 1000–1100 м, Швейцарських Альп – 1450 м, Східних Піренеїв – 1700 м, Італійських Альп – 1850 м та Греції – 2200 м (Cramp, 1988; Suter, 1988b; Lardelli, Molnár, 1997), однак все це – лише поодинокі зустрічі. У східній частині Середземномор'я та на Кавказі чорноголова трав'янка зустрічається на значних висотах, проте вона все ж піднімається лише до верхньої межі лісу та не гніздиться на альпійських луках, де поширена лучна трав'янка. Отже основні риси біотопічного розділен-



ня між двома видами в гірських умовах зберігаються і для цього регіону.

В найбільшій мірі відміни між біотопічними вимогами обох видів та видоспецифічні особливості біотопічного розподілу проявляються у Південній Європі, в межах Середземноморської підобласті. Тут чисельність чорноголової трав'янки сягає максимальних значень у характерних рослинних угрупованнях – гаризі та маквісі. Ці похідні рослинні угруповання поширилися в Середземноморському басейні внаслідок поступового знищення первинних дубових лісів (Серебряков, 1962; Вальтер, 1974). Рослинний покрив гариги сягає у висоту до 1 м та складається переважно з різних видів вічнозелених, жорстколистих чагарників із домішкою дубу-гарулії (*Quercus coccifera*). До складу маквісу входить більше високих чагарників та поодиноких низькорослих дерев (висотою 1,5–4 м). Саме в таких угрупованнях чисельність чорноголової трав'янки сягає своїх максимальних значень (табл.). Можна також зазначити, що в подібних біотопах не тільки гніздяться місцеві трав'янки, але й проводять зиму численні птахи з перелітних популяцій виду із північно-західних районів Європи. На відміну від чорноголової трав'янки, лучна в Південній Європі зустрічається спорадично, та гніздиться переважно в умовах заплачних, а також альпійських і субальпійських луків. У цьому проявляються підвищені вимоги лучної трав'янки до рівня зволоження гніздових біотопів та до складу рослинного покриву, в якому суттєву частку повинні займати різноманітні види осок і злаків.

У Північній Європі відміни у біотопічному розподілі обох видів на гніздуванні виражені не настільки гостро, як у Середземномор'ї. Обидва види, і особливо, чорноголова трав'янка (Fuller, Glue, 1977), заселяють верещатники, широко розповсюджені в приатлантичній частині Європи в умовах океанічного клімату. Ці біотопи не тільки в структурному відношенні подібні до заростей середземноморської чагарникової жор-

стколистої рослинності, але й пов'язані з нею рядом перехідних рослинних угруповань, що поширені на південному заході Піренейського півострова (Вальтер, 1974; Жерихин, 1995). В їх складі життєві форми чагарників поступово замінюються формами чагарничків. Верещатники, також, як і гарига та маквіс, є похідними угрупованнями, розповсюдження яких пов'язане із поступовим зведенням лісів людиною. Як самостійна форма рослинності вони колись займали дуже невеликі площі, переважно в невисоких горах, вище межі лісу (Вальтер, 1974). Як і типові середземноморські чагарникові угруповання, верещатники майже не змінюють свою структуру впродовж вегетаційного сезону (Greig-Smith, 1984). Це дуже важливо для осілих популяцій чорноголової трав'янки, які розповсюджені на Британських островах і на крайньому заході Європи.

Серед інших суттєвих переваг таких типів рослинності, як середземноморські жорстколисті чагарники та верещатники, можна вказати на доступність місць, в яких здатні укриватися на ночівлю сімейні групи чорноголової трав'янки (Ziegler, 1966). Ця ознака біотопу є дуже важливою, зважаючи на тривалість перебування сімейних груп на гніздовій території (Johnson, 1971b). В умовах гариги, маквісу та верещатників також досить часто зустрічаються невисокі дерева, які являють собою дуже важливий тип сідал. Подібні сідала за висотою значно відрізняються від тих, що звичайно використовуються трав'янками, – вони в декілька разів перевищують середню висоту рослинного покриву. Саме вони використовуються самцями чорноголових трав'янок навесні в період інтенсивного співання (власні спостереження; див. також Greig-Smith, 1983).

На відміну від лучної трав'янки, чорноголова проявляє також виразне тяжіння до схилових місцеположень з каменистими виходами. Вона охоче гніздиться вздовж скелястих виходів на морських узбережжях з домінуванням бескидника європейського



на заході Європи (Bibby, 1978; Cramp, 1988; Lardelli, Molnár, 1997; Urquhart, 2002), в долинах річок зі скелястими берегами в Західній та Східній Європі (Марисова, 1966; Талпош, 1984; Cramp, 1988). Гніздування чорноголової трав'янки по схилах, що добре прогриваються сонцем, – ознака, на яку часто звертають увагу в літературі (Овчинникова, 1980; Талпош, 1984; Cramp, 1988; Suter, 1988b; Lardelli, Molnár, 1997). Можна зазначити, що в умовах схиливих місцеположень задовольняються потреби чорноголової трав'янки щодо гарного огляду гніздової території. Окрім того, можливо, в схиливих місцеположеннях птахи не залежать від наявності дуже високих сідал, які необхідні самцям для співу навесні, оскільки роль останніх можуть виконувати звичайні сідала, що в межах території розташовані вище по схилу.

Залежність чорноголової трав'янки від так званих “граничних” біотопів детально розглянута нами у зв'язку з аналізом причин раптового розселення виду (Банік, 2000). У природних біотопах такі потреби чорноголової трав'янки задовольняються в умовах схиливих місцеположень, а в культурному ландшафті – в умовах численних, штучно створених дамб, каналів, насипів залізниць, огорож тощо (Cramp, 1988; Lardelli, Molnár, 1997).

Лучна трав'янка, на відміну від чорноголової, зустрічається на гніздуванні та є досить численною у незмінених людиною рівнинних степах. Проте такі біотопи в межах Європи збереглися лише у її східній частині, на невеликих площах в нечисленних заповідниках, і тому важко робити ґрунтовні висновки щодо їх значення для виду в минулому.

Найбільше відомостей про чисельності обох видів трав'янок у Європі зібрано в умовах заплавної луки, що є одним з основних біотопів лучної трав'янки та досить звичайним біотопом чорноголової (табл.). Цей біотоп має надзвичайне значення для лучної трав'янки, однак чисельність виду значно коливається в залежності від особ-

ливостей рельєфу заплави, рослинності луків та ступеню їх трансформації внаслідок осушувальної меліорації, випасу, сінокошення тощо. В багатьох працях зазначається зв'язок чисельності лучної трав'янки з рівнем мікроландшафтного різноманіття заплавної луки. Зокрема, німецькі дослідники (Bastian et al., 1994) в процесі вивчення зв'язку розподілу лучних трав'янок з численністю їх потенційних жертв виявили, що він залежить від видового різноманіття та не залежить від чисельності артродод. В свою чергу, видове різноманіття членистоногих визначається рівнем ландшафтного різноманіття лучних ділянок. Таким чином, лучні трав'янки обирали ділянки з більшим мікроландшафтним різноманіттям. В цьому контексті часто підкреслюється значимість окремих необроблених ділянок серед культивованих луків (Bertazzon, 1996). Автор сучасного зведення по біології трав'янок Е. Еркхарт (Urquhart, 2002) звертає увагу на виключно важливість для лучної трав'янки поєднання у складі великих площ луків ділянок, що не викошуються зовсім, та таких, що викошуються однократно і досить пізно. Проте, порівняно з чорноголовою трав'янкою, лучна непогано почувалася в умовах достатньо одноманітних за структурою рослинного покриву лучних біотопів. Чорноголова ж, навпаки, зустрічається на луках здебільшого там, де втручання людини призводило до формування строкатої мозаїки різних за структурою рослинності ділянок (Suter, 1988b).

Тяжіння лучної трав'янки до лучних та болотяних (але не перезволожених!) біотопів пояснюється також тим, що ці птахи залежать від наявності у складі рослинного покриву значної домішки видів злакових та осок. Лучні трав'янки постійно використовують шар сухих тогорічних пагонів злаків і осок для розташування гнізд, а самі пагони – як будівельний матеріал. Чорноголові трав'янки залежать від цих рослин в меншій мірі. Про це свідчать дослідження гніздової біології обох видів у Великобританії (Fuller, Glue, 1977). Важливо також за-



значити залежність лучних трав'янок від щільності та схоронності тогорічних пагонів великих трав'янистих багаторічників, що використовуються ними як сідала. Від цього залежить чисельність лучної трав'янки в умовах лучних біотопів (Orpetmann, 1990).

У Північній Європі проявляється ще одна відміна між лучною та чорноголовою трав'янками у виборі гніздових біотопів. Лучна трав'янка частіше, ніж чорноголова, зустрічається в умовах таких біотопів, що є похідними від лісових: на вирубках, в незімкнених лісових культурах, по узліссях лісів тощо. Оскільки лучна трав'янка охоче заселяє узлісся, то процес фрагментації лісів, що негативно впливає на птахів лісових екосистем, сприяє збільшенню її чисельності (Helle, 1985). За даними М.Д. Мерзленка (1973) лучні трав'янки з'являються на 2–3-річних вирубках після досягнення трав'янистою рослинністю максимального розвитку та утворення дерну. Чисельність виду в умовах узлісь залежить від того, з яким біотопом межує ліс: у Швеції чисельність лучної трав'янки вища там, де ліси межують з перелогами, а не з полями сільськогосподарських культур (Berg, Pärt, 1994). На відміну від лучної трав'янки, чорноголова майже повсюди в Європі уникає біотопів, що пов'язані з лісами (Марисова, 1966).

Серед біотопів культурного ландшафту обидва види часто гніздяться на перелогах. Зокрема, у Фінляндії лучна трав'янка є абсолютним домінантом населення птахів покинутих сільськогосподарських ланів. Частка її участі у складі населення коливається в межах 29–37% (Tormala, 1980). В літературі є також відомості, що дозволяють розглядати лучну трав'янку як вид, вимоги якого задовольняються перш за все на ранніх сукцесійних стадіях розвитку рослинності на перелогах (Brandl, Walberer, 1982). Можливо, це пов'язано з залежністю лучної трав'янки від наявності ділянок з невисоким та розрідженим рослинним покривом.

Як можна бачити з матеріалів таблиці, майже в усіх біотопах, де зустрічаються обидва види, зберігається певне співвідношення між рівнями їх чисельності. Щільність населення лучної трав'янки набуває значно більших значень, порівняно з чисельністю чорноголової трав'янки. В оптимальних умовах (субальпійські, альпійські та заплавні луки, степи) щільність населення першого виду сягає, в середньому, 100–200 ос./км<sup>2</sup> (5–10 пар/10 га), а чисельність другого в найбільш придатних умовах (гарига, верещатники, пустоші) – лише 25–50 ос./км<sup>2</sup> (1,3–2,5 пар/10 га).

У багатьох працях протягом останніх років спеціальна увага приділяється проблемі впливу господарської діяльності людини на чисельність обох видів трав'янок. У підзаголовку своєї книги, що присвячена лучній трав'янці, відомі німецькі дослідники виду, Ганс-Валентин та Аніта Бастіан, навіть називають її жертвою культурного ландшафту (Bastian, Bastian, 1996). І справді, чисельність виду в Центральній Європі в останні десятиріччя значно скоротилась. Причиною цього є інтенсифікація сільськогосподарського виробництва. Наприклад, у Німеччині (Шлезвіг-Гольштейн) перетворення вологих луків на інтенсивно культивовані поля трав'янистих багаторічників призвело до п'ятикратного скорочення чисельності лучної трав'янки (Busche, 1994). На негативний вплив деяких типів землекористування (внесення азотних добрив, ранне та неодноразове сінокосіння, використання важкої сільськогосподарської техніки) на чисельність виду звертають увагу німецькі дослідники (Bastian et al., 1994). Вони припускають, що цей несприятливий вплив опосередкований змінами рослинного покриву, що знижують помітність потенційної здобичі трав'янок. Скорочення чисельності лучної трав'янки в Голландії торкнулося переважно популяцій, що мешкають в агробіотопах (Grotenhuis, van Os, 1986). Чисельність популяцій, що гніздяться на верещатниках та торфових болотах, майже не змінилась. Падіння





ж чисельності в сільськогосподарських угіддях пояснюється як результат застосування нової практики господарювання – створення великих площ монокультур, знищення огорож тощо (Grotenhuis, van Os, 1986). Автори нарису про лучну трав'янку в Атласі гніздових птахів Європи (Bastian et al., 1997) пов'язують скорочення чисельності та фрагментацію ареалу виду (Великобританія, Голландія, Люксембург, Бельгія та Німеччина) із втратою більшістю луків свого високого біотичного різноманіття внаслідок інтенсифікації сільського господарства та поширення раннього (пізньотравневого) сінокошіння.

Інтенсифікація сільського господарства та зміни землекористування негативно позначились і на стані популяцій чорноголової трав'янки. Так, скорочення чисельності виду в Голландії у 1970–1980-ті рр. пов'язують з інтенсифікацією виробництва та розповсюдженням культури кукурудзи, що в багатьох районах замінила культури інших злакових (Hustings, 1986). В результаті несприятливих змін у практиці сільського господарства в другій половині ХХ ст. в деяких країнах Західної Європи (Великобританія, Голландія) відбулася фрагментація ареалу та зменшення чисельності чорноголової трав'янки. Тепер вона внесена до списку європейських видів птахів з певним природоохоронним статусом у категорії 3 – види, чисельність яких скорочується, але головна частина ареалу знаходиться за межами Європи (Tucker, Heath, 1994).

Слід, однак, зазначити, що в Східній Європі, та, зокрема, в Україні, практика ведення сільського господарства та використання різних типів угідь у багатьох випадках сприяє збільшенню чисельності лучної трав'янки та розселенню чорноголової. Наприклад, у Центральній Україні дослідження динаміки угруповань птахів болотяних біотопів під впливом меліорації виявили, що лучна трав'янка входить до складу небагатьох видів птахів, які не тільки лишаяються у складі угруповання на всіх стадіях перетворення біотопу, але й збільшують

свою чисельність (Кузьменко, 1978). Той же автор зазначає, що осушувальна меліорація сприяє зростанню чисельності чорноголової трав'янки в заплавах, оскільки зменшується частка перезволожених ділянок, які непридатні для гніздування виду (Кузьменко, 1977).

### Підсумки

Аналіз біотопічного розподілу та чисельності лучної і чорноголової трав'янок в Європі виявляє залежність цих видів від структури рослинних угруповань, дозволяє вказати на ймовірні історичні зв'язки з ними та визначити ступінь залежності від впливу антропогенних факторів. Вимоги до структури біотопу є визначальними, і зовнішнє різноманіття біотопів трав'янок насправді лише маскує одноманітність їх структури з точки зору потреб обох видів (Suter, 1988a, 1988b; Orpermann, 1990). Для чорноголової трав'янки важливу роль відіграють внутрішньосезонна та міжрічна сталість структури рослинного покриву, наявність лінійних меж між ділянками з різним характером рослинності, високих сідал, що використовуються самцями для співу навесні, а також доступність ділянок у схилових місцеположеннях, рівень інсоляції та доступність місць укриття для ночівлі сімейних груп. Для цього виду характерні підвищені вимоги до різноманіття елементів території (сідал, структури рослинного покриву тощо) на відміну від лучної трав'янки, яка більш толерантна до одноманітних за структурою біотопів. Для лучної трав'янки притаманні певна толерантність до рівня зволоження біотопів, залежність від присутності у складі рослинного покриву злаків та осок, що використовуються для побудови гнізд, залежність від схоронності недоторканих сухих стеблин трав'янистих багаторічників.

Спроба виявлення первинних біотопів підкреслює важливість гірських умов (субальпійських та альпійських луків) для лучної трав'янки. Чорногорова трав'янка істо-



рично пов'язана з угрупованнями середземноморської жорстколистої чагарникової рослинності, проте точніше визначити її первинні біотопи в цьому докорінно зміненому цивілізацією регіоні досить важко. Обидва види дуже сильно залежали від діяльності людини, вплив якої протягом століть призводив до перетворення ландшафтів і появи нових біотопів. Розселенню та зростанню чисельності обох видів в історичному контексті сприяли процеси зведення лісів, що спричинили розповсюдження таких рослинних угруповань, як заплавні луки (повсюди в Європі), гарига в Середземномор'ї та верещатники на заході і в центрі Європи. І лучна, і чорноголова трав'янки – типові птахи європейського культурного ландшафту. Проте, в останні роки інтенсифікація сільськогосподарського виробництва і зміни землекористування негативно позначились на поширенні та чисельності обох видів.

### Подяки

Автор висловлює щирю подяку Ю.І. Вергелесу за надані первинні дані обліків у різних типах біотопів на території Північно-Східної України та допомогу у проведенні польових робіт у 1990-ті рр. Автор також дуже вдячний О.О. Тищенко за люб'язно надані дані по чисельності лучної та чорноголової трав'янок у Придністров'ї.

### ЛІТЕРАТУРА

- Банік М.В. (2000): Розширення ареалу чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata L.*) в Україні та його можливі причини. - Біологія та валеологія. 3: 36-49.
- Белик В.П., Ветров В.В., Нечаев І.Б., Нечаев В.Б. (1989): К орнітофауне низовий Северского Донца. - Орнітологіческие ресурсы Северного Кавказа. Тез. докл. науч.-практ. конф. 21–23 апр. 1989 г. Ставрополь. 13-18.
- Вальтер Г. (1974): Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. II. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс. 1-424.
- Вальх Б.С. (1900): Материалы для орнітологии Екатеринославской губернии. Наблюдения 1982–1897 гг. - Тр. Об-ва испыт. прир. при Харьк. ун-те. 34: 1-90.
- Воронцов Е.М. (1940): Материалы по орнітофауне Владимирского лесничества Николаевской области УССР. - Праці наук.-досл. зоол.-біол. ін-ту Харьк. ун-ту. 8-9: 69-88.
- Гавриленко Н.І. (1965): К распространению чорноголового чекана на Украине. - Орнітологія. М.: МГУ. 7: 463.
- Ганя И.М. (1965): Количественная характеристика орнітофауны садов в Приднестровье Молдавии. - Орнітологія. М.: МГУ. 7: 290-308.
- Гладков Н.А. (1954): Дроздовые. - Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. 6: 405-621.
- Голованова Э.Н. (1975): Птицы и сельское хозяйство. Л.: Лениздат. 1-168.
- Гузій А.І. (1992): Фауна і населення птахів ялинових типів лісу Східних Бескид. - Беркут. 1: 8-29.
- Жерихин В.В. (1995): Природа и история биомы средиземноморского типа. - Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М. 2: 95-100.
- Зиновьев В.И. (1991): Птицы лесной зоны Европейской части СССР. Воробьинообразные. Тверь. 1-158.
- Ильинский И.В. (1991): Биология лугового чекана в Псковском Поозерье. - Мат-лы 10-й Всес. орнит. конфер. Минск: Наука і техніка. 2 (1): 244-245.
- Ильичев В.Д., Бутьев В.Т., Константинов В.М. (1987): Птицы Москвы и Подмосковья. М.: Наука. 1-272.
- Катин Е.Я. (1911): О некоторых птицах Келецкой губернии. - Орнітол. вестн. 2: 134-137.
- Клестов Н.Л., Пшеничний Я.В. (1994): К орнітофауне Светловодского регионального ландшафтного парка. - Мат-лы 1-ї конф. молодих орнітологів України. Чернівці. 64-67.
- Кузьменко В.Я. (1977): Особенности экологии чеканов в условиях осушенных площадей Среднего Приднепровья. - Вестн. зоол. 4: 32-37.
- Кузьменко В.Я. (1978): Динамика орнітокомплексов на осушаемых землях Среднего Приднепровья. - Вестн. зоол. 4: 27-32.
- Курлавиčius П. (1986): Влияние сельскохозяйственной мелиорации на численность и распределение птиц в Литве. - Экология птиц Литовской ССР. 3. Антропогенное воздействие на орнітофауну и ее охрана. Вильнюс. 17-30.
- Лесничий В.В. (1981): К изучению орнітофауны естественных и освоенных эвтрофных болот в условиях Украинского Полесья. - Вестн. зоол. 3: 49-53.
- Мальчевский А.С., Пукінский Ю.Б. (1983): Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 2: 1-504.
- Марисова І.В. (1966): До біології чорноголового чекана (*Saxicola torquata L.*) на Україні. - Екологія та історія хребетних фауни України. Київ: Наукова думка. 126-130.
- Мерзленко М.Д. (1973): К фауне птиц вырубок подзоны южной тайги. - Біол. науки. 1: 21-23.
- Миронов В.И. (1992): Формирование фауны и населения птиц техногенных ландшафтов степной зоны Украины. - Беркут. 1: 30-36.
- Овчинникова Н.П. (1980): Гнездование чорноголово-



- го чекана (*Saxicola torquata* L.) в Борисовском районе Белгородской области. - Вестн. Ленингр. ун-та. 21 (4): 35-38.
- Равкин Ю.С. (1967): К методике учета птиц в лесных ландшафтах. - Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (Северо-Восточная часть). Новосибирск: Наука. 66-75.
- Савинич И.Б. (1987): Сезонные явления годового цикла лугового чекана (*Saxicola rubetra* L.) в юго-восточном Приладожье. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 163: 112-125.
- Серебряков И.Г. (1962): Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа. 1-379.
- Талпош В.С. (1984): Материалы по экологии черноголового чекана на западе УССР. - Вестн. зоол. 5: 57-61.
- Штегман Б.К. (1935): К распространению и географической изменчивости черноголового чекана. - Докл. АН СССР. Нов. серия. 3 (8), 1: 45-47.
- Bekhuis J., Bijlsma R., van Dijk A., Hustings F., Linsink R., Saris F. (eds.). (1987): Atlas van de Nederlandse Vogels. Arnhem: SOVON. 1-595.
- Bastian A., Bastian H.-V. (1996): Das Braunkehlchen. Opfer der ausgeräumten Kulturlandschaft. Wiesbaden: AULA Verlag. 1-136.
- Bastian A., Bastian H.-V., Sternberg H.-E. (1994): Ist das Nahrungsangebot für die Brutrevierwahl von Braunkehlchen *Saxicola rubetra* entscheidend? - Vogelwelt. 115: 103-114.
- Berg Å., Pärt T. (1994): Abundance of breeding farmland birds on arable and set-aside fields at forest edges. - Ecography. 17 (2): 147-152.
- Bertazzon G. (1996): Distribuzione e densità di popolazione dello Stacciato *Saxicola rubetra* (Linnaeus) in due praterie coltivate della Piana del Cansiglio (Prealpe Venete) (Vertebrata, Aves). - Lavori - Soc. Ven. Sc. Nat. 21: 15-21.
- Bibby C.J. (1978): A heathland bird census. - Bird Study. 25 (2): 87-96.
- Brandl R., Walberer E. (1982): Zur ornithologischen Bedeutung von Brachflächen. - Anz. Ornithol. Ges. Bayern. 21 (1-2): 21-41.
- Busche G. (1994): Zum Niedergang von "Wiesenvögeln" in Schleswig-Holstein 1950 bis 1992. - J. Orn. 135 (2): 167-177.
- Boano G., Bricchetti P., Cambi D., Meschini E., Mingozzi T., Pazzucconi A. (1985): Contributo alla conoscenza dell'avifauna della Basilicata. Bologna. 1-37.
- Cramp S. (ed.). (1988): Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Oxford univ. press. 5: 1-1063.
- Driedrich J. (1967): Vogelleben am "Zuckerrubenteich". Industrieabwasser wirken positiv auf die Vogelwelt. - Vogel-Kosmos. 4 (3): 92-95.
- Frankevoort W., Hubatsch H. (1966): Unsere Wiesenschmärtzer. Aus dem Leben von Schwarz- und Braunkehlchen. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 1-97.
- Fuller R.J., Glue D.E. (1977): The breeding biology of the Stonechat and Whinchat. - Bird Study. 24 (4): 215-228.
- Géroutet P. (1967): Études sur le Traquet pâtre *Saxicola torquata*. II. Distribution des nicherens en Suisse, leurs biotopes et leurs fluctuations. - Oiseaux. 29 (1): 1-13.
- Greig-Smith P.W. (1983): Use of perches as vantage points during foraging by male and female Stonechats *Saxicola torquata*. - Behaviour. 86 (3-4): 215-236.
- Greig-Smith P.W. (1984): Seasonal changes in the use of nesting cover by Stonechats *Saxicola torquata*. - Ornis Scand. 15 (1): 11-15.
- Grotenhuis J.W., van Os B.L.J. (1986): Sterke achteruitgang van het Paapje als broedvogel in Drenthe. - Limosa. 59 (2): 57-60.
- Hayne D.W. (1949): An examination of the strip census methods for estimating animal population. - J. Wildl. Manag. 13: 145-157.
- Helle P. (1985): Effects of forest fragmentation on bird densities in northern boreal forests. - Ornis Fenn. 62 (2): 35-41.
- Hordowski J. (1991): Rozmieszczenie i liczebność ptaków lęgowych w Województwie Przemyskim. Bolestraszyce. 1-80.
- Hustings F. (1986): Veranderingen in de stand van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata* in 1970-1984. - Limosa. 59 (4): 153-162.
- Johnson E.D.H. (1971a): Observations on a resident population of Stonechats in Jersey. - Br. Birds. 64 (5): 201-213.
- Johnson E.D.H. (1971b): Observations on a resident population of Stonechats in Jersey. - Br. Birds. 64 (6): 267-279.
- Lardelli R., Molnár Z. (1997): *Saxicola torquata*. Stonechat. - The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. London: T & A.D. Poyser. 528-529.
- Ledant J.-P., Jacob J.-P. (1988a): Traquet tarius, *Saxicola rubetra*. - Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique. Bruxelles: IRSNB. 246-248.
- Ledant J.-P., Jacob J.-P. (1988b): Traquet pâtre, *Saxicola torquata*. - Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique. Bruxelles: IRSNB. 248-250.
- Magee J.D. (1965): The breeding distribution of the Stonechat in Britain and the cause of its decline. - Bird Study. 12 (2): 83-89.
- Niebuhr O., Greve G. (1964): Zur Brutverbreitung des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata*) in Ostniedersachsen. - Natur, Kultur und Jagd. 17 (2-3): 49-59.
- Oppermann R. (1990): Suitability of different vegetation structure types as habitat for the Whinchat (*Saxicola rubetra*). - Vegetatio. 90: 109-116.
- Oppermann R. (1992): Das Ressourcenangebot verschiedener Grünland-Gesellschaften und dessen Nutzung durch Brutvögel. Eine bioökologische Fallstudie zur Habitatnutzung des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*) in Südwestdeutschland. - Phytocoenologia. 21 (1-2): 15-89.
- Parrinder E. R., Parrinder E. D. (1945): Some observations on Stonechats in North Cornwall. - Br. Birds. 38: 362-369.



- Phillips J.C. (1968): Stonechat breeding statistics. - Bird Study. 15 (2): 104-105.
- Bastian H.-V., Bastian A., Bocca M., Suter W. (1997): *Saxicola rubetra*. Whinchat. - The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. London: T & A.D. Poyser. 526-527.
- Schmidt K., Hantge E. (1954): Studien an einer farbigen beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*). - J. Orn. 95 (1/2): 130-173.
- Šťastný K., Randík A., Hudec K. (1987): Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČSSR 1973/77. Praha: Academia. 1-484.
- Suter W. (1988a): *Saxicola rubetra* – Braunkehlchen. - Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden: AULA Verlag. 392-446.
- Suter W. (1988b): *Saxicola torquata* – Schwarzkehlchen. - Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden: AULA Verlag. 446-509.
- Tomiałojć L. (1990): Ptaki Polski. Rozmieszczenie i liczebność. Wyd. drugie. Warszawa: PWN. 1-462.
- Tormala T. (1980). The bird community of reserved fields in Central Finland. - Ornis Fenn. 57 (4): 161-166.
- Tucker G.M., Heath M.F. (eds.). (1994): Birds in Europe – their conservation status. Cambridge: BirdLife International. 1-600.
- Urquhart E. (2002): Stonechats. A Guide to the Genus *Saxicola*. London: Christopher Helm. 1-320.
- Wiens J.A. (1989): The Ecology of Bird Communities. Vol. 1. Foundations and Patterns. Cambridge Univ. Press. 1-539.
- Witt K. (Hrsg.). (1985): Brutvogelatlas Berlin (West). - Orn. Bericht Berlin (West). 9: 1-384.
- Ziegler G. (1966): Beobachtungen an Schwarzkehlchen, *Saxicola torquata rubicola*, im nördlichen Teil des Kreises Minden/ Westf. - J. Orn. 107 (2): 187-200.

M.V. Банік,

УкрНДІ лісового господарства та  
агролісомеліорації ім. Г.М. Висоцького,  
вул. Пушкінська, 86,  
м. Харків, 61024,  
Україна (Ukraine).

Замітки	Беркут	16	Вип. 1	2007	97
---------	--------	----	--------	------	----

## О НЕОБЫЧНОЙ ГИБЕЛИ ПЕРЕПЕЛА

About an unusual death of Quail. - I.R. Merzlikin, V.M. Savostyan. - *Berkut*. 16 (1). 2007. - A dead young bird was found with swallowed shaggy grass stalk. [Russian].

В середине августа 2007 г. во время кошения травы был обнаружен мертвый молодой перепел (*Coturnix coturnix*). Во рту у него был тонкий шершавый стебель травы, росшей из земли. Очевидно, птица, склевывая семена, проглотила часть стебля, не смогла освободиться от него и погибла.

Вероятно, этим растением оказалось остица (асперуга) простертая (*Asperugo procumbens*) из семейства бурачниковые (*Boraginaceae*). Оно характеризуется тем, что имеет стебель, покрытый небольшими шипиками, загнутыми назад (Веселовський та ін., 1988).

Подобный случай наблюдал у себя на подворье в с. Олешня Ахтырского р-на Сумской обл. один из авторов (В.М. Савостян). 16.07.2006 г. был замечен цыпленок-пухо-

вичок, долгое время стоявший наклонившись к земле. При ближайшем рассмотрении оказалось, что он проглотил часть стебля остицы простертой, с находившимися на нем семенами. Желая освободиться, птица заглатывала стебель все дальше и дальше, пока не оказалась у самого его корня. Цыпленок не мог ни оторвать проглоченное растение, ни вырвать его с корнем и несомненно бы погиб. С большим трудом удалось извлечь из его пищевода проглоченное растение и таким образом освободить птицу. Длина стебля составила 6,5 см.

## ЛИТЕРАТУРА

Веселовський І.В., Лисенко А.К., Манько Ю.П. (1988): Атлас – визначник бур'янів. Київ: Урожай. 1-72.

**И.Р. Мерзликін, В.М. Савостян**

И.Р. Мерзликін,  
пр. Лушпы, 20/1, кв. 58,  
г. Сумы, 40034,  
Україна (Ukraine).

# NESTING ECOLOGY OF THE RED-WHISKERED BULBUL AT CITY CENTRE AND PERIPHERY IN LUCKNOW, NORTHERN INDIA

Abhijit Mazumdar, Prabhat Kumar

**Abstract.** The nesting ecology of Red-whiskered Bulbul was investigated and compared between the city centre and peripheral areas among farmlands and dense vegetation of Lucknow city, India. Both the study regions had a 16 km<sup>2</sup> area. The nests at the city centre showed clumping due to less food supply, were fewer in number, thin walled, had lesser mean depth, lesser mean clutch size and were at times constructed on man made structures due to shortage of nesting sites, had a greater mean height and took a longer duration to be completed as against the peripheral nests located on city outskirts. In both study areas male and female bulbuls took active part in site selection, nest construction, incubation and protecting and feeding the young. However, city centre nests had a higher mortality rate and lower nesting success which could be attributed to less favourable conditions related to nest concealment, protection from inclement weather and food availability.

**Key words:** Red-whiskered Bulbul, *Pycnonotus jocosus*, India, behaviour, ecology, breeding, nest, egg.

**Address:** Dr. A. Mazumdar, 3-B Murlinagar, Cantt Road, Lucknow-226001, UP India;

e-mail: abhijit.mazumdar@rediffmail.com.

**Гнездовая экология краснощекого бюльбюля в центре и на периферии г. Лукнов, Северная Индия.** - А. Мазумдар, П. Кумар. - Беркут. 16 (1). 2007. - Краснощекий бюльбюль – обычный вид на севере и востоке Индии. Исследования проводились с февраля по июль 2006 г. на двух участках по 16 км<sup>2</sup> в центре города и на окраине среди полей и густой растительности. Гнезд в городе было меньше, они имели меньшие размеры и меньшее количество яиц. Самцы и самки на обоих участках принимали активное участие в выборе мест гнездования, постройке гнезд, насиживании и выкармливании птенцов. Успешность размножения в центре города была ниже, что может быть связано с менее благоприятными условиями.

## Introduction

The Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*) occurs abundantly in northern and eastern parts of India. The bird has economic significance since it feeds on grains and fruits in orchards, causing losses to agriculture, however, interestingly it compensates the loss by its insectivorous habits. It breeds both in urban as well as farmland areas on city outskirts. To study the nesting ecology of this bird the city of Lucknow (26° 55' N, 80° 59' E, 450 m above sea level) was chosen because of its high number here.

prismatic binoculars 8 x 30 was used for study of nesting habits. Folding type of ladder was used to approach the nests situated at different heights. The study was carried out since February to July 2006. We observed the difference in the nesting ecology of Red-whiskered Bulbul between the city centre and peripheral areas among farmland and dense vegetation. Care was taken to ensure that maximum nests were located both in the city centre and the periphery. All the mean values are given with Standard Deviation (mean ± SD).

## Results

### Material and methods

For studying the nesting ecology of Red-whiskered Bulbul, 60 nests were found in Lucknow city centre and on its periphery among farmland and dense vegetation. Both regions covered a 16 km<sup>2</sup> area each. A pair of

The Red-whiskered Bulbuls formed pairs during the breeding season (February to July) and the courtship behaviour included tickling of head of female by male bulbul, using its beak. Either of the two birds touched the beak of the other bird and rubbed it as well. Either of the two birds regurgitated and provided food





of animal or plant product to the other bird. The pre-copulatory behaviour of the male included plumage display with the hovering of the head, spreading the tail and fluttering the wings along with giving out shrill calls. A female bulbul that perched near male lowered itself with wings half spread and tail feathers raised, made a call to male. At times females were observed trying to mount the male but at the time of copulation male mounted the female on her back. Then male grasped the flank feathers of female in its feet and the neck feathers in its bill. Now female, with the wings slightly raised, tail feathers raised vertically and the feathers around the cloaca spread apart, prepared to copulate. The process of copulation required a few seconds as male mounted female and balanced itself with its feet and beak hold. After five or six cloacal contacts male switched sides by placing its tail on the other lateral side of female bulbul while maintaining the rhythm of copulation. This process was repeated for five to ten minutes. Copulation occurred generally in the morning or in the evening. After the copulation was over male dismounted from female at its own initiative, while remaining in the copulatory posture for a few seconds. This process was similar in both the study areas.

Both parent birds were involved in selecting suitable sites for construction of nests. They chose small trees, especially thorny ones like *Euphorbia tirucalli*, bushes, hedges and creepers and man made structures as nesting sites. Many birds chose those sites for nest construction that they had used previously; this information we collected from the local residents of the area. The mean height at which nests were located in the city centre was  $12.50 \pm 2.27$  feet and the mean depth of nests was  $1.75 \pm 0.35$  inch. We could locate only 20 nests at the city centre over a  $16 \text{ km}^2$  area, which were clustered in small groups within  $100\text{--}200 \text{ m}^2$  area that can be attributed to the availability of less food in the city centre area. However, nests located on the periphery, numbering 40, over a  $16 \text{ km}^2$  area among farmlands and dense vegetation were well spaced out with no clump-

ing of nests seen which can be attributed to better nesting conditions with respect to food availability, better nesting sites and lesser human interference. The peripheral nests had a greater depth (mean depth  $2.20 \pm 0.84$  inch). The peripheral nests were at a minimum distance of  $400\text{--}500$  metres from each other. All the nests located on city periphery were constructed on thorny plants, bushes, shrubs having a mean height of  $8.0 \pm 2.4$  feet. No nest was constructed near the man made huts etc. This was in stark contrast to the location of nests in the city centre area, with some nests being constructed on lamp shades and other man made structures, suggesting a scarcity of nesting sites in urban areas. Peripheral nests were better concealed than the city centre nests given the dense vegetation presence.

Both male and female partners of Red-whiskered Bulbul, constructed their nest by procuring nesting material that consisted of small dried sticks, grasses, leaves, metal wires, creepers and threads etc. A piece of paper at the base of a nest was observed in several city centre nests. During the early stages of nest construction small sticks were arranged in a criss-cross fashion by both birds that rose to a small platform. Either bird sat inside the incomplete nest and then concluded the construction of the cup-shaped nest. At times the nest was plastered on the outside with little cobwebs. The lining was made of fine stem of grasses. The presence of thread and wires may be attributed to the scarcity of nesting material or to avoid the extra labour of having to procure nesting material from far away places. It took the Red-whiskered Bulbuls of the city centre 6 to 7 days to construct the nests which clearly indicates a lack of availability of nesting material in the city centre area. It took the bulbul less than 5 days to prepare the nests in the peripheral region. The short time for nest construction could be ascribed to the short distance of the nest building material from the nesting sites and the hard working nature of the pair bulbuls. The peripheral nests located on city's outskirts were visibly thicker and stronger and no nest showed any evidence of



threads, wires and papers in them thereby suggesting the availability of nesting material in good amount in the peripheral region. Also one could attribute the greater thickness of the nest to the ever greater need of protection from rain, storm and predators present in the region and also to support a larger clutch of eggs. Soft grasses, stems and roots were used to line the inner cavity of the nest. Only one bulbul sat at a time in the nest. The birds spent hours in their nests and at times they were observed repairing their nests by collecting some nesting material nearby. They also used plant twigs as roofing material for concealment to protect themselves and their young ones from predators and adverse weather conditions. The bulbuls never used the readymade nests of other birds; no other bird used the abandoned nests of bulbul.

These bulbuls showed territorial behaviour, the size of which depended on the abundance of the member of the same species present in the same area. The nesting territory in these birds was defended only during egg laying, hatching of eggs and the rearing of young ones by both the individuals of the pair. Thus the bulbul defended the eggs and the fledglings. It defended its territory against all animals and also against the individuals of its own species. Though it remained less hostile towards less harmful birds such as sparrows during the early stages of nest building, yet it became more and more aggressive as it started laying eggs and rearing its young ones. Both the individuals of a pair became extremely aggressive and attacked the intruder with their beaks, wings and claws, thus forcing the intruder to escape. Though they defended their territories against large predators yet they remained silent at the advent of large preying birds such as kites. While defending their territories against members of other species they did not find support from members of their own species. This territorial behaviour remained uniform both at city centre and periphery.

The female bulbul, during egg laying, sat at the edge of the nest in a fluttering and uneasy mood with its tail feathers erect and slightly spread wings. The broader end of the

egg first came out of the cloaca and the egg was laid in the center of the nest. The bird stayed in its nest for a few minutes; after laying the egg it moved away. In these birds the second egg was laid after 24 hours and the third after another 24 hours. The clutch had two or three eggs. Among the nests of bulbul under the present study at the city centre many had three and a few had two (mean clutch size  $2.70 \pm 0.30$ ). However, most nests on the periphery had a clutch size of three eggs leading us to assume that favourable nesting conditions increase clutch size. The mean clutch size among peripheral nests was  $2.95 \pm 0.20$ .

The eggs of bulbul were light brown in colour with pinkish coloured markings on them. The shape of eggs ranged from oval to sphero-conoidal, rarely pyriform or elongated or globular. Twenty eggs were measured at city centre and periphery each. Length: 18–24 mm (mean length  $22.0 \pm 2.24$  mm). Breadth: 14–16 mm (mean breadth  $15.5 \pm 1.46$  mm). The female incubated the eggs for a much longer duration than male. As soon as the first egg was laid female bird sat on it but the female bird avoided incubating eggs at night till the clutch was complete. The male bird incubated the eggs for short durations during daytime. The incubating bird left the nest twice or thrice every two hours for some activities such as feeding, drinking and attending to the call of nature. Birds of city centre took a lot of time to return to their nests as against the nesting bulbuls on city periphery. This could be due to lack of food and other resources that were available in plenty on the outskirts among the dense vegetation and farmlands. The bird placed all the eggs in a definite order for incubation, with the broad end facing the outer side and the narrow end directed towards the center of the nest. The incubation period varied between 13–14 days (mean  $13.7 \pm 0.48$  days). Egg fertility at the city centre and periphery was 87.0% and 89.8% respectively.

Since the young hatchlings were blind and naked, they were dependent on their parents for food and protection. After hatching of all eggs the female bulbul did not sit in the nest during day time but sat at night for protecting



the fledglings. The fledglings were never left unguarded and at least one parent bird remained in the vicinity of the nest to protect the nestlings from predators. However, in city centre nests only one parent bird remained in the vicinity for a longer duration than the peripheral nests since the other parent bulbul had to scour for food over large distances to feed itself and the hatchlings and this at times led to predators like cats preying on the fledglings. Both parents were involved in feeding the young ones and provided them regurgitated food. The fledglings were blind till the fifth day. On the sixth or seventh day the fledglings opened their eyes and raised their heads. Initially they raised their heads and opened their mouths for food the moment the nests were disturbed, but as they became mature they learnt to distinguish between various external factors which disturbed them. Henceforth, they raised their heads with open mouths only when their parents came near their nests. The young birds left the nests 12–13 days after their birth.

In the Red-whiskered Bulbul the mortality rate was 17.0% (8 fledglings of the 47 hatched eggs died) in the city centre area which could be attributed to lack of proper concealment of nests from predators and long absence of parent birds from their nests. However, the mortality rate was 10.4% (11 fledglings of the 106 hatched eggs died) among the nests under study on the periphery. This could be due to proper concealment of nests and safety from predators due to greater level of protection from parent bulbuls since they don't have to scour for food for a long time daily. In city centre bulbuls out of 54 eggs laid 39 mature fledglings flew away from their nests showing 72.2% nesting success. Among the peripheral nests on the city outskirts of the 118 eggs laid 95 fledglings matured and left the nests giving a nesting success of 80.5%.

### Discussion

Wright (1957), reported May to August as the breeding season in bulbul. Breeding in birds is mostly seasonal, hence reproduction in birds is periodic in nature. It is a general

rule that passerine birds come into breeding condition at an early age. Most passerine birds breed in first spring before they are one year old. Bulbuls probably start their breeding season when day length and temperature are towards increasing side. In some birds shortening of day lengths initiates breeding (Berger, 1969). Courtship behaviour differs in different birds. In Red-vented Bulbul (*Pycnonotus cafer*) these activities include billing, spooning and head tickling (Lamba, 1977).

In bulbul, both the birds of the pair take part in constructing the cup-shaped nest by placing sticks in a criss-cross manner followed by the addition of dry leaves, grass twigs etc. (Baker, 1922). The clutch size of every species is definite. Inglis (1922) reported mean clutch size of 3.0–3.1 in Red-vented Bulbul. Baker (1922) reported the largest clutch of five eggs in a nest of this species.

The eggs of bulbul have pinkish spots. Similar observations on the eggs of bulbul were reported by Ali (1992). In bulbul the female does not wait for the entire clutch to be laid, but starts sitting on the first egg as soon as it is laid. Though both sexes in bulbul share incubation duty, yet most part is done by female in Red-vented Bulbul (Dixit, 1963). Law (1924) recorded 12 days in bulbul. Mortality or death among fledglings was caused due to several factors such as predators, diseases, size of nests and chances of nestlings falling off their nests. Vijayan (1978) reported the nesting success to be maximum when the cover was dense. A high nesting success rate as reported in these birds could be attributed to a number of factors such as favourable atmospheric conditions, nesting sites that were camouflaged by thorny plants, less infections among fledglings, less predators and high egg fertility rate. All these factors culminated in a high nesting success rate. Nest building property is acquired genetically (Mathur, 1998). Due to experience many birds build better nests as they grow older.

### REFERENCES

- Ali S. (1992): The book of Indian birds. 17<sup>th</sup> edition. Bombay: Oxford University Press.



- Baker E.C.S. (1922): Fauna of British India including Ceylon and Burma. Birds Synonymy. London: Taylor and Francis. 7: 78-80.
- Berger A.J. (1969): The breeding season of Hawaii Amakihi. - Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus. 24: 1-4.
- Dixit D. (1963): Notes on a case of Redvented bulbul, *Pycnonotus cafer* (Linn.) nesting indoor. - Pavo. 1: 19-31.
- Inglis C.M. (1922): Curious site for nest of Bengal Redvented bulbul (*M. h. bengalensis*). - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 27: 1135-1136.
- Lamba B.S. (1977): Redvented bulbul, *P. cafer* (Linn.), nesting in a hole in a mud bank. - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 73: 395.
- Law S.C. (1924): The incubation period of a bulbul's egg. - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 29: 1056-1058.
- Mathur R. (1998): Animal Behaviour. Meerut: National Press.
- Vijayan V.S. (1978): Breeding biology of bulbul, *Pycnonotus cafer* and *P. luteolus* (Family: Pycnonotidae) with special reference to their ecological isolation. - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 75: 1090-1117.
- Wright M.D. (1957): Notes on the birds of a selected area in Dehradun. June 1946 – July 1951. - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 54: 631.

Критика і бібліографія	Беркут	16	Вип. 1	2007	102
------------------------	--------	----	--------	------	-----

**Tryjanowski P., Sparks T.H.,  
Jerzak L. (Eds.).  
The White Stork in Poland:  
studies in biology, ecology and  
conservation. Poznań: Bogucki  
Wyd. Naukowe, 2006. 492 p.**

Польские орнитологи выпустили интересный сборник по изучению и охране белого аиста (*Ciconia ciconia*). Он состоит из вступления редакторов и 38 статей. Тематика работ очень разнообразна – от региональных сводок по экологии и динамике численности до специальных публикаций по миграциям, поведению, определению пола по биометрическим параметрам, биохимии крови, акарофауне гнезд, методам охраны. Сборник полностью на английском языке, что делает опубликованные результаты исследований доступными для ученых из любых стран.

По данным последнего VI Международного учета белого аиста в 2004–2005 гг., в Польше гнездится ок. 52,5 тыс. пар, что составляет примерно 20 % общей их численности (Guziak, Jakibiec, 2006). Польская популяция аистов – крупнейшая в мире (украинская, кстати, – третья, после Испании). Понятно, что изучение крупнейшей мировой популяции вида важно и для науки, и для охраны птиц. Надо отдать должное польским коллегам, по активности изуче-

ния белого аиста они уступают разве что немцам. Исследования целого ряда авторов уже стали классическими.

В сборнике обсуждаются изменения распространения, численности, экологии белого аиста, происходящие за последние десятилетия. Численность вида растет, он расселяется на новые территории. Причем, происходит это даже в Польше – аист поднимается все выше в горы на юге и юго-западе страны. Практически повсеместно все больше аистов изменяют свои традиционные места гнездования и переходят на линии электропередачи. Это представляет немалую проблему и для экономики, и для охраны самих птиц. Многие исследования касаются влияния различных факторов на успешность размножения аистов – качества местообитаний и богатства кормовой базы, внутривидовой конкуренции, погодных условий. Интересны и информативны статьи по результатам кольцевания в Польше и поведению аистов.

У польских орнитологов и природоохранников накоплен уже богатый опыт охраны белого аиста, что также нашло отражение в сборнике.

Сборник может быть интересен не только орнитологам, но и биохимикам, физиологам, тем, кто занимается практической охраной птиц.

**В.Н. Грищенко**

## ЕКСПАНСІЯ ТЕМНОГОЛОВОЇ ФОРМИ В АРЕАЛ ТИПОВО ЗАБАРВЛЕНОЇ СОЙКИ У ДОНБАСІ

І.В. Загороднюк, О.С. Резнік

**Expansion of dark-headed form into the range of typically colored Jay in the Donbas. - I.V. Zagorodniuk, A.S. Reznik. - *Berkut*. 16 (1). 2007.** - Data on the records of both typical (light-headed) and dark-headed forms of Jay in East Ukraine are presented, first of all in the territory of Lugansk and North-Eastern part of Donetsk regions. A third of Jay records in this area during last years are concern of dark-headed form. The latter is provisionally identified as belonging to Caucasian subspecies *Garrulus glandarius krynicki*, nearest finding of which are known in Manyh lake complex (Rostov region of Russia). Available data indicate on expansion of Caucasian Jay into the range of subspecies *G. g. glandarius* as well appearance of morphologically transient forms, that can appears a hybrids of these two forms. [Ukrainian].

**Key words:** Jay, *Garrulus glandarius*, East Ukraine, colored forms, distribution, expansion, hybridization.

**Address:** I.V. Zagorodniuk, Laboratory of animal ecology, Lugansk Pedagogical University, Oboronna str. 2, Lugansk, 91011, Ukraine; e-mail: zoozag@ukr.net.

### Вступ

Для сучасного періоду розвитку фаун характерні інтенсивні інвазійні процеси, спровоковані антропогенними змінами середовища. Інвазії складають значну проблему як джерело біологічного забруднення і важливий об'єкт наукових досліджень, пов'язаних з оцінками біологічного різноманіття, стабільності угруповань, мікроеволюцією та прогнозом розвитку квазіприродних фауністичних угруповань (Неронов, Лушечкина, 2001; Загороднюк та ін., 2003). Особливо значні зміни відбуваються у складі авіфауни як найбільш рухомої і міграційно здатної частини зональних фауністичних комплексів.

В Україні поширені два підвиди сойки (*Garrulus glandarius*): на більшій частині території – світлоголова форма *G. g. glandarius*, а в Криму – темногорова *G. g. iphigenia* (Рустамов, 1954; Степанян, 2003). Взаємини цих двох форм не відомі, оскільки їхні ареали не перекриваються, хоча особини номінативного підвиду і здобувалися на півночі Криму (Костин, 1983). Проте темногорова форма – *G. g. ex gr. iphigenia-krynicki* – останнім часом виявлена у місцях поширення світлоголової, зокрема у Донбасі. На жаль, в літературі по фауні цього регіону не наводяться дані про належність

сойок до однієї або іншої кольорових форм (наприклад, Кондратенко, Мороз, 2002; Кондратенко, Литвиненко, 2005, Артющенко, 2005а тощо).

### Матеріал

Взимку 2005 р. на одній з вітрин із вис-тавленими на продаж чучелами птахів в м. Луганськ автори звернули увагу на темно-головий екземпляр сойки, що загалом від-повідає особливостям кримської форми *iphigenia* (за: Степанян, 2003). Подальше накопичення даних щодо спостережень ти-пових і темноголових сойок дозволило з'я-сувати регулярність зустрічей таких особин. Це дало підстави провести докладне до-слідження розподілу типових та темного-лових сойок на сході України. З цією ме-тою було створено базу даних і проведено анкетування та інтерв'ювання колег, в ре-зультаті чого було зібрано понад 30 резуль-тативних анкет, третина з яких стосувалася реєстрацій темноголової форми. Дослід-ження колекційних зразків (переважно чу-чела, що йшли на продаж або дарувалися, а також зразки з колекції Зоологічного му-зею Луганського педуніверситету) дозволи-ло з'ясувати, що існують перехідні форми (найімовірніше гібриди). У зв'язку з цим у базі даних виділено три варіанти забарвлен-





Рис. 1 Основні типи забарвлення голови у сойок на сході України: типова форма *glandarius*, темноголовая форма групи *iphigenia-krynicky* та проміжна форма (посередині), за рисунками І. Землянських зі змінами.  
Fig. 1. Main types of head coloration in Jays in East Ukraine: typical *glandarius* (left), dark-headed *iphigenia-krynicky* (right) and intermediate form (amidst).

ня (рис. 1): типова (світлоголова пістрява), “гібридна” (темноголовая пістрява) та “гірська” (цілком темноголовая, майже чорноголовая). Усі дані було проаналізовано з огляду на поширення знахідок темноголових форм у часі (рис. 2) та просторі (рис. 3).

### Результати

Загалом нам відомо 32 реєстрації кольорових форм сойки, 13 – на Донеччині (табл. 1) та 19 – на Луганщині (табл. 2). Типова – світлоголова – форма зареєстрована у всіх районах, звідки отримано дані про варіації

забарвлення сойок. Темноголовая форма (власне темноголовая та темно-пістрява) зареєстрована в 11 пунктах (2 вказівки сумнівні).

Першим найкраще дослідженим місцем реєстрації темноголові форми є “Придінцівська заплава” – відділення Луганського природного заповідника. Тут численні орнітологічні спостереження протягом всього періоду існування заповідника свідчили про поширення лише типової форми, проте влітку 2005 р. (у післягніздовий період) нами тут відмічена нетипово забарвлена особина з темним лобом (згодом екземпляр темноголові сойки здобутий у тому ж районі одним з луганських таксидермістів і продемонстрований нам). Темноголовая форма того ж літа виявлена у кількості 7 особин, що трималися зграєю (табл. 1–2) в лісовому масиві регіонального ландшафтного парку (РЛП) “Клебан-Бик”, що на півночі Донецької області. У 2005 р. темноголовая сойка відмічена на гніздуванні в байраку біля Провальського степу на південному сході Луганщини: про це нас повідомив при інтерв’юванні місцевий зоолог В. Мороз і про це саме свідчать передані ним фотографії 5 підлетків сойки. За даними опитування орнітологів-аматорів, темноголовая сойка (“голова темна, проте пістрява”) відмічена у суміжному з Проваллям районі Донеччини, в околицях смт Сніжне.

Темп появи темноголові сойки доволі стрімкий. Так, наші респонденти із двох віддалених місць (В. Тимошенко, зоолог із “Хомутовського степу” на півдні Донеччини, та О. Пасічник, досвідчений мисливець, студент ЛНПУ, з Міловського району, що на півночі Луганщини) стверджували, що в “їхніх” місцях мешкає виключно типова форма, що повторно підтверджували ще на початку 2006 р. Проте, обидва рес-

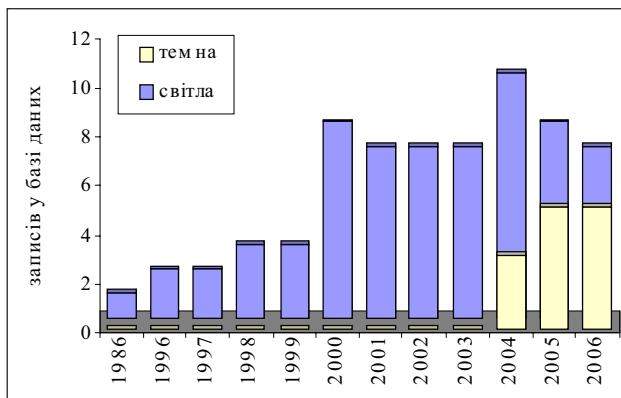


Рис. 2. Зустрічі світлоголової і темноголові форм сойки на сході України.  
Fig. 2. Records of light-headed and dark-headed (2004–2006) forms of the Jay in East Ukraine.



понденти у 2006 р. повідомили про спостереження темноголових сойок, в обох випадках одноразово, по одній особині (див. табл. 1–2).

**Розподіл у часі.** Варто зауважити, що всі знахідки темноголових сойок припадають лише на останні роки – 2004–2006 рр. (рис. 2). Ми дуже уважно відносилися до інтерв'ювання колег і вважаємо усіх згаданих респондентів досвідченими спостерігачами, добре обізнаними з цим видом. Все це дозволяє припустити, що темноглова сойка раніше не була поширена на Луганщині і з'явилася тут лише протягом останнього часу.

**Розподіл у просторі.** Розподіл знахідок світлоголової і темноголової форм сойки у просторі (рис. 3) дозволяє припустити, що центром поширення цієї форми є більш південні і більш східні райони, зокрема Ростовська область і Передкавказзя. “Донецький слід” темноголових сойок не є реальним через те, що на Донеччині, за винятком РЛП “Клебан-Бик”, жодної такої реєстрації до останнього часу не відомо (Д. Пилипенко, особ. повід.), а реєстрація темноголової форми у “Клебан-Біку” викликає сумнів у орнітологів, що постійно працюють тут (Л. Тараненко, Д. Пилипенко, особ. повід., див. також табл. 1). З іншого боку, близьке спостереження дуже темноголового птаха в околицях Хомутовського степу восени 2006 р. (табл. 1) змушує говорити про таке обережно.

### Обговорення

Темноглова форма сойки в Україні відома лише з Гірського Криму, і кримську

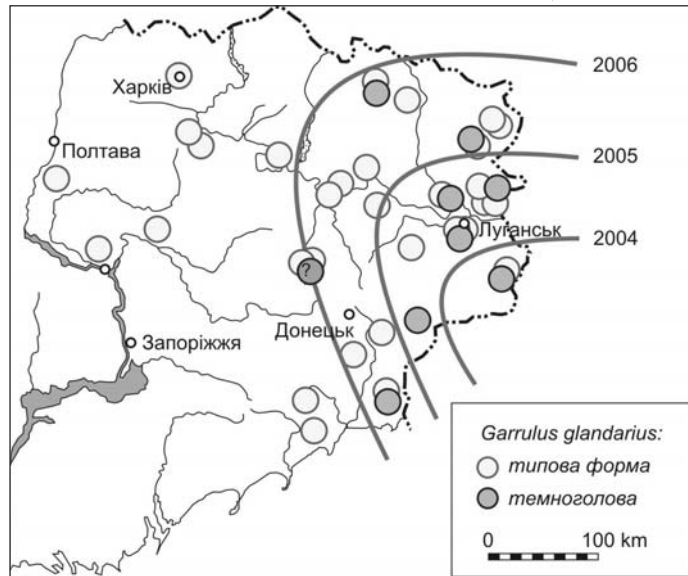


Рис. 3. Поширення двох кольорових форм сойки на сході України (дані з таблиць 1–2 з доповненнями).

Fig. 3. Distribution of two forms of the Jay in East Ukraine.

форму розглядають як ендемічний підвид (Костин, 1983). У доступній нам літературі згадок про знахідки її в Україні поза межами Криму немає. Те саме засвідчують і результати опитування колег (табл. 1). Правдоподібно, що темноглова сойка з'явилася у Донбасі лише в останні 2–3 роки.

На Кавказі зустрічається інший чорноголовий підвид сойки, найбільш темнозбарвлений – *G. g. krynicki*. У представників цього підвиду, за Л.С. Степаняном (2003), “черная окраска верха головы более развита, чем у *irphigenia*, черные перья темени обычно не имеют выраженной поперечно-осветленной полосатости и не имеют светлых окаймлений. Исключение в этом отношении составляют птицы северо-западного Предкавказья (долина Кубани), у части которых развиты упомянутые признаки, чем эти популяции приближаются к расе *irphigenia*”. Тобто, знахідки темноголових сойок на території Донбасу можуть бути віднесені до підвиду *G. g. krynicki*, і, відповідно, мова має йти про інвазію саме цієї форми.



Таблиця 1

Реєстрації світлоголової і темноголової форм сойки у Донецькій області  
Records of light-headed and dark-headed forms of Jay in Donetsk region

Район	Місце	Дата	Деталі (спостерігач)	Форма
Олександрівський	між селами Новоолександрівка (Луганщина) і Карпівка (Харківщина)	2006 (12.08)	спостереження кількох птахів на обліку вздовж лісосмуг і старих садиб (О. Резнік)	типова
Костянтинівський	РЛП “Клебан-Бик”, водосховище	2003–2005, всі сезони	багаторазові спостереження на півд. березі водосховища, щоразу 1–10 птахів (Д. Пилипенко)	типова
Костянтинівський	РЛП “Клебан-Бик”	2005 (17.06)	спостереження 7 екз. зграєю в гущину лісу (В. Клюєв), проте це спростовує Л. Тараненко	<b>темна?</b>
Костянтинівський	РЛП “Клебан-Бик”, водосховище	2006, влітку	спостереження бл. 40 екз. в різних частинах парку навколо водосховища (Л. Тараненко)	типова
Володарський	Азовська лісова дача (заказник)	2000 і 2001, весна та літо	спостереження 1–4 птахів щоразу (Д. Пилипенко)	типова
Володарський	Федорівське лісництво	2001, весна та літо	спостереження 2–4 птахів щоразу (Д. Пилипенко)	типова
Слов'янський	заповідник “Святі гори”	1997–2006, влітку	спостереження в різних ділянках щоразу десятків птахів (В. Дьяков)	типова
Слов'янський	охоронна зона заповідника “Святі гори”	2000–2004, влітку	спостереження в околицях екопасаду по 1–4 екз. у кожний виїзд (Д. Пилипенко)	типова
Красноліманський	біостанція “Дронівка” (на межі з Луганщиною)	2003–2004, весна, осінь	спостереження щоразу 1–3 птахів (Д. Пилипенко)	типова
Волноваський	Велико-Анадольський ліс	1998–2005, всі сезони	реєстрації в різні сезони в різних ділянках лісу (Д. Пилипенко)	типова
Шахтарський	РЛП “Донецький кряж”, на півд. від с. Петровське	2003–2004, в усі сезони	спостереження у байрачному лісі 1–2 птахів за один маршрут (Д. Пилипенко)	типова
смт Сніжне	ур. Леонтівський байрак, в межах міської зони	2005/2006, зима	реєстрації в різні сезони в різних ділянках лісу (“імовірно, такі були й раніше”) (О. Приходько)	<b>темно-пістряві</b>
Тельманівський	заповідник “Хомутовський степ”, окол. с. Самсонове	2004–2006, різні сезони	реєстрації загалом до 10 особин, переважно в селищі і біля садиби (В. Тимошенков)	типова
Тельманівський	заповідник “Хомутовський степ”, окол. с. Самсонове	2006, листопад	реєстрації 1 особини на субстраті, біля мосту (В. Тимошенков)	<b>темна</b>

Проте, чи є це інвазія? Виходячи з відсутності коментарів щодо забарвлення сойок у фауністичних працях по птахів Донбасу, можна припустити, що: 1) тут мешкала виключно номінальна типова забарвлена форма; 2) тут завжди були темноголові сойки, що видавалося місцевим орнітологам нормальним явищем, яке не заслуговувало спеціальної уваги. Проте, яка зазначає С. Литвиненко (особ. повід.), раніше такої форми на Луганщині не було і, ймовірно, мова повинна йти про появу кавказьких сойок.

Ця точка зору збігається з нашою, і ми приймаємо тут ідею інвазії південних сойок в ареал типової форми. Проте, необхідно зауважити, що в експозиції Зоологічного музею Луганського університету є дві темноголові сойки з невідомими вихідними да-

ними. За свідченням проф. М. Самчука (особ. повід.), що є орнітологом і постійно працює в цьому музеї, ці зразки сойки є дуже давніми і можуть походити з віддалених від Луганська місцезнаходжень (Кавказ?, Крим?).

Варто відмітити, що Л.І. Тараненко (1979) знайшов кавказьку форму сойки у рівнинних районах Ростовської області, на Дону: “в июле 1970 г. в Маньчском лесхозе (Ростовская обл.) в большом количестве встретили соек кавказского подвида. В 1959 г. по наблюдениям Петрова В.С. и Казакова Б.А. этот лесной массив был населен номинальным подвигом”. Цей дослідник відмічає також: “Необходимо отметить, что в указанном районе выражен осенний отлет этих птиц, так как примерно в 50 км к западу от Маньчского лес-



Таблиця 2

Реєстрації світлоголової і темноголової форм сойки у Луганській області  
Records of light-headed and dark-headed forms of Jay in Lugansk region

Район	Місце	Дата	Деталі (спостерігач)	Форма
Лутугинський	с. Комишуваха біля смт Біле	2005 (бл. 30.07)	спостереження 1 екз. у байраку (В. Клюєв)	типова
Білокуракінський	Лозно-Олександрівка та околиці	2000–2004, всі сезони	до 20 екз., у т. ч. 1 альбінос (В. Артюшенко)	типова
Білокуракінський	Лозно-Олександрівка та околиці	2006 (бл. 7.01)	1 екз. темноголової (є фото) (В. Артюшенко)	темно-пістрява
Новопсковський	заказник "Осинове" та околиці (смт Новопсков, с. Рогове)	2004 (бл. 14–16.05)	спостереження бл. 10 екз., 1 з них темноглова (сосняк біля с. Рогове) (В. Клюєв)	(темна?) і типова
Сватівський	окол. с. Соснове, заказник "Сватівський"	2007 (різні сезони)	спостереження в селищі і сосняку загалом близько 10–15 екз. (С. Заїка)	типова
Кремінський	заповідник "Крейдяна флора"	2001 (3.07)	спостереження 1 екз. (О. Кондратенко)	типова
Міловський	Стрілецький степ, околиці (Луганський заповідник)	2000 (8.02)	спостереження 5 екз. (О. Кондратенко)	типова
Міловський	Стрілецький степ та окол. (Луганський заповідник)	1986–2005, всі сезони	постійно 2–4 гніздові пари в заповіднику (С. Боровик)	типова
Міловський	с. Мусіївка та околиці	2004–2005, всі сезони	багаторазові спостереження у лісосмугах, садах (О. Пасічник)	типова
Міловський	с. Мусіївка та околиці	2006 (7.01)	спостереження 8 типово забарвлених і 1 птаха з темною головою (О. Пасічник)	типова і темна
Станично-Луганський	с. Герасимівка	2000 (29.01)	спостереження 1 екз. (О. Кондратенко)	типова
Станично-Луганський	Станично-Луганський рибгосп	2004 (23/30, 10, 6.11), 2005 (1.10)	спостереження 4 + 10 + 1 + 1 екз., одного птаха здобуто (О. Резнік, В. Артюшенко, О. Кондратенко)	типова
Станично-Луганський	Кондрашівка, Луганський заповідник (відділення "Придінцівська заплава")	2005 (бл. 15.07)	спостереження 1 екз. (О. Резнік)	темна
Станично-Луганський	Ново-Ільєнко (біостанція)	2004 (бл. 20.12)	спостереження 1 екз., ліс з боку рибгоспу (О. Резнік)	типова
Станично-Луганський	Ново-Ільєнко (біостанція)	2004 (бл. 20.11)	спостереження 1 екз., чучело на кафедрі екології ЛНПУ (В. Артюшенко)	темно-пістрява
м. Луганськ	парк на території РВВС	2005 (бл. 20.10)	спостереження 5–6 екз. (М. Колесніков)	типова
м. Луганськ	Центральний ринок	2005 (бл. 15.11)	спостереження 3 екз. (Д. Максименко)	типова
м. Луганськ	Гостра Могила (заказник у міській зоні)	2006 (3–4.04)	спостереження до 10 птахів типово забарвлених (всі поодинокі) і одного різко відмінного з темною головою + 1 з темнуватою (О. Резнік)	типова і темна
Свердловський	Провалля (Луганський заповідник)	2002–2005, всі сезони	разом до 20 спостережень, завжди була тільки типова форма; 2005 р. зареєстровано кілька темноголової молодих (В. Мороз)	типова і темна
Свердловський	Провалля (Луганський заповідник)	2004, червень	визначення за фотографією дорослих пташенят у гнізді (В. Мороз, фото)	темно-пістрява

хоза, в окрестностях хутора Арпачин на левом берегу Дона, осенью 1970 и 1971 гг. в лесополосах дважды встречены группы соек кавказского подвида, двигавшиеся в южном направлении". Ці знахідки віддалені від "луганських" і "донецьких" лише на 150 км на південний схід.

Окрім цього, знахідки темноголової форми сойки відмічені восени 2006 р. нашим колегою Д. Максименком на Дону в

околицях с. Рибне (70 км від м. Серафимовичі). 23–30.09 він спостерігав щодня до 20 особин темноголової сойки у заплаві Дону, як на деревах і на ґрунті, так і під час польотів птахів через ріку. Вони вели себе сміливо і підлітали близько до дослідників, що дозволяло легко ідентифікувати тип забарвлення голови. За свідченням колеги, серед сойки переважали чорноголові особини.

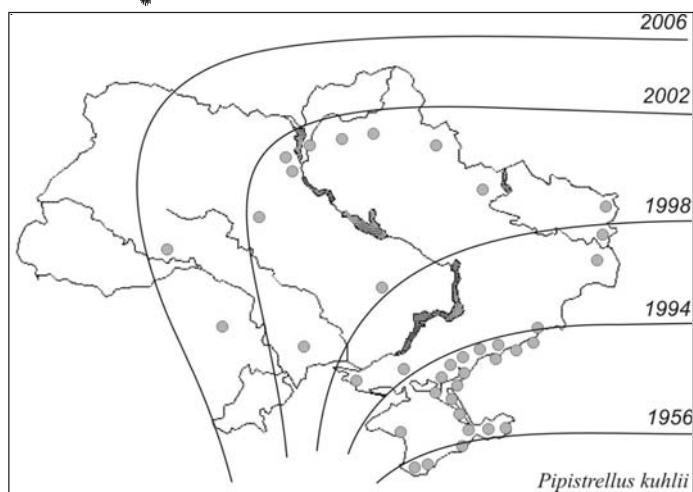


Рис. 4. Схема розвитку інвазії білосмугого нетопира на території України (за: Загороднюк, Негода, 2001 з доповненнями).  
Fig. 4. Scheme of invasion of *Pipistrellus kuhlii* in Ukraine.

Звертає на себе увагу факт реєстрації більшості темноголових форм у позашлюбний період. Найбільш темні (фактично чорноголові) сойки відмічені переважно в осінньо-зимовий період. Зокрема, ще одна подібна і також зимова знахідка, що додалася до нашої бази даних після того, як стаття була підготована до друку, стосується заплави р. Деркул в межах Станично-Луганського району, де 15.02.2008 р. С. Литвиненко (особ. повід.) здобув “абсолютно чорноголового екземпляр”. Отже, можна говорити про те, що поява темноголових форм має сезонний аспект і пов’язана з локальними післягніздовими міграціями сойок.

Важливо зазначити, що схема інвазії темноголових сойок на рівнини Східної Європи подібна до описаної нами раніше схеми інвазії іншого південного виду – білосмугого нетопира (*Pipistrellus kuhlii*) (Загороднюк, Негода, 2001). Цей вид, явно схильний до синантропії, раніше був відомий в Україні лише з Південного Криму, проте впродовж останніх 10–15 років здійснив потужну інвазію у Приазов’я та Лісостеп, дійшовши наразі на північ до Києва, Сум і Харкова, а на захід – до Одеси, Кривого Рогу і Білої Церкви, 8–13.10.2006 р.

він виявлений нами уже в Кам’яні-Подільському (рис. 4). Аналогічний напрямок і темп інвазії припускаються для вуханя (*Plecotus austriacus*), раніше імовірно відсутнього і в Криму і Приазов’ї (Загороднюк, 2001). Очевидний збіг напрямків розселення інвазійних видів кажанів з даними щодо сойки (див. рис. 1).

Очевидно, що напрямок інвазії загалом є північним або північно-західним. Проте при прийнятті у якості інвайдера кримської популяції (форма *iphigenia*) напрям-

мок розселення має бути визначений як північно-східний, а при прийнятті за інвайдера кавказької форми (*krynickyi*) – як північно-західний. У всякому разі цей напрямок збігається із загальним напрямком розвитку інвазій у європейських птахів (Паєвський, 2004) і ссавців (Загороднюк, 2006). Якщо темноголовна форма виявить вищу (порівняно з аборигенною) схильність до синантропії, очевидно, що темп її розселення збільшиться, і вона так само швидко, як і білосмугий нетопир, заселить всю південну і східну частину України.

Унікальність ситуації з темноголовою сойкою полягає у тому, що вона вселяється в ареал суміжного підвиду, а не виду. Взаємини в аловидових комплексах птахів (для огляду див. Панов, 1993; Загороднюк, Фесенко, 2004) звичайно завершуються диференціацією форм у зоні їх симпатрії або, при їх гібридизації, утворенням стабільних і вузьких (як у сірої (*Corvus cornix*) і чорної (*C. corone*) ворон) чи широких і “розлитих” (як у білоголових мартинів: Панов, Монзиков, 1999) зон інтерградації.

У більшості раніше досліджених випадків мова йшла про відносно давню постгляціальну колонізацію. У новому при-





кладі мова йде про сучасну нам інвазію, наслідки якої поки невідомі. При збереженні самотності обох кольорових форм інвазія однієї в ареал іншої може привести до їхньої еволюційної диференціації (Загороднюк, 2003). Проте, складається враження про появу гібридних форм з проміжними варіантами забарвлення (є типово світлі, типово темні і темно-пістряві). Чим завершиться черговий експеримент природи – покажуть уже найближчі роки.

### Подяки

Наша щира подяка усім колегам, які повідомили результати своїх спостережень за сойками і своїми даними допомогли відтворити картину поширення кольорових форм цього птаха, у тому числі Д. Пилипенку і Л. Тараненку (Донецький університет), В. Тимошенко (заповідник “Хомутовський степ”), В. Морозу (заповідник “Провальський степ”), В. Артюшенку, С. Заїці, С. Литвиненку, Д. Максименку, О. Пасічнику, М. Самчуку (Луганський педагогічний університет), Є. Боровику (заповідник “Стрільцівський степ”). Ми дякуємо О. Приходько (Луганський педагогічний університет) за допомогу в інтерв’юванні респондентів та Ю. Зізді (Інститут екології Карпат) і Н. Атамась (Інститут зоології НАН України) за обговорення основних положень цієї праці та допомогу при її підготовці. Наша особлива подяка В. Грищенку (Канівський природний заповідник) за аналіз рукопису та корисні зауваження.

### ЛІТЕРАТУРА

- Артюшенко В.А. (2005а): Зимня орнитофауна окрестностей Лозно-Александровки Луганской области. - Птицы басс. Сев. Донца. Донецк. 9: 112-115.
- Артюшенко В.А. (2005б): Находка сойки-альбиноса (*Garrulus glandarius* L., 1758) на севере Луганской области. - Птицы басс. Сев. Донца. Донецк. 9: 126.
- Загороднюк І.В. (2003): Інвазія як шлях видоутворення. - Доп. НАН України. 10: 187-194.
- Загороднюк І. (2006): Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань. - Фауна в антропогенному середовищі. Праці Теріол. школи. Луганськ. 8: 18-47.
- Загороднюк І., Негода В. (2001): Нетопири: *Pipistrellus* та *Hypsugo*. - Міграційний статус кажанів в Україні. Київ. 65-72.
- Загороднюк І.В., Полуда А.М., Ємельянов І.Г. (2003): Фауна України: стан і заходи збереження. - Збереження і невиснажливе використання біорізноманіття України: стан та перспективи. Київ: Хімджест. 38-72.
- Загороднюк І., Фесенко Г. (2004): Двійникові таксономічні комплекси серед птахів фауни Східної Європи. - Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. 15: 5-19.
- Кондратенко А.В., Литвиненко С.П. (2005): Современное состояние орнитофауны заповедника “Придонцовская пойма” и его окрестностей. - Птицы басс. Сев. Донца. Донецк. 9: 19-29.
- Кондратенко А.В., Мороз В.А. (2002): Современная авифауна заповедника “Провальская степь” и его окрестностей. - Запов. справа в Україні. 8 (1): 57-62.
- Костин Ю.В. (1983): Птицы Крыма. М.: Наука. 1-240.
- Неронов В.М., Луцкеина А.А. (2001): Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия. - Успехи соврем. биологии. 121 (1): 121-128.
- Паевский В.А. (2004): Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия. - Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: КМК. 186-202.
- Панов Е.Н. (1993): Граница вида и гибридизация у птиц. - Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: МГУ. 53-95.
- Панов Е.Н., Монзиков Д.Г. (1999): Интерградация между серебристой чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в Европейской России. - Зоол. журн. 78 (3): 334-348.
- Рустамов А.К. (1954): Семейство вороновые. - Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. 5: 14-104.
- Степанян Л.С. (2003): Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ Академкнига. 1-808.
- Тараненко Л.И. (1979): О расширении гнездового ареала кавказской сойки. - Орнитология. М.: МГУ. 14: 198-199.
- Zagorodniuk I. (2001): Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region. - Distribution, ecology, paleontology and systematics of bats. Krakow: PLATAN Publ. House. 159-173.

І.В. Загороднюк,  
лабораторія екології тварин,  
Луганський педуніверситет,  
к. 4576, вул. Оборонна, 2,  
м. Луганськ, 91011,  
Україна (Ukraine).

# WHY DO MONTAGU'S HARRIERS DISTURB FORAGING SESSIONS OF WHITE STORKS IN SOUTH-EAST POLAND?

Ignacy Kitowski

**Abstract.** Montagu's Harriers nest sympatrically with White Storks in SE Poland. Most of Montagu's Harrier females are capable of modifying the foraging efficiency of White Storks by performing selective dives on foraging birds in habitat patches, which are optimal for foraging the raptor. In such habitats storks are fiercely attacked, their foraging sessions are shortened and their foraging efficiency is reduced. This phenomenon may reflect simultaneous tendency of both species for optimal habitat monopolisation during breeding. It may be related to observed nest site fidelity of considered species.

**Key words:** White Stork, *Ciconia ciconia*, Montagu's Harrier, *Circus pygargus*, behaviour, foraging.

**Address:** Department of Nature Conservation, Institute of Biology, Maria Curie-Skłodowska University, Akademicka 19, PL 20-033 Lublin, Poland; e-mail: ignacyk@autograf.pl.

**Почему луговые луны мешают кормиться белым аистам на юго-востоке Польши? - И. Китовский. - Беркут. 16 (1). 2007. -** На юго-востоке Польши оба вида гнездятся симпатрично. Большинство самок луны могут влиять на результативность кормежки аистов, атакуя птиц, собирающих корм на участках, оптимальных для охоты самих хищников. В таких местах луны часто нападают на кормящихся аистов, их кормовые сессии сокращаются, а результативность кормежки снижается. Это явление может отражать тенденцию монополизации оптимальных кормовых биотопов в гнездовой период.

## Introduction

The process of selecting a patch of habitat for foraging involves choosing among habitat patches there that differ in the probability of attack of predators. Some habitat patches provide the highest rate of energetic gain but these may be dangerous because the risk of being killed, hurt, or having a foraging session disrupted (Bryant, Grant, 1995; Goldberg et al., 2001; Ovadia, Dohna, 2003). In such condition foragers to maximise energetic gain have to trade off between foraging and aggression in profitable patches (Lima, Dill, 1990; Brown, 1998).

In some areas of Europe White Stork (*Ciconia ciconia*) (hereafter stork) and Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) (hereafter harrier) are sympatric. Nevertheless their social relation on foraging areas have not been studied in detail. It has been known that both species display similar preferences for open habitats and their feeding preferences are also much alike (Schipper, 1977; Clarke, 1996; Salamolard et al, 2000; Latus, Kujawa, 2005; Rachel, 2006). Both species on southern breeding sites

prefer insects, whereas in the northern breeding area a basic component of their diet are insects and small vertebrates (Lazaro, 1982; Muzinic, Rasajski, 1992; Tsachalidis et al., 2002; Kosicki et al., 2006). Moreover, it has been proven for both species in northern Europe the abundance of Common Vole (*Microtus arvalis*) is ultimate factor controlling a breeding success (Creutz, 1988; Pinowska et al., 1991; Pinowski et al., 1991; Tryjanowski, Kuzniak, 2002) *c.f.* (Krogulec, 1992; Butet, Leroux, 1993; Salamolard et al., 2000). Also it has been proven that meadows, especially when cut regularly, and pastures are basic foraging habitats for both species (Schipper, 1977; Clarke, 1996; Salamolard et al., 2000; Latus, Kujawa, 2005; Rachel, 2006). Cases of predation of Storks on Montagu's Harrier nestlings were observed in Spain (B. Arroyo, pers. com.). On the other hand attacks Montagu's Harrier on White Storks have been reported (Kitowski, 1994; Kitowski, 2003a). In the southeastern Poland, at major breeding sites Harriers occur with Storks (Piotrowska, 2000; Kitowski, 2002; Tomialojc, Stawarczyk, 2003). This paper attempts reveal pattern of



Table 1

Habitats of 378 foraging sessions of White Storks (first seen peck of foraging individual)  
 Биотопы 378 случаев кормежки белого аиста (по первому клевку кормящейся особи)

Habitat	Areas near semicolony of Montagu's Harriers			$\chi^2$	Areas far from semicolony of Montagu's Harriers			$\chi^2$
	Availab., %	N	% N	df = 1	Availab., %	N	N %	df = 1
Meadows	28	64	39.8	4.49*	43	116	53.4	4.47*
Pasture	15	44	27.3	6.73**	25	74	36.4	4.00*
Arable lands	24	20	12.4	6.72**	27	8	3.7	42.9**
Wetlands	33	33	20.5	5.73*	5	19	8.8	1.75
Total	100	161	100	–	100	217	100	–

\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

the impact of Montagu's Harriers on the foraging tactic of White Storks, especially regarding foraging habitat use.

### Methods

In 2000–2003 I studied 8–12 nesting pairs of Storks in the villages Plawanice, Kroczyń, Barbarowka, Kolonia Rudolfin (Chelm district, SE Poland). They are close Roskosz Reserve (51° 08' N, 23° 37' E, SE Poland) where in 2000–2003 nested approximately 9–12 pairs of Harriers (Kitowski, 2002; Kitowski, unpubl. data). Observations were performed every year from 15 April – 15 August. Harriers were recognised as foraging if when the first observed they were cruising or hovering (Clarke, 1996; Kitowski, Wojtak, 2001; Kitowski, 2003b). Habitat use of foraging Storks was measured by recording the amount time spent foraging in a particular place. Prey availability was not assessed. Areas less than 2.5 km from semicolonies of Harriers were classed as “nearby foraging patches” of Storks (Johst et al., 2001). The hunting areas of 2.5–5 km from Harrier semicolonies were classed as “remote foraging patches” for Storks (Johst et al., 2001). Analyses of Stork foraging efficiency were only calculated for bouts of predation involving capture vertebrate. This because the biomass of vertebrates is so much greater and their energy value is so much higher the those invertebrates (Antczak et al., 2002; Kosicki et

al., 2006). The following habitat types were defined: a) meadows; b) pastures, areas grazed by cattle; c) arable lands; d) wetlands involving marshes, water filled ground excavations and drainage ditches. The distribution of these habitats in the study area was mapped and calculated their surface areas with a digital planimeter from a high-resolution aerial photo.

Meadows were considered intensive used if they were cut two or more times per year, non intensively cut meadows were cut once a year. Behavioural events were timed with an electronic stop-watch. Averages were compared using the Student's t test and ANOVA (parametric data, given in the text as mean  $\pm$  SD) and Mann-Whitney U-test and Kruskal-Wallis ANOVA (non-parametric data given in the text as mean  $\pm$  SE) (Sokal, Rohlf, 1981; Fowler, Cohen, 1992).

### Results

#### Habitat use by foraging White Storks and Montagu's Harriers

Totally 378 Stork's foraging session were observed. Storks when foraging near the semicolonies of harriers ( $n = 161$ ) preferred meadows and pasture (Table 1). Far from semicolony ( $n = 217$ ) storks also tended to forage on meadows and pastures. Wetlands were seldom exploited, but were used in proportion to their availability (Table 1). In 12 cases (63.1 % of  $n = 19$  bouts) used drainage ditches.



Table 2

Number caught vertebrates prey (when swallowing was observed) by White Storks  
Количество пойманных белыми аистами позвоночных (наблюдалось проглатывание)

Habitat	N	Area near of Montagu's Harriers semicolony	N	Areas far from Montagu's Harriers semicolony	Statistics
Meadows	64	2.5 ± 1.2 range: 0–4	116	2.0 ± 1.1 range: 0–4	t = 2.74** df = 178
Pasture	44	1.3 ± 0.7 range: 0–4	74	1.0 ± 0.8 range: 0–4	t = 2.10* df = 116
Arable lands	20	1.9 ± 0.3 range: 1–7	8	2.1 ± 0.6 range: 1–6	Z = 1.49 n. s.
Wetlands	33	2.2 ± 0.2 range: 0–5	19	0.9 ± 0.1 range: 0–2	Z = -0.19 n. s.
Total	161	2.0 ± 1.1 range: 0–7	217	1.6 ± 1.3 range: 0–6	t = 3.78*** df = 276

In case of use of Mann-Whitney U-test data are given as mean ± SE, for Student's t-test was used mean ± SD.

\* p < 0.05, \*\* p < 0.01, \*\*\* p < 0.001.

More vertebrate prey were captures per session by Storks on foraging areas near Harrier semicolonies (Table 2). However, for both foraging area the number of prey caught depended on habitat class with a significant preference of meadows. This was there near harrier semicolonies (*nearby foraging patches*) (ANOVA:  $F_{3,157} = 9.65$ , p < 0.001) and far located foraging area (*remote foraging patches*) (ANOVA:  $F_{3,213} = 17.6$ , p < 0.001).

Table 3

Frequency of attacks on 58 individuals of White Stork in relation to habitat of foraging  
Частота атак на 58 особей белого аиста в зависимости от кормового биотопа

Habitat	Areas near semicolony of Montagu's Harriers		
	Observed frequency	Expected frequency	$\chi^2$ df = 1
Meadows	23	14.5	6.6**
Pasture	9	14.5	2.8
Arable lands	2	14.5	14.4***
Wetlands	24	14.5	8.3**
Total	58	58	–

\*\* p < 0.01, \*\*\* p < 0.001

### Foraging sessions White Stork near Montagu's Harrier's semicolonies and interactions Stork — Harrier

Of 161 foraging sessions near harrier semicolonies 97 (60.2 %) sessions did not involved interaction with harriers. And its finished by intrinsic patch-leaving decision of the White Stork individuals. However, 64 (39.7 %) Stork foraging sessions were disturbed by animals and people (no – intrinsic patch – leaving decision of individual). Among the disturbed sessions, a number of 58 (90.6 %, n = 64) involved harriers (Table 3). The remaining disturbances were by: Red Foxes (*Vulpes vulpes*) (n = 2), other storks (n = 1), people (n = 2) and cattle (n = 1). When compared to attacks by males 6 bouts (10.3 %, n = 58), harrier females (52 bouts, 89.7 %, n = 58) attack more frequently foraging storks. Differences were statistically significant ( $\chi^2 = 36.5$ , df = 1, p < 0.0001). Female harriers harassed foraging storks more severely, performing  $3.3 \pm 1.4$  dives (range: 1–5 dives) also lasting  $32.6 \pm 6.9$  sec (range: 3– 40 sec.). While males performed  $1.8 \pm 1.6$  dives (range 1–5 dives lasting  $30.7 \pm 15.2$  sec. (range: 3– 49 sec.). The differences in the number of performed dives



were found significant (Mann-Whitney U test:  $Z = -2.11$ ,  $n_1 = 52$ ,  $n_2 = 6$ ,  $p < 0.035$ ), but differences in time of these harassments (Mann-Whitney U test:  $Z = -1.27$ ,  $n_1 = 52$ ,  $n_2 = 6$ , n.s.) were not found.

Females harriers were more likely to interrupt stork foraging sessions in late nestling and early post-fledging periods (from 15 June till 15 July) compared to other phases of breeding of the raptor (37 events vs. 15 events:  $\chi^2 = 9.3$ ,  $p < 0.002$ ). During disturbed foraging sessions on meadows near semicolony were likely to occur on intensive cut meadows 17 (73.9 %) vs 6 (26.1 %),  $\chi^2 = 5.2$ ,  $p < 0.02$ . For other foraging sessions on meadows near Harrier semicolony, storks preferred regularly cut meadows: 27(65.9 %) vs 14 (34.1 %),  $\chi^2 = 4.12$ ,  $p < 0.04$ . Habitat types exploited by storks foraging near harriers' colonies was related to the number of caught vertebrates if the sessions were not disturbed by Harrier (ANOVA:  $F_{3,99} = 24.51$ ,  $p < 0.001$ ). Similar relation were not found when foraging was interrupted by no-intrinsic patch-leaving decision of an individual: Kruskal-Wallis ANOVA:  $H = 0.81$ ,  $df = 3$ , n.s. (data for calculation included in Table 2). The number of

Table 4

Dives of Montagu's Harrier addressed into White Stork individuals close semicolony (mean  $\pm$  SE)

Нападения луговых луней на белых аистов возле полукolonии

Habitat	Areas near semicolony of Montagu's Harriers		
	N	Dives	Range
Meadows	23	2.7 $\pm$ 0.3	1-5
Pasture	9	2.2 $\pm$ 0.5	1-5
Arable lands	2	2.0 $\pm$ 1.0	1-3
Wetlands	24	4.0 $\pm$ 0.3	1-5
Total	58	3.14 $\pm$ 0.18	1-5

harrier dives at storks foraging differed significantly for particular patches. The highest number of dives was performed on storks foraging on meadows and pastures (Kruskal-Wallis ANOVA:  $H = 14.56$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.001$ ) (Table 4). Storks, during interrupted foraging sessions near Harrier colonies (*nearby foraging areas*), tended to forage in shorter bouts and catch fewer vertebrate prey when compared to uninterrupted sessions performed

Table 5

Comparison of foraging time sessions of White Storks in two contexts

Сравнение времени кормежки белых аистов в двух контекстах

Habitat	Time of disturbed by Montagu's Harriers foraging sessions near semicolony of Harriers		Time of other foraging sessions near semicolony of Harriers		Statistics
	N	Mean	N	Mean	
Meadows	23	745 $\pm$ 690.2sec. range: 262 – 2457 sec.	41	2288 $\pm$ 482.2 sec. range: 1928 – 4333 sec.	$t = 10.6^*$ , $df = 62$
Pasture	9	2113.2 $\pm$ 200.7 sec. range: 1213 – 2826 sec.	35	3073.3 $\pm$ 117.1 sec. range: 1758 – 3994 sec	$Z = -4.14^*$
Arable lands	2	2636 $\pm$ 547.5 sec. range: 2094 – 3178 sec.	18	2905.1 $\pm$ 119.2 sec. range: 2409 – 4441 sec.	–
Wetlands	24	126.6 $\pm$ 15.9 sec. range: 34 – 312 sec.	9	137.8 $\pm$ 24.4 sec. range: 59 – 312 sec.	$Z = -0.8$ , n. s.
Total	58	766 $\pm$ 910.5 sec. range: 34 – 3178 sec.	103	2430.7 $\pm$ 962.2 sec. range: 59 – 5522 sec.	$t = 10.7^*$ , $df = 159$

Data are given as mean  $\pm$  SE for Mann-Whitney U-test and mean  $\pm$  SD for Student's t-test.

\*  $p < 0.001$





Table 6

Comparison of number of vertebrate prey caught during foraging sessions of White Storks close Montagu's Harrier semicolony

Сравнение количества добытых позвоночных во время кормежки белыми аистами возле полукolonии луговых луней

Habitat	Number of vertebrate prey caught during ruptured foraging sessions		Number of vertebrate prey caught during no-ruptured foraging sessions		Statistics
	N	Mean	N	Mean	
Meadows	23	1.6 ± 0.9 prey, range: 0–3	41	3.0 ± 1.0 prey, range: 1–4	t = -5.71**, df = 62
Pasture	9	1.6 ± 0.3 prey, range: 0–3	35	1.3 ± 0.1 prey, range: 1–4	Z = -7.49**
Arable lands	2	2.5 ± 0.5 prey, range: 2–3	18	1.8 ± 0.33 prey, range: 1–7	–
Wetlands	24	1.7 ± 1.6 prey, range: 0–3	9	3.6 ± 0.4 prey, range: 2–5	Z = -3.5**
Total	58	1.6 ± 0.9 prey, range: 0–3	103	2.3 ± 1.3 prey, range: 1–7	t = -3.31*, df = 159

Data are given as mean ± SE for Mann-Whitney U-test and mean ± SD for Student's t-test.

\* p < 0.01, \*\* p < 0.001.

(Table 5, 6). Uninterrupted Storks foraging sessions were observed mainly in June (n = 21) and July (n = 23). Interrupted sessions took place in April (n = 3), May (n = 4), and August (n = 7). The frequency of uninterrupted foraging sessions in particular months of observations diverged from the expected one ( $\chi^2 = 32.0$ , df = 4, p < 0.001). During study n = 3 communal defences were also observed into which  $4.25 \pm 0.96$  (range: 3–5 individuals) Montagu's Harriers individuals were involved, which in the duration of  $122 \pm 55$  sec. (range: 84–201 sec.) performed  $3.7 \pm 0.96$  dives (range: 3–5 dives).

#### Foraging sessions of White Storks far from Montagu's Harriers semicolonies

Stork foraging sessions (n = 217) on areas further than 2.5 km from harrier semicolonies (*remote foraging areas*) (Table 1) lasted longer (Table 7) than sessions performed near harrier colonies but the number of vertebrate prey caught per unit time was smaller (Table 2) and in which were foraging bouts near harriers colonies on meadows and pastures 190 (87.6 %, n = 217) (Table 1, 2, 7). If storks foraged on

meadows, they exhibited stronger preference for pecking on frequently cut meadows than foraging on no-intensively managed meadows: 83 (71.6 %) vs. 33 (28.4 %),  $\chi^2 = 21.5$ , df = 1, p < 0.001. Here only 19 (8.7 %) sessions were disturbed by interactions, which 9 (4.1 %) were interactions with adult males of Montagu's Harrier, and all occurred on frequently cut meadows. The remaining were interactions with a Red Fox (n = 1), a Marsh Harrier (*Circus aeruginosus*) male (n = 1), other storks (n = 2), people on foot (n = 2), agricultural machinery (n = 4). One case, in which storks foraged for at least 57 minutes followed tractor plowing was excluded from this calculation.

#### Foraging of Montagu's Harriers

Female of harrier used to forage closer to the their semicolonies, and tended to prefer meadows and pastures, avoiding arable lands and wetlands (Table 8). Due to hunting duties males rarely foraged near semicolonies and exploited habitat patches in proportion to their presence. The exception was that wetlands which were quite distinctly avoided (Table 8). Harrier foraging preferences in areas far from semicolonies were reported elsewhere. There



Table 7

Comparison of the time lasting foraging sessions of White Storks  
Сравнение продолжительности кормовых сессий белых аистов

Habitat	Area near semicolony of Montagu's Harriers		Area far of Montagu's Harriers semicolony		Statistics
	N	Time lasting session	N	Time lasting session	
Meadows	64	1822.7 ± 1012.3 sec. range: 262 – 4338 sec.	116	3237.9 ± 985.9 range: 1929 – 7111 sec.	t = -9.12*** df = 178
Pasture	44	2644.0 ± 807.9 sec. range: 1758 – 3994 sec.	74	3422.2 ± 1248.9 sec. range: 1132 – 6016 sec.	t = -3.69** df = 116
Arable lands	20	2878.2 ± 179.4 sec. range: 2094 – 4441 sec.	8	2979 ± 153.7 sec. range: 2779 – 3392 sec.	Z = -1.83*
Wetlands	33	129.7 ± 13.5 sec. range: 34 – 312 sec.	19	1930.8 ± 229.5 sec. range: 118 – 3267 sec.	Z = -5.71***
Total	161	1831.3 ± 1236.0 sec. range: 34 – 4441 sec.	217	3176.7 ± 1138.6 sec. range: 118 – 7111 sec.	t = -10.95*** df = 376

Data are given as mean ± SE for Mann-Whitney U-test and mean ± SD for Student's t-test.

\* p < 0.034, \*\* p < 0.0003, \*\*\* p < 0.0001.

was a distinct preference for regularly cut meadows and pasture lands (Kitowski, Wojtak, 2001; Kitowski, 2003b).

### Discussion

Many studies have demonstrated the effects of spatial and temporal clumping of resources on the frequency of competitive aggression (Grant, Guha 1993; Bryant, Grant, 1995; Goldberg et al., 2001; Plesner et al., 2005). These

have been helpful in understanding why harriers interfere with foraging storks in habitat patches covered with short vegetation (regularly cut meadows). White Storks (Creutz, 1988; Alonso et al., 1991; Struwe, Tomsen, 1991; Johst et al., 2001; Moritz et al., 2001) and Montagu's Harriers (Nieboer, 1973; Clarke, 1996; Kitowski, 2003b) prefer open areas with short vegetation. Here, prey is more accessible for harriers (Clark, Stanley, 1976) and storks (Moritz et al., 2001) than in areas

Table 8

Foraging sessions Montagu's Harrier females and males close semicolony  
Кормовые сессии самок и самцов луговых луней возле полуколонии

Habitat	Females			$\chi^2$	Males		$\chi^2$
	Availability, %	N	% N	df = 1	N	% N	df = 1
Meadows	28	224	43.8	27.2***	29	30.8	0,1
Pasture	15	153	29.9	31.6***	24	25.6	2.7
Arable lands	24	35	6.9	56.7***	28	29.8	0,4
Wetlands	33	99	19.4	23.6***	13	13.8	8.6*
Total	100	511	100	–	94	100	–

Data based on every 30 minutes scanning first seen foraging individuals.

\* p < 0.01, \*\* p < 0.001.



with tall grass, where vegetation provides hides for prey. Increasing food patch quality (easier prey accessibility) results in a decrease in the intrinsic patch-leaving rate and an increase in the rate of aggressive interactions involving the White Storks and Montagu's Harriers. Storks and harriers seem to be able to assess, at least in part, the quality of patch habitats in which foraging. The quality of the foraging habitat impacts harriers in the clutch size and the number of young fledged (Butet, Leroux, 1993; Arroyo, 1997; Salamolard et al., 2000). In storks, quality of habitat near the nesting site is a significant factor affecting breeding density (Latus et al., 2000; Latus, Kujawa, 2005).

Other studies suggest that where food is more predictable in space, there is a strong tendency for monopolisation of foraging areas and defence prevalence increases abruptly with prey concentration or vulnerability (Grant, Grant, 1994; Bryant, Grant, 1995). A situation like this occurs in the study area. Common Voles populations fluctuate from season to season because, in this species, population explosions ("vole years") and depressions ("non-vole years") are observed every 3–4 years (Pucek, 1984). Nevertheless, patches where prey is more accessible (such as regularly cut meadows) can persist over many years and the probability of finding better access for food even in time "non-vole years" is greater here compared to other areas. The distribution of food can be partially predictable for harriers and storks. Harriers probably become more aggressive towards storks when they learn which habitat patches are predictably offer prey. They then monopolise these patches during future reproductive cycles as has been observed in some other birds (Grant, Kramer, 1992; Grant, Grant, 1994; Goldberg et al., 2001). Undoubtedly, harriers benefit by investing energy in monopolising better quality patch habitats. The high probability of aggression of harriers to storks is also supported by observed nest site fidelity in both species (Profus, 1991; Krogulec, 1992; Kitowski, 2000; Kitowski, unpubl. data). In storks, such fidelity is reflected by a strong tendency to return to the nest of last year's breeding (not to the nest of the birth) (Profus, 1991).

Most of the foraging sessions interrupted by storks (76 %) occurred in June and July. This can be accounted to the increased rate of vertebrates in total prey biomass of storks during the reproductive season. Observations supported by other authors (Struwe, Thomsen, 1991; Antczak et al., 2002) including those performed in south-eastern Poland confirm that in this time the frequency of small vertebrates increases in stork's diet (Kitowski, unpubl. data).

It has been demonstrated statistically that foraging storks suffer more from being harassed by harrier females than males. This results from females being more regularly present near semicolonies during their late nestling and early post-fledging period (Kitowski, 2003a; Kitowski, unpubl. data). When nestlings do not need to be brooded, females are known to forage within the area of about 1.5 km from their nests, while males forage further. This in turn results from the spatial separation of hunting areas or used varying habitat types related to the reverse sexual size dimorphism, which itself serves to reduce prey competition between individuals of opposite sexes (Newton, 1979; Temeles, 1985). Surprisingly, this spatial separation of the hunting areas of males and females of Montagu's Harriers partially determines the foraging efficiency of White Storks. Females of harriers, having a limited time and area available for hunting due to their defensive duties (Kitowski, 2003a), must choose the most effective patches for hunting. These must also be located near nests. These patches happen, also, to be good *nearby foraging patches* of storks.

A detailed population study on common voles performed on the study area (Trociuk, 1987; Maruchniak, 1988) showed that meadows immediately adjacent to the harrier's semicolonies were heavily depleted of voles due to the exploitation by nesting harriers. Contrary to the areas further away from semicolonies, which serve as the *remote foraging patches* of storks, female harriers quickly remove competitors including White Storks, from the areas which they exploit. These factors contribute to higher rates of early departure of foraging White Storks. This raises their foraging costs. As sug-



gested White Stork foraging involves a trade off between highly effective foraging (especially of voles) and acute aggression from harriers. The time consuming technique of “wait and peck” (Struwe, Thomsen, 1991), particularly exposes storks to attacks by the raptor. The same trade off phenomenon has been shown for other animals as well (Ovadia, Dohna, 2003). The overall picture of repressing foraging of White Storks near Harriers colonies to avoid predation of harriers broods was observed in Spain (Extramadura) (B. Arroyo, pers. comm). Research in the southeastern Poland failed to find such predation, although this possibility might be indicated by penchant for mobbing storks by Montagu's Harriers (Kitowski, 2003a). In Spain and Poland Montagu's Harriers performed social defences only toward those species which were significant predators of their broods (Arroyo et al., 2000; Kitowski 2003b) and acute attacks were common only close harrier semicolonies.

In conclusion, Montagu's Harrier in south-eastern Poland are able to modify the foraging efficiency of White Storks selectively attacking them in habitat patch recognised as optimal by raptor. In such habitats, storks are attacked more fiercely, and stork foraging are shortened and thereby less efficient. This phenomenon reflects tendency for monopolisation of optimal habitats. It is related to the nest site fidelity observed in both considered species.

### Acknowledgements

I would like to thank Dr. David Ellis (USGS Southwest Biol. Sci. Center, Oracle, USA) for very creative comments previous draft of the paper.

### REFERENCES

- Alonso J.C., Alonso J.A., Carrascal L.M. (1991): Habitat selection by foraging White Storks *Ciconia ciconia* during breeding season. - *Can. J. Zool.* 69: 1957-1962.
- Antczak M., Konwerski S., Grobelny S., Tryjanowski P. (2002): The food composition of immature and non-breeding White Storks in Poland. - *Waterbirds.* 25: 422-428.
- Arroyo B.E. (1997): Diet of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in central Spain: analysis of temporal and geographic variation. - *Ibis.* 139: 664-672.
- Arroyo B.E., Mougeot F., Bretagnolle V. (2000): Colonial breeding and nest defence in Montagu's Harrier (*Circus pygargus*). - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 109-115.
- Brown J.S. (1998): Game theory and habitat selection. - *Game theory and animal behaviour.* Oxford: Oxford University Press. 188-220.
- Bryant M.J., Grant J.W.A. (1995): Resources defences, monopolisation and variation of fitness in groups of female Japanese medaka depend on the synchrony of food arrival. - *Animal Behav.* 49: 1469-1479.
- Butet A., Leroux A.B.A. (1993): Effect of prey on predator's breeding success. A 7-year on Common Vole (*Microtus arvalis*) and Montagu's Harrier (*Circus pygargus*) in west France marsh. - *Acta Ecologica.* 14: 857-865.
- Clarke R. (1996): Montagu's Harrier. Chelmsford: Arlequin Press.
- Clarke R.J., Stanley B.L. (1976): Facial feathers of the Harrier (*Circus cyaneus hudsonicus*), Long-eared Owl (*Asio otus*) and Short-eared Owl (*Asio flammeus*) compared. - *Proc. Pennsylvania Academy of Science.* 50: 86-88.
- Creutz G. (1988): Der Weißstorch. Neue Brehm-Bücherei. 375. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Fowler J., Cohen L. (1992): Statistics for Ornithologists. BTO Guide. 22: 1-175.
- Goldberg J., Grant J.W.A., Lefebvre L. (2001): Effects of temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in Zenaida dove. - *Behav. Ecol.* 12: 490-495.
- Grant T.C., Guha R.T. (1993): Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids *Cichlasoma nigrofasciatum*. - *Behav. Ecol.* 4: 239-296.
- Grant T.C., Grant J.W.A. (1994): Spatial predictability of food influences its monopolization and defence by juvenile convict cichlids. - *Animal Behav.* 47: 91-100.
- Grant J.W.A., Kramer D.L. (1992): Temporal clumping of food arrival reduces its monopolization and defence by zebrafish *Brachydanio rerio*. - *Animal Behav.* 44: 101-110.
- Johst K., Brandl R., Pfeifer R. (2001): Foraging in a patchy and dynamic landscape human land use and the White Stork. - *Ecol. Appl.* 11: 60-69.
- Kitowski I. (1994): [Post-fledging period ecology of Montagu's Harrier *Circus pygargus* on calcareous marshes near Chelm]. - Ph.D. thesis. Univ. of Maria Curie-Skłodowska. Lublin. (in Polish).
- Kitowski I. (2000): [A case of natural adoption in Montagu's Harrier *Circus pygargus* in the period of emancipation]. - *Not. Orn.* 41: 86-88. (in Polish).
- Kitowski I. (2002): Present status and protection problems of Montagu's Harrier in south-east Poland. - *Orn. Anzeiger.* 41: 167-174.



- Kitowski I. (2003a): Trends on parental care in Montagu's Harrier *Circus pygargus* during nestling period in Southeast Poland. - *Berkut*. 12: 112-118.
- Kitowski I. (2003b): Age-related differences foraging behavior of Montagu's Harrier *Circus pygargus* males in southeast Poland. - *Acta Ethologica*. 6: 35-38.
- Kitowski I., Wojtak E. (2001): Behavioral ecology of four sympatric raptors and changes in agricultural landscape of the Chelm Protected Landscape Area (SE Poland). - *Ekologia (Bratislava)*. 20: 197-205.
- Kosicki J.Z., Profus P., Dolata P.T., Tobolka M. (2006): Food composition and energy demand of White Stork *Ciconia ciconia* breeding population. Literature survey and preliminary results from Poland. - *The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation*. Poznań: Bogucki Wyd. Nauk. 169-183.
- Krogulec J. (1992): [Breeding ecology of Montagu's Harrier *Circus pygargus* on calcareous marshes near Chelm]. - Ph.D. thesis. Univ. of Maria Curie-Skłodowska. Lublin. (in Polish).
- Latus C., Kujawa K., Glemnitz M. (2000): The influence of landscape structure on White Stork's *Ciconia ciconia* nest distribution. - *Acta Orn.* 35: 97-102.
- Latus C., Kujawa K. (2005): The effect of land cover and fragmentation of agricultural landscape on the density of White Stork (*Ciconia ciconia* L.) in Brandenburg, Germany. - *Pol. J. Ecol.* 53: 535-543.
- Lazaro E. (1982): Contribution al estudio de la alimentación de la Cigüeña Blanca *Ciconia c. ciconia* en España. Ph. D. thesis. Univ. Complutense. Madrid.
- Lima S.L., Dill L.M. (1990): Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. - *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Maruchniak M. (1988): [Small mammals of "Gotowka Marsh" near Chelm]. - MSc. thesis. Univ. Maria Curie-Skłodowska. Lublin. (in Polish).
- Moritz M., Maumary L., Schmid D., Steinei I., Vallotton L., Spaar R., Biber O. (2001): Time budget, Habitat use and breeding success of White Storks *Ciconia ciconia* under variable foraging condition during the breeding season in Switzerland. - *Ardea*. 89: 457-470.
- Mužinić J., Rašajski J. (1992): On food and feeding of the White Stork, *Ciconia c. ciconia*, in the Central Balkan. - *Ökol. Vögel*. 14: 211-223.
- Nieboer E. (1973): Geographical and ecological differentiation in the genus *Circus*. - Ph.D. diss. Amsterdam: Free University.
- Newton I. (1979): Population Ecology of Raptors. *Berkhamsted*: Poyser.
- Pucek Z. (1984): [Key to the identification of Polish mammals]. Warsaw: PWN. (in Polish).
- Schipper W.J.A. (1977): Hunting in three European Harriers (*Circus*) during the breeding season. - *Ardea*. 65: 53-72.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. (1981): Biometry. San Francisco: Freeman. 2<sup>nd</sup> ed.
- Struwe B., Thomsen K.-M. (1991): Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Weißstorches (*Ciconia ciconia*, L. 1758) in Bergenhusen 1989. - *Corax*. 14: 210-238.
- Ovadia O., Dohna H. (2003): The effects of intra- and interspecific aggression on patch residence time in Negev Desert gerbils: competing risk analysis. - *Behav. Ecol.* 14: 583 -591.
- Pinowska B., Buchholz L., Grobelny S., Stachowiak P., Pinowski J. (1991): Skipjacks *Elateridae*, weevils *Culcurionidae*, Orthopterans *Orthoptera* and earwings *Dermaptera* in the food of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) from the Mazurian Lakeland. - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of Biology and Ecology of White Stork. *Studia Naturae. Seria A.* 37: 87-106.
- Pinowski J., Pinowska B., De Graaf R., Visser J., Dziurdzik B. (1991): Influence of feeding habitat on prey capture rate and diet composition of White Stork *Ciconia ciconia* (L.). - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of Biology and ecology of White Stork. *Studia Naturae. Seria A.* 37: 59-87.
- Plesner S., Jensen S., Gray S.J. (2005): Excluding neighbours from territories: effects of habitat structure and resources distribution. - *Animal Behav.* 69: 785-795.
- Piotrowska M. (2000): [The state of research on population of the White Stork *Ciconia ciconia* in the Lublin region in 1974-1995]. - Natural values of Chelm Landscape Park and the its surroundings. Lublin: UMCS. 205-215. (in Polish).
- Profus P. (1991): Breeding of White Stork in Poland. *Ciconia ciconia*. - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of Biology and ecology of White Stork. *Studia Naturae. Seria A.* 37. 11-57.
- Rachel M. (2006): Foraging sites of breeding White Storks *Ciconia ciconia* in the South Wielkopolska region. - *The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation*. Poznan: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. 161-167.
- Salamolard M., Butet A., Leroux A., Bretagnolle V. (2000): Responses of an avian predator to cycles in prey density at a temperate latitude. - *Ecology*. 81: 2428-2441.
- Temeles E. (1985): Sexual dimorphism of bird – eating hawks the effect of prey vulnerability. - *Am. Nat.* 125: 485-499.
- Trociuk M. (1987): [An impact of Harriers (*Circus* spp.) predatory on Voles *Microtus* spp. population in the area of calcareous marshes near Chelm]. MSc. thesis. Maria Curie-Skłodowska Univer. Lublin. (in Polish).
- Tomialojc L., Stawarczyk T. (2003): [The avifauna of Poland - distribution, numbers and trends]. Wrocław: PTPP "pro Natura". (in Polish).
- Tryjanowski P., Kuzniak S. (2002): Population size and productivity of White Stork *Ciconia ciconia* in relation to Common Vole *Microtus arvalis* density. - *Ardea*. 90: 213-217.
- Tsahalidis E.P., Goutner V. (2002): Diet of White Stork in Greece in Relation to Habitat. - *Waterbirds*. 25: 417-423.



## POSSIBLE MECHANISM OF NEST DENSITY REGULATION IN GULL-BILLED TERN COLONIES

Evgeniy V. Barbazyuk

**Abstract.** Nesting territory structure and territorial behaviour of the Gull-billed Tern was studied at Shalkar and Ayke Lakes (southern Russia) in 2000, 2001 and 2003. To examine the defended area around nests, field experiments were conducted during which one nest was moved gradually toward the nearest neighbouring nest. The area surrounding a Gull-billed Tern nest was shown to consist of at least three territorial units, which are not visible by direct observation. Immediately surrounding the nest is a small area designated as the Core Area; the Core Area is surrounded by a larger area called the Conflict Zone, consisting of an aggressively defended Inner Layer directly bordering the Core Zone, and a less aggressively defended Outer Layer. Agonistic interactions between birds increased as the distance between the nests was reduced. In the Core Area aggression was greatest, as expressed by absolute intolerance of other individuals. The Core Area is thought to play the prime role in nest density regulation in Gull-billed Tern colonies. Analysis of the distribution of nearest-neighbour distances in colonies in the study area as well as literature sources support this hypothesis. The size of the Core Area is suspected to correspond to that of the individual distance maintained by each bird around itself throughout the year.

**Key words:** Gull-billed Tern, *Gelochelidon nilotica*, behaviour, nesting territory, colony, aggression.

**Address:** E.V. Barbazyuk, Institute of Steppe, Pionerskaya str. 11, 460000 Orenburg, Russia;  
e-mail: bev@esoo.ru.

**Возможный механизм регуляции плотности гнездования в колониях чайконосых крачек. - Е.В. Барбазюк. - Беркут. 16 (1). 2007.** - Структура гнездовой территории и территориальное поведение чайконосых крачек изучалось на озерах Шалкар и Айке (крайний восток Оренбургской области) в 2000, 2001 и 2003 гг. С целью изучения охраняемой территории вокруг гнезда проводились полевые эксперименты, во время которых одно гнездо поэтапно передвигалось к ближайшему соседнему гнезду. Было выяснено, что пространство, окружающее гнездо чайконосых крачек, состоит, по крайней мере, из трех территориальных единиц, которые не видны путем прямых наблюдений – абсолютно охраняемой зоны, расположенной непосредственно вокруг гнезда, и двух слоев (с большей и меньшей степенью агрессии) зоны конфликтов. Агрессивное поведение между двумя крачками усиливалось, по мере того как расстояние между гнездами сокращалось, и достигало максимального уровня в абсолютно охраняемой зоне, что выражалось в полной нетерпимости птиц друг к другу. Предполагается, что абсолютно охраняемая зона играет ключевую роль в регуляции плотности гнездования в колониях чайконосых крачек. Анализ распределения минимальных расстояний до ближайшего соседа в ряде колоний этого вида, а также литературные источники подтверждают это предположение. Предполагается также, что размер абсолютно охраняемой зоны совпадает с индивидуальной дистанцией, которая поддерживает вокруг себя каждая птица на протяжении всего года.

### Introduction

The question of territorial behaviour and the role territory plays in the lives of birds is extremely complex. Despite considerable research, the structure and functions of bird territory as a dispersal mechanism remain insufficiently studied. Some research testifies to a dispersal function of territorial behaviour (Kluyver, Tinbergen, 1953; Mihelison et al., 1957). Alternatively, there are indications of changes in nest density and size of defended nest-area in territorial bird species during one breeding season after new individuals settle

into the given area (Lack, 1955; Kharitonov, Siegel-Causey, 1988; Ryabitshev, 1993; Panov, Zykova, 2002). Thus, it remains unclear with regards to many species how the factor of territory and territorial behaviour prevents overcrowding, to what extent a territory is subjected to shrinkage and if such behaviour should be generally considered as a constraint.

Several recent experimental studies were conducted in which the nest-territory structure of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*) and the Pacific Black Brant (*Branta bernicla nigricans*) were examined. The territorial factor in this species was found not to be in itself

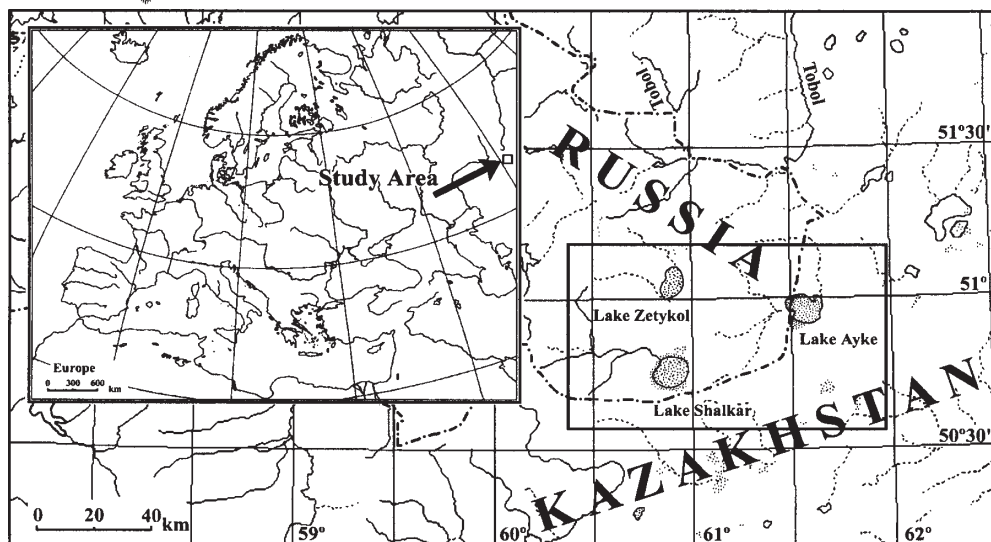


Fig. 1. Study Area.

Рис. 1. Район исследований.

a sufficient condition for regulation of population density through territorial behaviour. The territorial structure of those species was shown to have a quite complex pattern, and a certain number of its elements were not visible by direct observation. Immediately surrounding the nest is a small area known as the Core Area, which can be considered as the main regulator of nest density for those species (Kharitonov, 1978, 1982; Kharitonov, Kharitonova, 1995). I have carried out experiments somewhat similar to those of Kharitonov. As a research subject I chose the rare and poorly studied (for Eastern Europe) Gull-billed Tern which generally nests in colonies and displays distinct territorial behaviour (Cramp, 1985; Zubakin, 1988).

In 2000, 2001 and 2003, the Gull-billed Tern was one of the most numerous colonial waterbirds in the study area and nested with high density, which enabled the necessary experimental research to be conducted, with the major task of investigating the role of nest-area (territory) in the regulation of nest density in colonies of this species.

The present study is a continuation of the research investigating in detail the nest-territory structure and certain aspects of the terri-

torial behaviour of Gull-billed Terns under experimental conditions (Barbazyuk, 2005). Here, the emphasis is placed on internal population mechanisms accounting for density regulation in colonies of this species.

### Study Area

The study was conducted in Gull-billed Tern colonies on Lakes Shalkar ( $50^{\circ}47'N$   $60^{\circ}55'E$ ) and Ayke ( $50^{\circ}58'N$   $61^{\circ}30'E$ ) in southern Russia, near the Kazakhstan border (Fig. 1). The lakes are located approximately 50 km apart, in the grassland (steppe) region with a dry, continental climate, in the northern middle-latitude zone. The average annual precipitation totals 250 mm. The average air temperature in January is  $-17^{\circ}C$ , in July  $+21^{\circ}C$ .

The northern limit of the present-day breeding range of the Gull-billed Tern is to be found here (Ryabitsev, 2002), while most of the breeding range on the territory of the former USSR lies southward – in Kazakhstan and Turkmenistan (partially also in Ukraine, Black Sea) where the arid and semiarid climates are still hotter in summer (Zubakin, 1988).

The lakes studied are brackish water occurring in large shallow basins, with a surface



area of more than 70 km<sup>2</sup>, and prevailing depth 0.8–1.5 m and occupy bowl-like depressions in relief. Since the lakes lack streams offering constant water flow, their level varies greatly seasonally and from year to year. About once in every ten years, the lakes dry up completely and every 3–5 years they freeze to the lake bed. Their prevailing depth is 0.8–1.5 m. Roughly 70 % of the lake's surface may be covered with Common Reed (*Phragmites communis*), Bulrush (*Scirpus lacustris*), and Narrow-leaved Cattail (*Typha angustifolia*). Water in the reservoirs is brackish. The lakes are surrounded by semiarid steppe grasslands including combinations of Fescue (*Festuca sulcata*), feather grass (*Stipa* spp.) and wormwoods (*Artemisia* spp.). In lowland areas, typical halophytes are very common – *Salicornia europaea*, *Halocnemum strobilaceum*, *Kochia prostrata* and other species growing in clay-based and alkaline soils, creating a heterogeneous mosaic plant cover (Ryabinina et al., 1996; Davygora, 2000; Sviridova, 2000).

### Methods

On the lakes in the study area Gull-billed Terns preferred to nest together with other colonial *Laridae*, usually on small sandy alluvial islands in shallow water, with the annual population during this three year period fluctuating from approximately 80 to 700 nesting pairs on each colony (Barbazyuk, 2000, 2001, 2003).

Each pair of terns defends a small area immediately around the nest. To study this area in detail, field experiments were conducted using a special technique. Kharitonov applied this technique to studies of the nest-territory structure of the Black-headed Gull and Pacific black Brant (Kharitonov, 1978, 1982, Kharitonov, Kharitonova, 1995). The method can be described as follows. Observations were made from a small portable hide covered with camouflage fabric with several observation slits. Experimental protocol consisted of moving one nest step-by-step towards the nearest neighbouring nest. The nest was moved a dis-

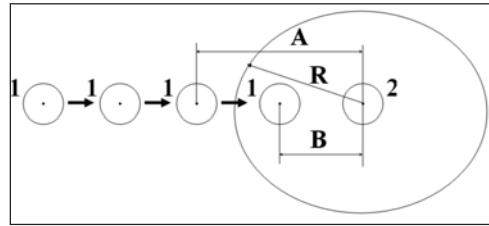


Fig. 2. Determination of the Core Area (Core Zone) Radius (Kharitonov, Kharitonova, 1995): 1 – moveable nest, 2 – stationary nest; A – distance at which Bird 1 is still sitting on its nest, B – distance at which Bird 2 drives away Bird 1, R – Core Zone radius  $A \geq R \geq B$ .

Рис. 2. Определение радиуса абсолютно охраняемой зоны (по: Kharitonov, Kharitonova, 1995).

tance of 5–20 cm from its original position toward the fixed neighbour nest. Subsequently, all birds were permitted to incubate eggs for 10–15 minutes. The nest was then again moved a certain distance, and so on. After the experiment completion, the movable nest was placed back at its original location. The experiments were conducted in the open sections of colonies without obstructive vegetation. In the experiments clutches of one week on older age were used, in several exceptional cases the clutches with piping eggs were used. Distances between nests in the experiments were measured between their centres with a tape measure. When possible, the sex of birds was identified, which was easier to do when both members of pair were present at the nest differing by the exterior and behaviour.

Each experimental manipulation was considered complete if one of the following cases took place: 1) one of the terns attacked (from the air or ground) and did not permit its neighbour to approach closer to sit on the nest – revealing so called the Core Area; 2) the moved nest's occupant stopped following its nest and stood on the original nest spot more 15 minutes or disappeared. If the occupant of the more often stationary nest kicked the moved nest's occupant out of its own nest and then did not allow it closer, the moveable nest



was considered to breach the Core Area of stationary nest's occupant. The border of the Core Area certainly lies somewhere between the two last positions (A and B) of the moveable nest where the tern of the moveable nest was still able to sit on its nest during next to last movement but at the last nest-moving stage it is driven out by the occupant of the stationary nest (Fig. 2).

The initial distances between experimental nests ranged between 46 and 159 cm. The N of of completed manipulations was 183. Overall observation time (including that spent carrying out the experiments) totalled 231 hrs, 25 minutes over three years.

To examine nearest-neighbour distances in colonies of Gull-billed Terns, two small colonies and one segment of a colony with different nest density were plotted on the map; all the nest distances were measured between centres of nests. In this study STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001) was used for data processing and plotting.

## Results

During experiments, as the moveable and stationary nests approached each other, the stationary nest's occupant responded in one of several ways to the intruder, depending on the distance between the two nests. In general outline during each manipulation followed a similar sequence of behaviour: At the first nest-moving stages the occupant of the stationary nest showed no obvious response to the occupant of the moveable nest, which sat on its moveable nest easily and continued incubating. During the further moving of the moveable nest closer towards the stationary nest, the stationary nest's occupant suddenly "took notice" of the closely settled neighbour which was evident from his aggressive rattles and attacks while the moveable neighbour showed signs of agitation judging from his delay in getting on the nest, hesitation, increasingly long searches for the nest on the original site. Such birds became increasingly reluctant to return to their nests and resume incubation activity.

If nests were moved still closer in proximity, two primary scenarios were possible: (1) The moveable nest's occupant (or, in several experiments conversely) responded to increasing aggressiveness from the stationary nest's occupant (increase in number of aggressive rattles and attacks per time unit) by simply ceasing to occupy its own nest, standing away in a "gloomy" manner not daring to approach any closer. In 127 experiments of a total of 183 one of the two experimental birds stopped following and getting onto its nest when the distance between the centres of the two neighbouring nests was only 20–50 cm. (2) In 32 manipulations the moved nest's occupants risked following their nests even when they were moved closer despite the prominent aggressive respond from the stationary nest's ones. Finally they were driven out of their nests by the occupants of the stationary nests and afterwards were not allowed to return to them. In these last cases the moved nest was considered to be located within the Core Area (Barbazyuk, 2005).

Thus, the Core Area may be defined as a small, unmarked area around the nest into which no intruder is permitted. In the Core Area, a stationary nest's occupant attacks its moveable neighbour whenever the latter attempts to get onto its moveable nest; therefore each attempt by the latter to sit on its nest results in failure. The primary indicator of the Core Area is the impossibility for the both birds to sit together in their nests and incubate as a result of straining bird relations and strong discomfort. Outside of the Core Area the simultaneous incubation is still possible. During the experiments attacks occasionally were recorded when one of the birds attempted to frighten its neighbour away while 40–60 cm remained between the two nest centres, i.e. on the approach to the Core Area. After several minutes attacked terns approached their nests stealthily and got on it quietly, thereby eliciting no strong aggressive reaction from its neighbour. Both birds continued incubating, as before.

Core Areas were quite difficult to identify



because most birds associated with moved nest's suddenly gave up trying to follow their nest, and refused to sit onto it somewhere on the approach to this territorial unit. This suggests great tensions between the two closely positioned birds and discomfort especially since the Gull-billed Tern is a species with distinct territorial behaviour and a high degree of aggressiveness (Cramp, 1985). In 32 experiments though the Core Area radius was determined quite precisely. The minimum radius of the Core Area was  $20 \leq R \leq 23$  cm; the maximum radius was  $32 \leq R \leq 49$  cm; the mean radius ( $\bar{R}$ ) was  $26.13 \pm 0.48 \leq R \leq 33.81 \pm 0.96$  cm, the mean radius class midpoint ( $\bar{R}$  mid) was  $29.97 \pm 0.68$  cm ( $N = 32$ ).

High levels of aggression displayed by the stationary nest's occupant combined with absolute intolerance of the intruder suggested that the presence of a Core Area could prevent neighbouring pairs from building their nests closer during the colonization of a certain habitats, suggesting the prominence of the Core Area in nest density regulation for Gull-billed Terns.

To confirm this idea we might consider Core Area radius as a function of the distance between nests, i.e. colony density. For this purpose all distances recorded during manipu-

lations during which Core Area radius values were obtained were subdivided into 10 classes. The length of each distance interval, or class is specified to be equal to 10 cm. The initial distances between nests in manipulations which successful revealed Core Areas showed initial internest radii ranging from 46–142 cm. For each distance class (L) the Core Area mean radius ( $\bar{R}$ ) was calculated. Core Area radius changes imperceptively in relation to initial internest distance. As the distance between nests increases by 92%, the Core Area mean radius increases by 10.62 % (Table 1).

Core Area radius appears to be weakly dependent of the colony density, I consider the ratio change of the Core Area radius (R) to half the nest distance (L/2) as this nest distance changes. For calculation the midpoint of a distance interval (L mid) and the mean radius class midpoint ( $\bar{R}$  mid) for each class, or distance interval (L) were used:

$$\bar{R} \text{ mid}/L \text{ mid}/2 = 2 \bar{R} \text{ mid}/L \text{ mid}$$

For simplicity I shall henceforth refer to  $2 \bar{R} \text{ mid}/L \text{ mid}$  as  $2R/L$ . Figure 3 illustrates the  $2R/L$  change as the distance between two nests reduces. For  $2R/L = 1$  the Core Areas of two nests start being in contact with each other, with the distance (L) between the nests equal to the

Table 1

The change of the Core Area radius (R) as the initial distance between nests (L) increases in Gull-billed Tern colonies

Изменение радиуса абсолютно охраняемой зоны (R) с увеличением первоначального расстояния между гнездами (L) в колониях чайконосых крачек

L, cm	Mean Radius, $\bar{R} \pm SE$ , cm	Mean Radius Class Midpoint, $\bar{R}$ midpoint $\pm SE$ , cm	Number of Experiments	$\frac{2R}{L}$
45 – 55	$24.75 \pm 0.48 = \bar{R} = 31.25 \pm 1.44$	$28.00 \pm 0.84$	4	1.12
55 – 65	$24.50 \pm 1.55 = \bar{R} = 30.75 \pm 3.09$	$27.63 \pm 2.29$	4	0.92
65 – 75	$24.66 \pm 0.88 = \bar{R} = 32.00 \pm 1.53$	$28.33 \pm 0.60$	3	0.80
75 – 85	$27.17 \pm 1.58 = \bar{R} = 36.50 \pm 2.73$	$31.83 \pm 2.06$	6	0.80
85 – 95	$25.75 \pm 1.25 = \bar{R} = 33.00 \pm 1.91$	$29.38 \pm 1.26$	4	0.65
95 – 105	$27.00 \pm 0.00 = \bar{R} = 32.00 \pm 0.00$	$29.50 \pm 0.00$	1	0.59
105 – 115	$26.33 \pm 0.67 = \bar{R} = 35.67 \pm 1.76$	$31.00 \pm 1.15$	3	0.56
115 – 125	$27.00 \pm 1.00 = \bar{R} = 32.00 \pm 0.58$	$29.50 \pm 0.58$	3	0.49
125 – 135	$32.00 \pm 0.00 = \bar{R} = 49.00 \pm 0.00$	$40.50 \pm 0.00$	1	0.62
135 – 145	$26.66 \pm 1.67 = \bar{R} = 34.33 \pm 3.93$	$30.50 \pm 2.78$	3	0.44



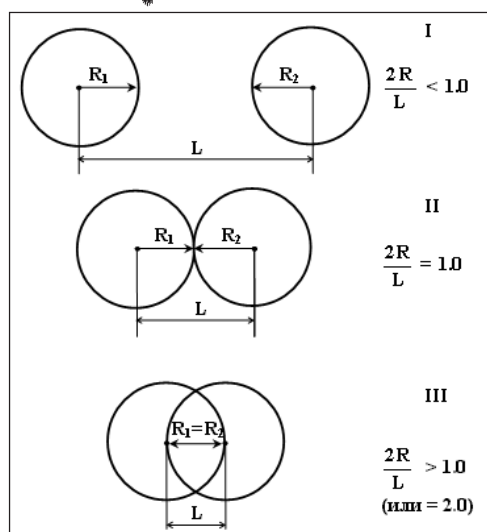


Fig. 3. The  $2R/L$  change as two Core Areas are being drawn together when the distance between the nests reduces. Comments see in the text.

Рис. 3. Схема изменения величины  $2R/L$  по мере сближения двух абсолютно охраняемых зон при сокращении расстояния между первым и вторым гнездами. Комментарии в тексте.

sum of two Core Area radiuses ( $R_1$  and  $R_2$ ). For the case  $2R/L < 1$  the distance between the nests greater the sum of two Core Area radiuses and for  $2R/L > 1$  the Core Areas start to overlap up to the position when the distance between the two nests does not exceed the length of the common radius for two Core Areas –  $2R/L = 2$  (Fig. 3).

In the data resulting from manipulations possible variation in the relative Core Area radius ( $2R/L$ ) was 1.12–0.44. As the distance between nests is reduced the relative Core Area radius increases and in the 60–50 cm segment  $2R/L$  becomes more than unity (Table 1), i.e. the Core Areas of moved and stationary nests partially overlap. Theoretically it is possible for both neighbouring nests to show  $2R/L = 2$ . In this case the distance between the nests is equal to the radius (Fig. 3) and tension between the terns should become excessive. During

experiments this situation was not found to occur.

Within the Core Area, tern aggression is at a maximum, as expressed by absolute intolerance of other conspecifics. Greater tensions between neighbours might be expected in dense colony plots ( $2R/L = 1$ ,  $L = 50$ – $60$  cm) when compared to areas of low density ( $2R/L < 1$ ) because in the former case the distances between neighbouring Core Areas are very small. As Core Areas partially overlap ( $2R/L > 1$ ), in denser colony areas relations between neighbouring terns seem to become even more tense, which probably prevents the nests from being packed in more densely. Growing tensions between neighbouring terns is evident as well from an increase in the aggressiveness level of experimental birds (the significant increase in the number of attacks and aggressive rattles per time unit) when their nests approach each other (Barbazyuk, 2005).

To test this assumption that tension and discomfort displayed in birds with near overlap between their Core Areas are efficient deterrents to increasing nest density, nearest-neighbour distances in three colonies with different nest densities were analyzed (Fig. 4–6, Table 2).

The densest colony of Gull-billed Terns existed on Shalkar in 2001. In that location slightly more than 600 nests were arranged on an islet, with a nesting habitat consisting primarily of sandy-shingle dunes overgrown with *Tournefortia sibirica*. Figure 5 shows the distribution of nearest-neighbour nest distances in a typical section of this colony (nests are charted on one of the several flat sandy dunes). During nest-building and early egg-laying (on 20–30 May) shoots of *Tournefortia sibirica* appeared from the sand, and appeared to only slightly reduce visibility between nests. By mid June *Tournefortia* heavily covered the dunes and entirely hid the nests and nesting birds. Thus, each nest was now surrounded by dense and obstructive vegetation. Based on personal observations over the period 1999–2004 and data from literature, that colony was one of the densest colonies ever recorded.



Figure 6 displays the distribution of nearest-neighbour nest distances in one of the least dense colonies recorded over six years – Lake Ayke in 2003. There terns nested on a wet and practically bare islet. At the highest elevation of the islet (15–25 cm above the water surface) patches of low wetland vegetation was found, which was actually the site where minimum nearest-neighbour nest distances were found – more than 70 cm.

One tern colony on Lake Shalkar in 2000 was located on a sandy islet that by late June was connected with the mainland by an isthmus, forming a spit. The nests

were both on and around small and sloping sandy dunes covered with *Tournefortia*, all over the islet in the open and semi-open, on wet lowland patches carpeted with *Salicornia europaea*, 5–10 cm in height (Fig.. 4).

The histograms demonstrate that as the colony nest density increases accumulation and concentration of nearest-neighbour distances at a limit of 50–60 cm occurs (Fig. 4–6). Even in the densest colony the bulk of nearest-neighbour distances lie within 50–80 cm (Fig. 5). In less dense colonies, the nearest-

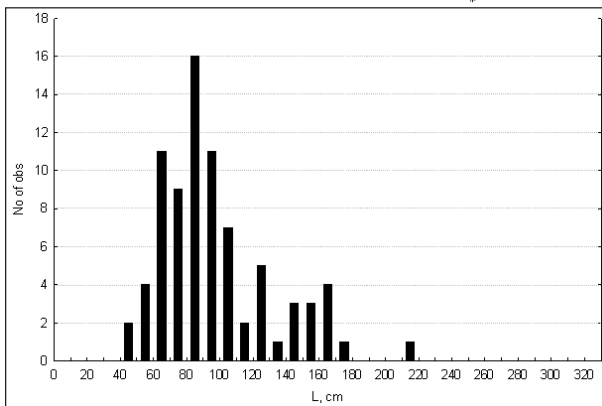


Fig. 4. The distribution of nearest-neighbour distances in a colony on Lake Shalkar in 2000 (N = 81).

Рис. 4. Распределение минимальных расстояний в колонии на оз. Шалкар в 2000 г. (N = 81)

neighbour distance peak is skewed even more to the right, i.e. within 60–110 cm (Fig. 4) and 70–120 cm (Fig. 6). Thus, even in dense sections of colonies most nearest-neighbour distances are not less than 40 cm between nest centres, which also supports the idea that the neighbour Core Areas keep the nests from approaching closer.

Figure 7 displays the distribution of nearest-neighbour distances in percentage terms for the three colonies. As it was shown above, the 50–60 cm segment appears to be the critical

Table 2

Some parameters for three colonies with different nest densities at Lakes Shalkar and Ayke in 2000, 2001 and 2003

Некоторые показатели, характеризующие плотность колоний чайконосых крачек на озерах Шалкар и Айке в 2000, 2001 и 2003 гг.

Parameters	Colony on Lake Shalkar in 2000 (81 nests)	Colony part on Lake Shalkar in 2001 (113 nests)	Colony on Lake Ayke in 2003 (158 nests)
Mean nearest-neighbour distance, cm, $\bar{X} \pm SE (N)$	97.55 ± 3.85 (81)	70.56 ± 2.18 (113)	111.18 ± 3.10 (158)
Minimum nearest-neighbour distance, cm	48.00	38.00	35.00
Maximum nearest-neighbour distance, cm	210.00	152.00	324.00

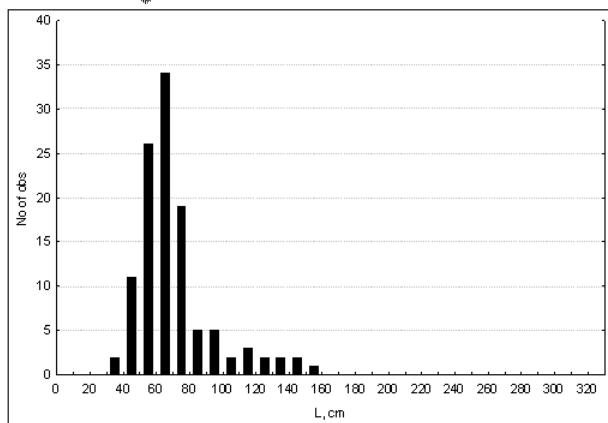


Fig. 5. The distribution of nearest-neighbour distances in the part of a colony on Lake Shalkar in 2001 ( $N = 113$ ).  
Рис. 5. Распределение минимальных расстояний в части колонии на оз. Шалкар в 2001 г. ( $N = 113$ ).

distance between nests of Gull-billed Terns. Any closer than this and terns appears to avoid settling because their Core Areas start touching or partially overlapping ( $2R/L \geq 1$ , Table 1). In the densest colony the nearest-neighbour distance peak lies within 50–80 cm and  $2R/L$  equals unity within this peak (Fig. 7). It is therefore highly likely that the Core Area is a main factor in determining nest density in Gull-billed Tern colonies.

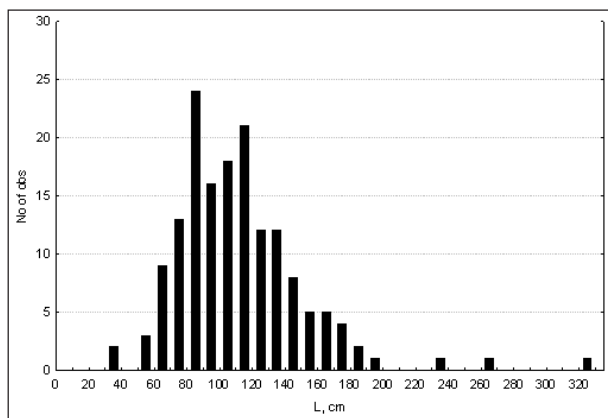


Fig. 6. The distribution of nearest-neighbour distances in a colony on Lake Ayke in 2003 ( $N = 158$ ).  
Рис. 6. Распределение минимальных расстояний в колонии на оз. Айке в 2003 г. ( $N = 158$ ).

Records of the minimum nearest-neighbour distances between proved active nests having been built in the open totalled 51 and 53 cm between nest centres and these records were found in short *Salicornia europaea* in the dense colony, Lake Shalkar, 2001. In other rare instances where the nearest-neighbour distances ranged from 35 to 49 cm including those shown in the histograms, the nests were constructed in vegetation and the closer nests were arranged the more impenetrable for bird visibility the plant barrier was between them, or one of the two closely arranged nests contained nothing, was abandoned or depredated.

In two cases the Core Area radius was obtained as follows. The movable experimental nests were moved from the initial distances 75 and 97 cm and then left on the approach to the stationary nests (46 cm and 57 cm in each experiment respectively). In a few days the experiments were finished. In this case the terns did not leave their nests either. The distances 46 and 57 cm were taken as the initial ones since the birds were assumed to acclimate to close cohabitation over several days. In a number of experiments with nests having initial distances up to 70–80 cm terns displayed mutual aggressive rattling when we moved their nests, even before the experiments were started.

Core Area radii were primarily obtained when both nests were moved closer until the occupant of the stationary nest, sitting in it, could reach for its neighbour's bill and snap at it. In some experiments, unsuccessful attempts by terns to lunge at opponents were recorded; however, the distance between nests was not close enough to attack, and the bird remained sitting tensely on the nest



and showing its bill to the opponent, rather than attack. It may be that the size of the Core Zone corresponds to that of the individual distance maintained by each bird around itself throughout the year (Conder, 1949). During nest-building, egg-laying and incubation stages, when birds commit themselves to a particular spot (the nest), individual distance may be identified and associated with that area.

### Discussion

The Gull-billed Tern is a colonial species with pronounced territorial behaviour. Before egg-laying males establish nest-area territories, which are later defended by the pair (Møller, 1975). This species seems to belong to a group of *Laridae*, forming nesting settlements, known as the “second type” (Kharitonov, Siegel-Causey, 1988). Type II species colonize areas for short periods initially with high nesting great densities. It is thought that normally later on territories diminish in size only imperceptively, and distances between nests are nearly constant throughout incubation in undisturbed colonies. The settlement process is synchronous and spatially organized into groups or subcolonies, at times as large as several thousand pairs. This type of colony formation has a high selective advantage for species nesting in unstable habitats, such as those in the study area (see the Study Area section). This definition of the “second type” implies therefore that later arrivals do not move into the inner parts of the original settlement; hence, territory crowding through reduced defense of areas of the earlier breeders does not occur, e.g. Black-headed

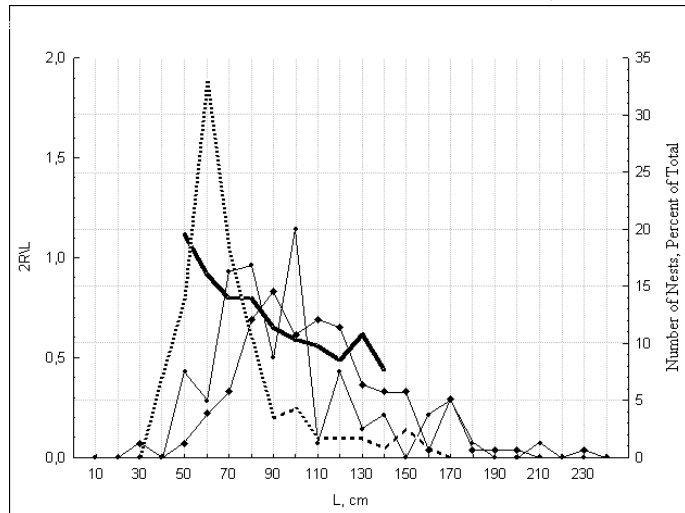


Fig. 7. The  $2R/L$  change and the distribution of nearest-neighbour distances in the colonies on Lakes Ayke and Shalkar.

- A dense plot of the colony in thick vegetation, Lake Shalkar, 2001;
  - The colony on a sparsely vegetated islet, Lake Shalkar, 2000;
  - The colony on an islet almost free of vegetation, Lake Ayke, 2003;
- $2R/L$ .

Рис. 7. Изменение относительного значения радиуса абсолютно охраняемой зоны ( $2R/L$ ) и распределение минимальных расстояний между гнездами в колониях на озерах Шалкар и Айке.

Gull (the “first type” – Kharitonov, Siegel-Causey, 1988). However, Gull-billed Tern colonies which differ in size are characterized initially not by identical nest densities, which may be associated with birds starting to breed in different numbers, nest site restrictions, relief features for the colony to settle etc. Consequently, variation in territory size, occasionally considerable, may occur, e.g. size of defended areas can be only 50 cm in diameter or range from 3 to 8 m<sup>2</sup> (Cramp, 1985).

During manipulations, especially in colony segments with nests situated 60–80 cm apart, off-duty males beside their nests repeatedly chased intruders within 1.5–2 m from the nests whereas strange birds passing by the other side from the nests even more closely were left unnoticed. It seemed as if the territory in dense plots at least in some pairs has a long peculiar extension, or “offshoot” mostly stretching towards one of the sparsest and nest-free sides.



Along that branch the male was running actively and chasing intruders considerable distances from the nest while evidently avoided doing so in the direction of the closely arranged neighbouring nests. Irregular-shaped and elongated territories extending in the direction of the least local density have been identified, for example, for the Black-headed Gull (Kharitonov, 1978), the Western Gull (*Larus occidentalis*) (Hunt, Hunt, 1975) and for a number of other species.

Thus it appears that regulation of density on the colony is difficult to explain simply through territorial behaviour because the nest territory, varies in size and configuration and is more likely fit to the existing environment (active density, numbers, relief, vegetation and etc.) rather than conforming to a predetermined social environment, i.e. the territory is an effect, not a cause. To explain density regulation mechanism properly the Core Area, which may be associated with the bird's individual distance, must be brought in. Conder (1949) found that the individual distance of Black-headed Gulls in flocks was one extended body-length around a bird. Within that distance no birds were allowed. There were two ways of maintaining individual distance – avoiding movements and threats. In the former case when the another bird landed too close the gull moved at least a body-length away, while in the latter situation, the gull threatened with the open bill and the second bird drew back. According to Conder, all types of the territory including the nest territory are a modified individual distance that gradually starts being associated with select sites. He provides an example of Canada Geese (*Branta canadensis*) and Snow Geese (*Anser caerulescens*). The winter movable distance in these species increased in size, acquired precise limits and functioned as a standard territory. According to Conder, the individual distance is a smaller unit, in distinction from the territory, and it is not bound to ground surface (Conder, 1949). Evidence for the individual distance as described by Conder agrees very well with the obtained experimental data. The stationary experimental birds were assumed to have no

other choice but to attack the closely positioned movable neighbours that stubbornly kept following their nests. They did so to keep a safe individual distance, or to maintain the Core Area which is equal on average to bird length (35–38 cm, Cramp, 1985).

On the one hand, if conditions permit, birds may nest as close together as possible. In dense nesting conditions, mutual social stimulation leads to more synchronous breeding and, in theory, higher reproductive success for individuals (Darling, 1938; Vermeer, 1973 and others). On the other hand, owing to particular spatial and ethological factors, co-existence in tightly-packed groups does not allow the population to reach its maximum reproductive potential. It is known that intraspecific aggression is one of the main factors contributing to the lowered breeding success of larids. Chicks suffer the highest rates of mortality during hatching and fledging periods. In dense colonies, chick mortality may be very high compared to low-density ones (Hunt, Hunt, 1975). The presence of the Core Area well explains how these two tendencies can balance each other out. Despite the tendency to nest densely, which is displayed by all larid species, by showing nest distances less than 50 cm, Gull-billed Tern settlement is a rare event (and in this case the presence of vegetation is obligatory) since the neighbouring Core Areas start overlapping, and the terns experience strong discomfort as a result of more and more strained relations. Thus, equilibrium is attained – social instinct is satisfied, and the Core Area guards birds from further detrimental effect of overcrowding.

It needs to be emphasized that a barrier of 50–60 cm is not an optimal distance between nests but rather a critical one. This is proven by literature sources and personal direct observations over a period of 1999–2004 (during this time there were 11 records of Gull-billed Tern breeding colonies). Dense colonies such as that existing on Lake Shalkar in 2001 are rather an exception than the regular pattern. Normally, birds preferred to be much more dispersed and colonies with lower densities as those on Lakes Shalkar in 2000 and





Ayke in 2003 seem to be more typical for the study area. Numerous other reports also support this. For example, in North Carolina, USA, nest distances ranged from 2 to 114 m, on average  $21 \pm 19.3$  m,  $N = 50$  (Sears, 1978). In Denmark the mean distance between nests recorded at one colony was 1.5 m (Lind, 1963). At Chernomorski (Ukraine, former USSR) nests generally 1–2 m apart, mean 21 m, with the minimum of 83 cm (Borodulina, 1960) which is considered as “very close” (Cramp, 1985). One Spain colony reached 1000 breeding pairs with the nest distances up to 0.25–0.30 m (Vargas et al., 1978).

Any explaining particulars in the latter case are not available but even under the assumption of bird breeding in the open those minimal nest distances correspond to the mean radius class midpoint ( $\bar{R}$  midpoint) of the Core Area ( $29.97 \pm 0.68$ ) obtained experimentally. Given that in most of the experiments performed the terns kept incubating up to 30–40 cm between the nest centres despite the complexity of their mutual relations such tightly-packed co-existence can be seen as an exception.

To sum up, the obtained results covered by this paper suggest that nest density regulation through the Core Area, which is highly likely to control the territorial defence in the Gull-billed Tern species, appears to be a permanent and reliable internal mechanism of population homeostasis, which is weakly dependant on the external conditions.

### Acknowledgement

I am grateful to Drs. V.K. Ryabitsev of Institute of Plant and Animal Ecology, Ekaterinburg, and S.P. Kharitonov of Institute Ecology and Evolution, Bird Ringing Centre, Moscow for many helpful comments on early drafts of the manuscript. I especially appreciate the improvements in English usage made by Helen Brown of the U.K.

### REFERENCES

- Barbazyuk E.V. (2000): [To Larid diversity in the eastern Orenburg region]. - [Mat. on distrib. of birds in the

- Ural Mountains, Urals Region and Western Siberia]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Press. 5-7. (In Russian).  
 Barbazyuk E.V. (2001): [Nesting of the Gull-billed Tern in the extreme east of the Orenburg region]. - [Materials on distribution of birds in the Ural Mountains, Urals Region (Priuralye) and Western Siberia]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Press. 16-17. (In Russian).  
 Barbazyuk E.V. (2003): [Larids on the Lake of Ayke (the east of the Orenburg Region)]. - [Materials on distribution of birds in the Ural Mountains, Urals Region (Priuralye) and Western Siberia]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Press. 29-31. (In Russian).  
 Barbazyuk E.V. (2005): Experimental study of territorial structure in the Gull-billed Tern. - *Berkut*. 14 (1): 111-123.  
 Borodulina T. (1960): [Biological and economic importance of Larids of the Southern reservoirs in the USSR]. - *Proc. of Severtsev Institute Animal Morphology*. Moscow: AS Press. 32: 3-130. (In Russian)  
 Conder P. J. (1949): Individual distance. - *Ibis*. 91: 649-655.  
 Cramp S. (1985): *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford: Oxford University Press. Vol. 4. Terns to Woodpeckers. 1-960.  
 Darling F.F. (1938): *Bird Flocks and the Breeding Cycle*. Cambridge: Cambridge University Press.  
 Davygora A.V. (2000): [Orenburg Region]. - *Important Bird Areas in Russia*. Vol. 1. Important Bird Areas of international significance in the European part of Russia. Moscow: The Russian Bird Conservation Union. 552-561. (In Russian).  
 Hunt G.L. Jr., Hunt M.W. (1975): Reproductive ecology of Western Gull: the importance of nest spacing. - *Auk*. 92: 270-279.  
 Kharitonov S.P. (1978): [Territorial behaviour and the regulation of density of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*)]. - *Lindude Käitumine*. 8: 84-98. (In Russian).  
 Kharitonov S.P. (1982): [Nesting density regulation in Black-headed Gull colonies]. - *Biological Sciences*. 10: 28-34. (In Russian).  
 Kharitonov S.P. (1998): Waterbird colony structure: system approach. - *Ornithologia*. Moscow. 28: 26-37.  
 Kharitonov S.P., Siegel-Causey D. (1988): Colony formation in seabirds. - *Cur. Ornithology*. 5: 223-272.  
 Kharitonov S.P., Kharitonova I. (1995): Experimental studying territory in the Pacific Black Brant (*Branta bernikla nigricans*). - *Bul. of Geese Study Group of Eastern Europe and North. Asia*. Moscow. 1:73-76.  
 Kluyver H.N., Tinbergen L. (1953): Territory and the regulation of density in titmice. - *Arch. Neerl. Zool*. 10: 265-289.  
 Lack D. (1955): *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Oxford University Press.  
 Lind H. (1963): The reproductive behaviour of the Gull-billed Tern, *Sterna nilotica* Gmelin. - *Vid. medd. Dan. naturhist. foren*. 125: 407-448.  
 McNichol M.K. (1975): Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. - *Auk*. 92: 98-104.



- Mihelson G.A., Chaun M.G., Viksne Y.A. (1957): [About some factors influencing density of occupation of man-made nest boxes by the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and the Great Tit (*Parus major*)]. - Proc. of the 2nd Baltic Confer. Tallinn. 254-264. (In Russian).
- Møller A. P. (1975): Ynglebestanden af Sandterne *Gelochelidon n. nilotica* Gm. i 1972 i Europe, Africa og Vestasien, met et tilbageblik over bestandsændringer i dette arhundrede. - Dan. Orn. For. Tidsskr. 69: 1-8.
- Panov E.N., Zykova L.Yu. (2002): [Comparative analysis of communication systems in two large taxa of the order Charadriiformes: Gulls and Terns]. - Zool. Zhurnal. 81: 91-104. (In Russian).
- Ryabinina Z., Pavleychik V.M., Sergeev A.D. (1996): [The flora and vegetation in steppe Orenburg Preserve]. - [Steppe Orenburg Preserve: Physical geography and ecological characteristics]. Ekaterinburg: Russian Academy of Science, Ural Division. 47-73. (In Russian).
- Ryabitsev V.K. (1993): [Territorial relations and dynamics of bird communities in the Subarctic Region]. Ekaterinburg. 1-296.
- Ryabitsev V.K. (2002): [Birds in the Ural Mountains, Urals Region and Western Siberia]. Ekaterinburg: Ekaterinburg University Press. (In Russian).
- Sears H.F. (1978): Nesting behaviour of the gull-billed tern. - Bird-Band. 49: 1-16.
- Sviridova T. (2000): Russia. Important Bird Areas in Europe: Priority for conservation. Vol. 1. Northern Europe. Cambridge: BirdLife International. 581-652.
- Vargas J.M., Antunez A., Blasco M. (1978): Comportamiento reproductivo y alimentario de la Pagaza piconegra (*Gelochelidon nilotica* L.) en la Laguna de Fuente Piedra de Malaga. - Ardeola. 24: 227-231.
- Vermeer K. (1973): Comparison of egg-laying chronology of Herring and Ring-billed gulls at Kawinaw Lake, Manitoba. - Can. Field-Natur. 87: 306-308.
- Zubakin V.A. (1988): [Gull-billed Tern]. - [Birds of the USSR: Gulls (*Laridae*)]. Moscow: Nauka. 287-299. (In Russian).

Замітки	Беркут	16	Вип. 1	2007	130
---------	--------	----	--------	------	-----

## НАБЛЮДЕНИЕ ОСЕННЕГО СКОПЛЕНИЯ ЧЕРНЫХ АИСТОВ НА СУМЩИНЕ

**Observation of an autumn accumulation of Black Storks in Sumy region.** - N.P. Knysh, N.M. Tverdokhlebl. - *Berkut*. 16 (1). 2007. - 30 birds were found on a meadow on 15.09.2007. This flock has appeared here on 1.09 and did not change its location. [Russian].

Как известно, черные аисты (*Ciconia nigra*) иногда объединяются в большие осенние стаи, которые в Украине отмечались в Прикарпатье и Карпатах, а также южнее – в Черновицкой области и Молдавии (Смогоржевський, 1979; Горбань, 1992). В том числе в сентябре 1983 г. на рыбных прудах в Ивано-Франковской области наблюдалось самое большое их скопление – до 200 особей (Горбань, 1992). По различным данным, на северо-востоке Украины мигрирующие черные аисты как правило встречаются поодиночке, иногда небольшими группами до 5 особей (1 наблюдение). Впервые скопление черных аистов численностью до 30 особей нам удалось наблюдать 15.09.2007 г. в луговой пойме в

месте слияния рек Павловка и Крыга (бассейн р. Сейм) – между селами Мороча и Марьяновка Белопольского р-на Сумской обл. Птицы вразброд кормились и отдыхали на лугу. По свидетельству местных охотников, эта стая была впервые замечена здесь 1.09 и все последующие дни не меняла дислокации. Сроки отлета стаи нами не прослежены. Несомненно, появление у нас на Сумщине такого относительно большого осеннего скопления черных аистов связано с ростом общей численности восточноевропейской популяции вида.

### ЛИТЕРАТУРА

- Горбань И.М. (1992): Изученность и попытки оценок численности черного аиста на Украине. - Аисты: Распространение, экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 186-194.
- Смогоржевський Л.О. (1979): Птахи. - Фауна України. К.: Наук. думка. 5 (1): 1-188.

**Н.П. Кныш, Н.М. Твердохлеб**

*Н.П. Кныш*  
Сумской педуниверситет, каф. зоологии,  
ул. Роменская, 87, г. Сумы, 40002  
Украина (Ukraine).

## ХАРАКТЕРИСТИКА МИГРАЦИЙ СОКОЛООБРАЗНЫХ, ГОЛУБЕОБРАЗНЫХ, СОВООБРАЗНЫХ И РАКШЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ДАННЫХ КОЛЬЦЕВАНИЯ И ВИЗУАЛЬНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

Е.В. Завьялов, В.Г. Табачишин, Г.В. Шляхтин, Н.Н. Якушев

**Characteristics of migrations of Falconiformes, Columbiformes, Strigiformes and Coraciiformes in Saratov region according to analysis of ringing data and visual observations. - E.V. Zavalov, V.G. Tabachishin, G.V. Shlyakhtin, N.N. Yakushev. - Berkut. 16 (1). 2007.** - This study was made on the basis of field observations from April 1992 to March 2004; relevant materials provided by the Research-Information Center of Birds Ringing of the Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences (the city of Moscow) (from 1932 till now) were also used. The wintering places of Black Kite, Pallid Harrier and Common Kestrel from the Saratov region (Russia) are located in the Mediterranean countries and in Northern and Western Africa. Several cases of irregular wintering in the region were registered for Wood Pigeon and Short-eared Owl. They caused by a combination of mild winters and a rich food supply. In most cases, spring migration starts in March and ends in late April, the first individuals of Bee-eater arrive in early May. In autumn, trophic migrations of Bee-eater begins in mid August. Passage of most species ends to early October. Separate individuals can be registered till November. Spring migration goes during a short time with a high intensity while in the autumn migrants can stay for a long time. [Russian].

**Key words:** Saratov region, migration, ringing, recovery, wintering.

**Address:** E.V. Zavalov, Saratov university, Astrakhanskaya str. 83, 410012 Saratov, Russia.

Анализ миграций соколообразных, голубеобразных, совообразных и ракшеобразных птиц Саратовской области основан на данных полевых наблюдений, проведенных в пределах региона с апреля 1992 г. по март 2004 г., а также материалах Научно-информационного центра кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва) за период с 1932 г. до настоящего времени. Данные о возвратах, полученных от птиц, окольцованных или помеченных иными способами в пределах изучаемого региона, а также добытых охотниками или найденных при других обстоятельствах в Саратовской области с кольцами, помещены в начале соответствующих видовых очерков. При этом, материал представлен в хронологическом порядке (в соответствии с возрастом даты кольцевания), а информация по каждой особи включает серию и номер кольца, дату кольцевания, пол или воз-

раст (M, F, Juv или S), место кольцевания, дату и место находки, детали находки (shot – застрелена, caught & released – поймана и отпущена, controlled – поймана, кольцо прочитано, отпущена с кольцом, details unknown – обстоятельства неизвестны, found injured – найдена раненой, found dead – найдена мертвой, found alive died soon – найдена умирающей, sight record colour mark – прочитана цветная метка).

Массивы первичных данных по возвратам обработаны авторами с использованием программы автоматизированной классификации, любезно предоставленной сотрудником Научно-информационного центра кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва) С.П. Харитоновым. При этом были рассчитаны дистанция, азимут и интервал времени между мечением и находкой (в днях) для 20 возвратов, полученных от 8 видов. Наибольшее число возвра-



тов есть по обыкновенной пустельге и зимнему голубю.

**Скопа (*Pandion haliaetus*).** Весной птицы появляются на гнездовых участках в первой половине апреля. Малозаметный пролет происходит как вдоль рек Волги, Хопра и Медведицы, так и по всему Правобережью. Встречи скопы в Заволжье приурочены не только к долине р. Еруслан, но и другим водоемам. Например, одиночную птицу мы наблюдали 3.05.2004 г. в ур. Харламов сад в пойме р. Б. Узень в окрестностях с. Монахов Александрово-Гайского района. Осенний пролет слабо выражен. Известны единичные случаи регистрации транзитных мигрантов в регионе. Они приносятся, главным образом, на первую половину и середину сентября. Например, одиночная пролетная птица отмечена 10.09.2002 г. в долине р. Еруслан в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского района. Последние птицы покидают регион в третьей декаде октября.

Пролет скопы через изучаемый регион как весной, так и осенью протекает широким фронтом в меридиональном направлении. Выявить сколько-нибудь заметные пролетные пути, приуроченные, например, к долинам больших и малых рек, на основе имеющихся данных визуальных наблюдений, не удастся. Встречи хищников известны из ландшафтных районов Саратовской области, характеризующихся различиями экологических условий, в частности, степенью облесненности, теплообеспеченности, аридности и т. д. Большинство достоверных регистраций скопы как в Правобережье, так и в Заволжье относится к птицам первого года жизни. Помимо периода пролета весной (апрель – май) и осенью (август – ноябрь), хищники отмечаются на севере Нижнего Поволжья и в летний период. Учитывая крайнюю редкость размножения этих птиц в области, можно предположить, что летние встречи скопы относятся в большинстве случаев к холостым и неполовозрелым особям.

На сегодняшний день мы не располага-

ем какими-либо данными о встречах в регионе окольцованных птиц, что значительно затрудняет анализ происхождения мигрантов, пролетающих через север Нижнего Поволжья, а также не позволяет с высокой степенью достоверности судить о местах зимовки этих птиц. В этой ситуации мы можем интерпретировать лишь единичные возвраты, полученные от молодых и взрослых скоп на территории сопредельных районов Волгоградской и Тамбовской областей. Ввиду малочисленности гнездящихся в пределах Европейской части России скоп, на сегодняшний день мы располагаем лишь данными по птицам, окольцованным в Финляндии. Материалы кольцевания родившихся в Скандинавии и Финляндии скоп анализируются не впервые (Галушин, Нанкинов, 1982), однако в данном случае нам представляется целесообразным их использование в региональном аспекте.

Итак, известен прямой возврат от молодой птицы, окольцованной в 1960-х гг. в Скандинавии и отмеченной позднее во время осеннего пролета в Тамбовской области, а также непрямого возврата от скопы, помеченной в Финляндии и найденной осенью в долине р. Волга в Камышинском районе Волгоградской области. Эти и другие (Галушин, Нанкинов, 1982) данные свидетельствуют о веерообразном разлете хищников из районов размножения и приуроченности мест зимнего пребывания большей части птиц, пролетающих через континентальную Европу, к Западной Африке, Турции и Ближнему Востоку. Конечно же, представленная выше картина, основанная на данных с сопредельных территорий, может отличаться от реального хода перемещений скоп на севере Нижнего Поволжья. Между тем, многочисленные визуальные наблюдения, проведенные в различных точках Саратовской области на протяжении 15-ти летнего периода, не противоречат вышесказанной выше точке зрения.

**Черный коршун (*Milvus migrans*).** Данные кольцевания (n = 1): № Moskwa C-42592. 2.07.1951 г. С. Воронежская обл., Терновский р-



н, Савальский лесхоз. 23.05.1952 г. Саратовская обл., Аркадакский р-н, с. Кистендей. Shot. 164 км, 62 град., 326 дней.

Прилетает коршун рано – в начале апреля, причем пролет наиболее заметен с конца первой декады месяца. Мигрирующие транзитом хищники, например, наблюдались 11.04.2001 г. в долине р. Сакма Краснопартизанского района, 4.04.2002 г. и 11.04.2003 г. у с. Звонаревка и на р. М. Караман в Марковском районе, соответственно, 5.04.2004 г. над Лысой горой в областном центре, 9.04.2004 г. в окрестностях пос. Шиханы-1 Вольского района. Летят коршуны большими стаями (по несколько десятков особей). Иногда такие перемещения происходят в составе смешанных стай с обыкновенными канюками (*Buteo buteo*). Интенсивный пролет продолжается до конца апреля, но в это время встречаются, как правило, одиночные птицы или группы до 5 особей. Известен пример (23.04.2003 г.), когда в окрестностях с. Николаевка Ивантеевского района транзитные черные коршуны перемещались в северном направлении в составе смешанной стаи с зимняками (*B. lagopus*). Заканчивается пролет в мае.

Осенние кочевки начинаются в конце августа – начале сентября, хотя кочевые группы коршунов начинают формироваться уже в конце июля, т. е. сразу после вылета птенцов из гнезда. Такие скопления мы наблюдали, например, в Дьяковском лесу: 24.07.1990 г. – 15 птиц, 27.07.1990 г. – 22 и т. д. Активный пролет под г. Саратовом отмечается в конце августа – первой половине сентября. Например, 29.08.1998 г. на северо-восточной оконечности о. Зеленый в верхней зоне Волгоградского водохранилища на ночевку собралось около 280 коршунов. В третьей декаде сентября пролет почти не заметен; в это время летят одиночные птицы, часто на большой высоте. Последние особи покидают пределы области в 20-х числах октября.

Участвующие в размножении птицы, как правило, отдают предпочтение одним

и тем же гнездовым районам или встречаются на незначительном удалении от мест прошлого обитания. В качестве примера, косвенно подтверждающего это предположение, можно привести результаты кольцевания, когда помеченный 2.07.1951 г. в пределах Савальского лесхоза в Терновском районе Воронежской области коршун был добыт в следующем году (23.05.1952 г.) у с. Кистендей Балашовского района Саратовской области, т. е. в 164 км от места мечения. Между тем, значительная часть популяции нижеволжских коршунов не участвует в размножении и в пределах теплого времени года сосредотачивается в составе различных по численности групп, включающих холостых и неполовозрелых особей. Места летней концентрации таких групп приурочены, главным образом, к заволжской части области и удалены от районов рождения или прошлого гнездования иногда на значительные расстояния. Таким образом, наряду с относительно хорошо выраженным гнездовым консерватизмом, для вида свойственна широкая натальная дисперсия.

**Степной лунь (*Circus macrourus*).** Данные кольцевания (n = 1): № Paris Museum EA-7278. 9.04.1956 г. F. Tunisia, El Naouaria. 20.06.1959 г. Саратовская обл., Марковский р-н, с. Семеновка. Shot. 3248 км, 61 град., 1167 дней.

На места гнездования прилетает в начале апреля, причем самцы и самки летят одновременно. Например, первые птицы в черте г. Саратов были отмечены И.Б. Волчанецким (1925) 5.04.1924 г., а в окрестностях пос. Александров Гай П.Н. Козловским (1949) – 18.04.1940 г. В заволжских районах прилет более ранний: в Приерусланской степи первые птицы появляются на репродуктивных участках во второй декаде марта (Волчанецкий, Яльцев, 1934). В пределах Александрово-Гайского района вблизи х. Сысоев в 2002 г. луни стали заметными в 20-х числах этого месяца, когда болотные луни (*C. aeruginosus*) еще здесь отсутствовали. Для сравнения укажем, что в окрестностях с. Радищево Новобурасского райо-





на пролет хищников в весенний период 2002 г. был хорошо выражен в пределах второй пентады апреля (Банадык и др., 2002).

Отлет начинается в начале сентября; пролет протекает с сентября по октябрь. Отдельные птицы отмечены в конце октября – во второй декаде ноября. Так, в долине р. Еруслан в Краснокутском районе луни иногда встречались до 15.11 (Волчанецкий, Яльцев, 1934), а у с. Семеновка Федоровского района птица отмечена 31.10.1992 г. Мигрирующие особи летят поодиночке, придерживаясь пойм малых степных рек и оврагов, зарастающих бурьяном и прибрежно-водной растительностью. Местом зимовки пролетающих и гнездящихся в пределах Саратовской области луней, вероятно, является Западная Африка. На это указывают не только данные литературы (Михельсон, 1982), но и не прямой возврат от птицы, окольцованной на пролете в Тунисе и отмеченной через несколько лет в гнездовой период в долине р. Волга в саратовском Заволжье.

**Курганник (*Buteo rufinus*).** Данные кольцевания ( $n = 2$ ): № Moskwa C-102680. 12.06.1970 г. Juv. Казахстан, Уральская обл., с. Джаныбек. 21.10.1970 г. Саратовская обл., Новоузенский р-н, с. Петропавловка. Found dead. 144 км, 48 град., 131 день; № Moskwa B-101099. 9.06.1977 г. Juv. Там же. 4.06.1979 г. Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, с. Вишневка. Found dead. 159 км, 55 град., 725 дней.

Весной первые птицы появляются на территории области в середине марта. Интенсивный прилет наблюдается во второй половине этого месяца. В середине лета число курганников в южном Заволжье заметно увеличивается. Так, с конца первой декады августа постепенно нарастает численность их в Новоузенском районе. Например, 25.08.1998 г. на маршруте протяженностью 97 км отмечено 7 птиц (Zavyalov et al., 2001). Этот процесс продолжается в течение августа, а в середине сентября курганник является самым обычным хищником на юге саратовского Заволжья. В это время на маршрутах встречаемость птиц

варьирует от 0,5 до 7,9 ос./100 км (в среднем  $2,6 \pm 0,76$  ос./100 км).

Происходит это, очевидно, не столько из-за вылета молодых птиц из гнезд, сколько в связи с подкочевкой в пределы изучаемого региона хищников из полупустынных южных областей, где трофические условия вследствие межгодовой динамики обилия грызунов становятся крайне неблагоприятными. На это косвенно указывает и случай находки 4.06 погибшего курганника в саратовском Левобережье, помеченного двумя годами ранее 9.06 у пос. Джаныбек Уральской области Казахстана. И если этот пример можно трактовать также как натальную дисперсию хищников, то прямой возврат, полученный в Саратовской области 21.10 от курганника через четыре месяца после его мечения в июне в том же районе Казахстана, практически не оставляет сомнений в объективности выдвинутой гипотезы. В конце сентября основная часть курганников покидает рассматриваемую территорию. Однако единичные птицы на юге саратовского Заволжья наблюдаются до середины октября.

**Обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*).** Данные кольцевания ( $n = 4$ ): № Paris Museum FB-2085. 8.04.1962 г. F. Tunisia, Bon, el Ksob, el Haouaria. 09.1962 г. Саратовская обл., Хвалынский р-н, с. Старая Яблонка. Shot. 3326 км, 60 град., 146 дней; № Paris Museum GT-9049. 10.04.1963 г. Juv. Там же. 10.04.1966 г. Саратовская обл., Ивanteevский р-н, с/з “Тракторист”. Shot. 3391 км, 61 град., 1096 дней; № Paris Museum EA-93777. 8.04.1967 г. F. Там же. 3.06.1968 г. Саратовская обл., Базарно-Карабулакский р-н, с. Алексеевка. Caught & released. 3204 км, 59 град., 422 дня; № Paris Museum EA-269069. 18.04.1968 г. F. Там же. 10.07.1968 г. Саратовская обл., Балашовский р-н, с. 2-я Гуровка. Shot. 2973 км, 58 град., 83 дня.

Прилетает в Правобережье, как правило, в первой половине апреля. Одна из наиболее ранних дат регистрации здесь вида (5.04.2001 г.) приурочена к окрестностям пос. Аряш Новобураского района (Банадык и др., 2001). Однако в южном Заволжье (Приерусланская степь) появляется на



репродуктивных участках уже во второй декаде марта (Волчанецкий, Яльцев, 1934). Одна из ранних весенних встреч вида датирована 30.03.1930 г., когда Н.П. Яльцевым была добыта самка сокола у х. Кожушково Иловатского кантона АССР Немцев Поволжья. Появление первых птиц в окрестностях с. Кривояр Ровенского района весной 2000 г. зарегистрировано уже 26.03, а вблизи с. Камышки Александрово-Гайского района и с. Крепость Узень Новоузенского района в 2002 г. – 23.03. В более северных районах Заволжья первые птицы наблюдаются на 4–7 дней позже. Так, 3–5.04.2002 г. первые сокола отмечены вблизи с. Александровка Марксовского района, в окрестностях с. Наумовка Балаковского района и у с. Сулак Краснопартизанского района. В относительно позднюю весну 2003 г. приблизительно на тех же участках (с. Б. Кушум Балаковского района) первые пустельги появились 11.04.

Таким образом, встречи передовых соколов на всей изучаемой территории возможны уже в марте: в первой половине этого месяца – в южных районах, позднее – на всей остальной территории. Сроки прилета, по-видимому, остаются стабильными на протяжении длительного времени. Они соответствуют таковым не только в минувшем столетии, но и в более отдаленные периоды. В качестве косвенного указания на справедливость высказанного предположения можно привести сведения английского исследователя Я. Стрейса, который в марте 1669 г. побывал на р. Волга и несколько севернее изучаемого региона наблюдал пролет соколов и черных коршунов (Стрейс, 1935, цит. по: Рахилин, 1997).

Отлет хищников, родившихся в данном репродуктивном сезоне, из районов размножения начинается уже в августе. Это в основном не транзитные, а трофические перелеты, ориентированные как в юго-западном и южном, так и в немиграционных направлениях. Так, в период с 9 по 12.09.2002 г. в пойме р. Еруслан в окрестностях с. Розовка Краснокутского района зарегистри-

ровано 26 транзитных мигрантов, из которых на долю птиц первого года жизни пришлось около 92 %. Между тем, визуальные наблюдения показывают, что молодые особи могут оставаться вблизи места рождения до второй декады сентября. Наиболее интенсивный пролет соколов этой возрастной группы приходится в Саратовской области на последнюю пентаду сентября. В отношении обыкновенной пустельги наиболее отчетливо проявляются различия в сроках отлета и пролета птиц различных возрастных групп: взрослые сокола включаются в миграцию на две-три недели позже молодых, т. е. в первой декаде октября. Между тем отдельные птицы регистрируются и позднее, вплоть до второй декады этого месяца. Наиболее поздняя осенняя встреча (15.10.1999 г.) известна из окрестностей пос. Интернациональное Краснокутского района.

Аналогичная тенденция прослеживается и на основе анализа коллекционных сборов в весенний период. Наиболее ранними мигрантами в это время года на севере Нижнего Поволжья также являются особи третьего и последующих годов жизни. Местом зимовки как молодых, так и взрослых птиц из нижеволжских популяций служит, очевидно, территория стран северного и восточного Средиземноморья, а также Северная Африка. Подтверждением тому являются, например, находки на севере Нижнего Поволжья пустельг, окольцованных в период весеннего пролета в Тунисе на первом, четвертом и пятом годах жизни (Пернер, 1982). Окольцованные в Африке сокола добывались в различных точках области на протяжении всего репродуктивного периода (10.04 – в Ивантеевском, 3.06 – в Базарно-Карабулакском, 10.07 – в Балашовском, в сентябре – в Хвалынском районах), что однозначно указывает на гнездовой характер встреч этих птиц в регионе.

**Вяхирь (*Columba palumbus*).** Данные кольцевания ( $n = 1$ ): № Moskwa D-565779. 21.06.1971 г. М. Саратовская обл., Аткарский р-н, с. Затон. 29.10.1977 г. Саратовская обл., Лы-



согорский р-н, с. Воробьевка. Shot. 23 км, 196 град., 2322 дня.

Первые птицы в местах гнездования в правобережных районах становятся заметными в последних числах марта – первой декаде апреля. Погодные условия сезона не оказывают сколько-нибудь значимого влияния на сроки появления передовых голубей. В черте г. Саратов первые птицы были отмечены 31.03.1923 г. (Волчанецкий, 1925), а в окрестностях ст. Тарханы Саратовского района в 25 км от областного центра – 3.04.2003 г. В саратовском Заволжье передовые группы мигрантов и отдельные особи в местах размножения появляются уже во второй декаде марта. Так, весной 1999 г. на территории центрального Левобережья (Ершовский район) вяхири были зарегистрированы уже 12.03, в волжской долине в Ровенском районе в 2000 г. – 26.03, в пойме р. Чертанлы в Дергачевском районе в 2001 г. – 24.03, в окрестностях х. Сысоев в Александрово-Гайском районе в 2002 г. – 23.03. Наиболее массовый весенний пролет на большей части изучаемой территории приходится на первую декаду апреля (Завьялов и др., 2002).

До середины апреля в области регистрируются как отдельные пары голубей в местах предполагаемого размножения, так и небольшие по численности группы, состоящие обычно из 3–5 особей. Встречи стай с большей численностью голубей во второй декаде апреля является скорее исключением, нежели правилом. Например, 11.04.2003 г. стаи из 6–15 птиц наблюдались у с. Бобровка Марковского района, а также вблизи с. Большой Кушум Балаковского района. В ночное время прилетевшие и транзитные голуби концентрируются в хорошо защищенных местообитаниях. Нам приходилось встречать такие ночевки в поймах малых рек в густых зарослях лоха и терновника, в нижней части кроны средневозрастных посадок сосны и других подобных местах. В дневное время птицы наиболее часто регистрируются на проталинах среди агроценозов или непосред-

ственно вблизи мест ночного пребывания. В более поздний период миграция прекращается и большинство птиц приступает к гнездованию (Якушев и др., 2004).

Молодые летные птицы второго цикла размножения начинают регистрироваться с конца июля – начала августа в составе стай совместно с взрослыми. Размер таких послегнездовых скоплений иногда достигает 50 и более особей. В составе стай голуби держатся в пределах репродуктивных районов до начала сентября, когда начинается отлет. Массовый пролет вяхири отмечается в пределах области в середине сентября, к концу этого месяца большинство птиц покидает данную территорию. Одними из относительно поздних дат регистрации птиц в регионе следует, вероятно, считать 5.10.2002 г., 19.10.2002 г., 23.10.2002 г. и 24.10.2003 г., когда 11, 8, 4 и 1 голубь наблюдались вблизи пруда у пос. Свободный Дергачевского района, в окрестностях х. Ветелки Александрово-Гайского района, в пределах СПХ “Наумовский” Балаковского района, а также у с. Большая Сакма Краснопартизанского района соответственно (Якушев и др., 2004). В период пролета в регионе возможны встречи стай, в составе которых насчитывается до 150 и более птиц. В последние годы были обнаружены стабильные зимовки небольшого числа голубей в пределах Саратовской области (Завьялов и др., 2004).

В отношении интенсивности натальной и гнездовой дисперсий вяхири в изучаемом регионе данные практически отсутствуют. Единственный непрямой возврат, полученный от окольцованной 21.06 в Аткарском районе птицы и добытой через шесть лет 29.10 в Лысогорском районе саратовского Правобережья, свидетельствует в большей степени о гнездовом консерватизме голубей: дистанция между пунктом мечения и местом находки составила лишь 23 км. Между тем, вяхирь был отмечен в период осеннего пролета и мог к моменту добычи охотником преодолеть значительное расстояние. Это замечание не допускает одно-



значности в интерпретации возврата, однако едва ли ставит под сомнение существование хорошо выраженного гнездового консерватизма, присущего этим птицам.

**Сизый голубь (*C. livia*).** Данные кольцевания ( $n = 9$ ): № Moskwa E-532203. 2.09.1960 г. S. Саратовская обл., пос. Горный. 16.09.1962 г. г. Саратов. Shot. 193 км, 267 град., 744 дня; № Moskwa E-537830. 10.1960 г. S. Саратовская обл., Воскресенский р-н, с. Елшанка. 7.07.1961 г. Там же. Details unknown. 0 км, 0 град., 279 дней; № Moskwa E-537826. 1.10–24.12.1960 г. S. Там же. 25.12.1960 г. г. Саратов. Found dead. 49 км, 246 град., 85 дней; № Moskwa E-535899. 10.05.1961 г. S. Саратовская обл., пос. Горный. 12.07.1961 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 63 дня; № Moskwa E-535894. 10.05.1961 г. S. Там же. 15.07.1961 г. Там же. Caught & released. 0 км, 0 град., 66 дней; № Moskwa E-535890. 10.05.1961 г. S. Там же. 16.12.1962 г. Там же. Caught & released. 0 км, 0 град., 585 дней; № Moskwa E-535891. 5.06.1961 г. S. Там же. 17.10.1962 г. Там же. Caught & released. 0 км, 0 град., 499 дней; № Moskwa E-535862. 5.06.1961 г. S. Там же. 17.02.1963 г. Там же. Found dead. 0 км, 0 град., 622 дня; № Moskwa E-535859. 5.06.1961 г. S. Там же. 19.11.1962 г. Саратовская обл., Пугачевский р-н, с. Березово. Caught & released. 19 км, 343 град., 532 дня.

Степень гнездового консерватизма голубей может быть оценена на основе данных кольцевания, полученных в ходе организованного по инициативе Центральной орнитологической станции (Окский заповедник) мечения птиц в 1960–1961 гг. в двух точках Саратовской области – в пос. Елшанка Воскресенского района и пос. Горный Краснопартизанского района. В ходе этих работ было получено девять возвратов. Обращает на себя внимание доминирование (шесть из девяти) в повторных отловах голубей, которые на протяжении относительно длительного периода (от 63 до 622 дней) оставались в местах мечения. Эти данные, очевидно, объективно отражают реальное соотношение “подвижных” и оседлых особей в городских и поселковых популяциях этих птиц в изучаемом регионе.

Максимальная протяженность известного перелета голубя при переходе из од-

ной популяции в другую составила в Саратовской области 193 км, когда помеченная в пос. Горный 2.09 птица через два года была добыта в г. Саратов. Обращает на себя внимание сезонный характер перемещений некоторых голубей. Так, окольцованная, предположительно, в октябре в пос. Елшанка птица, была найдена в пределах областного центра 25.12 в 49 км от места мечения. Кроме того, возврат от голубя, окольцованного 5.06 в пос. Горный также датирован осенне-зимним периодом (19.11) и приурочен к пос. Березово Пугачевского района на удалении 19 км. Причины перехода голубей из одной популяции в другую до конца не выяснены. Можно лишь предположить, что они обусловлены, главным образом, сезонными изменениями богатства трофической базы и общностью мест кормежки, откуда птицы могут увлекаться в направлении, отличного от такового к месту локализации родной популяции.

Наблюдения за популяцией голубей, обитающей в пределах пос. Горный, показали, что немаловажное значение в процессе дисперсии птиц в пространстве имеет богатство трофической базы изучаемой территории в постгнездовой период. Например, осенью 2003 г., когда обильные снегопады отмечались уже 23.10, основная масса птиц поселка была вынуждена перемещаться для кормежки на расстояния от 8 до 22 км от места ночевки. Голуби кормились на полях подсолнечника, где доступность пищи способствовала высокой концентрации птиц на локальных участках. В отдельных угодьях (вблизи с. Б. Сакма) собиралось до нескольких тысяч особей из различных прилегающих поселков и районного центра. Две недели спустя часть голубей уже не совершала перелетов от места ночевки к кормовым участкам, а оставалась ночевать непосредственно вблизи полей. Птицы использовали для обитания мостовые перелеты, узлы насосных станций, отдельные полуразрушенные постройки, т. е. укрытия, которые в другие сезоны обычно ими не посещаются. Пред-



полагается, что именно в этот позднеосенний период популяционная структура изучаемых поселений является наиболее динамичной. Иными словами, во время формирования временных группировок на основе общности использования кормового ресурса имеет место межпопуляционный обмен особями, что определяет высокий уровень полиморфизма городских поселений голубей.

**Болотная сова (*Asio flammeus*).** Данные кольцевания ( $n = 1$ ): № Helgoland 345083. 2.07.1975 г. Juv. Germany, Niedersachsen, Breites Wasser Teufelsmoor, Kr. Osterholz, Bez. Stade. 7.09.1968 г. Саратовская обл., Энгельский р-н, с. Усть-Караман. Shot. 2548 км, 94 град., 1163 дня.

Первые птицы появляются в местах гнездования в первых числах апреля, пролет продолжается до середины этого месяца. Осенний отлет начинается в середине сентября, пик пролета птиц из более северных регионов приходится на середину октября. В некоторые малоснежные и богатые в трофическом отношении годы часть популяции остается зимовать в пределах изучаемого региона. Соотношение перелетных и оседлых особей в нижеволжской популяции этих птиц значительно варьирует по годам. В качестве примера можно привести зимний сезон 2002/2003 гг., когда в долинах правобережных волжских притоков (Чардыма, Курдюма, Елшанки и др.) – местах традиционных зимних учетов – совы регистрировались еженедельно в количествах от 0,09 до 0,4 ос./км маршрута. В другие сезоны за последние пять лет встречи этих птиц здесь характеризовались как единичные. Известны также примеры зимнего пребывания вида на сопредельной территории Радищевского района Ульяновской области, где болотные совы отмечались на заросшей ивами старице р. Терешка (Москвичев, 2003).

В период инвазионных перелетов в перемещениях птиц в Саратовской области преобладает западное и юго-западное направления. В этой ситуации возможно предположить, что местами зимовки сов в су-

ровые в плане погодных условий годы могут быть страны Западной и Южной Европы, южные районы России. Происхождение обитающих на севере Нижнего Поволжья сов и степень их гнездового консерватизма к настоящему времени не выяснены. На существование натальной или гнездовой дисперсии этих птиц указывает лишь возврат, полученный от особи, которая была помечена в птенцовом возрасте 2.07 в Германии, а затем спустя три года добыта 7.09 в Энгельском районе. Между тем, возврат не дает ответа на вопрос, в каком возрасте птица совершила столь продолжительный по дальности перелет (2532 км) и участвовала ли она в размножении в пределах изучаемого региона. Наиболее объективным, на наш взгляд, объяснением этого возврата может быть ситуация, когда германская птица была увлечена на восток одним из зимних непериодичных мигрантов при условии формирования пары уже на зимовке.

**Золотистая шурка (*Merops apiaster*).** Данные кольцевания ( $n = 1$ ): № Moskwa 508336. 28.07.1977 г. Juv. Рязанская обл., Пителинский р-н, р. Ока. 23.05.1978 г. Саратовская обл., Балаковский р-н, с. Калиниха. Shot. 474 км, 123 град., 299 дней.

Появляется на местах гнездования, как правило, в начале мая. Наиболее ранняя дата прилета (27.04.1950 г.) известна для территории Валуйской опытно-мелиоративной станции в Старополтавском районе Волгоградской области (Юдин, 1952). Известно также, что в Савальском лесничестве в Терновском районе Воронежской области (в середине XX ст. в пределах Балашовской области) наиболее ранняя дата прилета пришлась в 1953 г. на 10.05 (Кадочников, 1957). В окрестностях х. Ветелки Александрово-Гайского района первые птицы в 2003 г. появились 1.05. В долине р. Терешка на участке от ст. Сенная Вольского района до с. Кошели Воскресенского района первые шурки появились весной 2004 г. 12.05. Это наблюдение согласуется с общим выводом о том, что в правобережных северных районах передовые шурки отмечаются, как правило, в начале второй





декады мая. Между тем, это, очевидно, пролетные птицы или особи местных популяций, не имеющие в первые недели после прилета связи с гнездовыми участками. Аналогичная ситуация отмечается и в долине малых правобережных волжских притоков (Чардыма, Курдюма и др.). Здесь можно указать на наличие в середине мая слабо выраженного пролета, тогда как на гнездовых участках в пределах колоний, известных с прошлых лет, птицы еще не наблюдаются (Банадык и др., 2002). Однако, уже 15.05.2003 г. береговые обрывы р. Терешка в окрестностях с. Синодское Воскресенского района уже активно заселялись птицами, где все шурки в составе колонии раскапывали грунт, формируя гнездовые норы.

После вылета из гнезда молодые птицы кочуют, образуя сравнительно крупные стаи (до нескольких сотен особей). Кочевки продолжаются до конца августа и переходят в отлет, хорошо заметный до середины сентября (Козловский, 1949). Отдельные птицы могут быть встречены в пределах области и в первой декаде октября. Существующий единственный возврат, полученный от окольцованной на р. Ока 28.07 молодой птицы, не дает положительного ответа на вопрос о сколько-нибудь выраженном гнездовом консерватизме этих птиц. Щурка спустя 299 дней после мечения была добыта в Балаковском районе 23.05, т. е. в период, соответствующий размножению этих птиц. В то же время, столь скудные данные кольцевания не позволяют судить о существовании натальной и гнездовой дисперсии и степени ее выраженности в отношении данного вида в изучаемом регионе.

\* \* \*

В связи с малым количеством возвратов для большинства видов выводы о путях пролета вне региона, местах зимовок, а также натальной и гнездовой дисперсии являются предположительными. Так, в результате проведенных исследований определены места зимовки популяций черного коршуна, степного луня и обыкновенной

пустельги из Саратовской области, которые приурочены к странам Средиземноморья, а также Северной и Западной Африки. Для двух видов (вяхирь и болотная сова) выявлены случаи нерегулярной зимовки на территории области, обусловленные сочетанием мягких зим и богатой трофической базы, а сизый голубь является оседлым видом.

О высоком гнездовом консерватизме среди изученных видов можно говорить только в отношении вяхиря и сизого голубя. В популяции последнего доля оседлых особей значительно превышает долю подвижных, но в постгнездовой период при условии недостатка корма у большинства птиц наблюдаются значительные трофические перелеты, что может приводить к межпопуляционному обмену особями.

Для большинства изученных видов весенняя миграция начинается в марте и заканчивается в последней декаде апреля. Первые особи золотистой щурки появляются на местах гнездования в начале мая, что связано со специфичностью кормовой базы вида. В середине августа начинаются трофические кочевки, которые переходят в осенний пролет, продолжающийся до середины сентября (у золотистой щурки) или начала октября (для большинства видов), а в октябре – ноябре возможна лишь регистрация отдельных особей. Весенний пролет проходит в сжатые сроки и протекает с высокой интенсивностью, в то время как осенью мигранты могут подолгу задерживаться в пределах одной местности, что связано с благоприятными погодными условиями и, в конечном счете, с доступностью кормовых ресурсов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Банадык О.В., Бондаренко Г.В., Завьялов Е.В. и др. (2002): Динамика количественных показателей орнитофауны и фенология пролета птиц в долине правобережных волжских притоков в Саратовской области (предгнездовой аспект). - Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов. 5: 65-78.
- Волчанецкий И.Б. (1925): Очерки природы окрестностей Саратова. - Тр. Нижне-Волжского обл.



- науч. об-ва краеведения. Географ. отд. (Вып. 1). Саратов. 34 (3): 57-71.
- Волчанецкий И.Б., Яльцев Н.П. (1934): К орнитофауне Приерусланской степи АССРНП. - Уч. зап. Саратов. гос. ун-та. Саратов. 11 (1): 63-93.
- Галушин В.М., Нанкинов Д.Н. (1982): Скопа – *Pandion haliaetus* (L.). - Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные – журавлеобразные. М. 7-21.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Якушев Н.Н. (2002): Голубеобразные, козодособразные, стрижеобразные, ракшеобразные и удоподобные птицы Саратовской области. - Беркут. 11 (1): 61-78.
- Завьялов Е.В., Якушев Н.Н., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю. (2004): Зимнее пребывание вяхиря *Columba palumbus* в Саратовской области. - Рус. орн. журн. Экспресс-вып. 251: 85-86.
- Кадочников Н.П. (1957): Птицы Савальского лесничества Балашовской области. - Тр. Всесоюз. ин-та защиты растений. 8: 173-219.
- Козловский П.Н. (1949): К орнитофауне Саратовской области. - Уч. зап. Саратов. гос. пед. ин-та. Факт естествозн. Саратов. 13: 55-126.
- Михельсон Х.А. (1982): Степной лунь – *Circus macrourus* (Gm.). - Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные – журавлеобразные. М. 110-114.
- Москвичев А.Н. (2003): Обзор современной зимней фауны неворобьиных птиц Ульяновской области (по состоянию на середину 2002 г.). - Бутурлинский сборник. Маг-лы I Всерос. научно-практ. конфер., посвящ. памяти С.А. Бутурлина. Ульяновск. 180-195.
- Пернер Х. (1982): Пустельга – *Falco tinnunculus* (L.). - Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные – журавлеобразные. М. 131-158.
- Рахилин В.К. (1997): Орнитогеография России. М. 1-254.
- Юдин К.А. (1952): Характеристика фауны птиц района Валуйской опытно-мелиоративной станции (Сталинградская область). - Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 11: 235-264.
- Якушев Н.Н., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю. (2004): О биологии вяхиря *Columba palumbus* в условиях Саратовской области. - Рус. орн. журн. Экспресс-вып. 257: 313-318.
- Zavyalov E.V., Tabachishin V.G., Khrustov I.A., Yakushev N.N. (2001): Contemporary distribution and specific features of Long-legged Buzzard ecology in the north of the Low Volga region. - Berkut. 10 (2): 210-212.

Е.В. Завьялов,  
Саратовский университет,  
ул. Астраханская, 83,  
г. Саратов, 410012,  
Россия (Russia).

## Книжкова полиця

### Вийшли з друку:

- Потіш Л.А., Потіш Н.І. Каталог колекцій Зоологічного музею УжНУ. Птахи (експозиційна колекція). Ужгород, 2006. 64 с.
- Панченко С.Г. Птицы Луганской области. Луганск, 2007. 137 с.
- Селиверстов Н.М. Каталог оологической коллекции А.В. Носаченко. Черкассы, 2007. 144 с.
- Птахи степового Придніпров'я: минуле, сучасне, майбутнє. Дніпропетровськ, 2007. 178 с.
- Аппак Б., Багрикова Н., Бескаравайный М. и др. Знакомтесь: грифы. Киев, 2007. 56 с.
- Скільський І.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф. Червона книга Буковини. Тваринний світ. Т. 2. Ч. 1. Чернівці: Друкарт, 2007. 260 с.
- Ключевые орнитологические территории России. Том 2. Ключевые орнитологические территории международного значения в Западной Сибири / Под общ. ред. С.А. Букреева. М.: Союз охраны птиц России, 2006. 334 с.
- Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. 738 с.
- Great Bustards in Russia and Ukraine. Bustard Studies. Vol. 6. 2007. 138 p.
- Екологія: наука, освіта, природоохорона діяльність. Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 15-річчю науково-дослідної лабораторії "Екологія і освіта". Київ: Науковий світ, 2007. 156 с.
- Біологія ХХІ століття: теорія, практика, викладання. Матеріали міжнародної наукової конференції. Київ, Фітосоціоцентр, 2007. 464 с.

## ДИАЛЕКТЫ ПЕСНИ ЗЯБЛИКА НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕСНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОН УКРАИНЫ И РЕГИОНА УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Е.Д. Яблоновская-Грищенко, В.Н. Грищенко

**Dialects of the Chaffinch song in forest and forest-steppe zones of Ukraine and in the Ukrainian Carpathians. - E.D. Yablonovska-Grishchenko, V.N. Grishchenko. - Berkut. 16 (1). 2007.** - Geographic variation of Chaffinch song was studied during breeding seasons of 2002–2007. In total, 16790 songs of 2209 males in 45 points (Fig. 1) were recorded using digital camcorder Sony TRV 110 E and Sony TRV 550 E with external microphone. Song types were described on the base of original method (Yablonovska-Grishchenko, 2006). All the song types found were grouped in 5 categories according to their distribution: universal (7, Fig. 4), dialect (41), regional (20), local (59) and unique (52). Universal and dialect types was joined in the group of dialect-forming types. Songs recorded on an area make a territorial complexes. Their similarity was determined by Chekanovsky-Sørensen index calculated for the all pairs of points. Tree clustering was created by Ward's method (using STATISTICA 5.1). There are many interpretations of term "dialect" in literature. We have used the hierarchical scale by analogy with linguistics. Dialect is a stable complex of song types characteristic for the large territory. Sub-dialect is a part of the dialect. It is possible to separate also smaller regional song complexes. The minimal unit in the geographic variation of bird song is the parcel. This is the local vocal group of birds described by G.N. Simkin on an example of the Chaffinch. We have separated dialects and sub-dialects using cartographic method and cluster analysis (Fig. 3). We have discovered three dialects of the Chaffinch in the study area: Carpathian, Right-bank and Left-bank. Two last dialects form the Dnieper contact area with the mixed song complex. They consist of two sub-dialects – northern (forest) and southern (forest-steppe). There are contact areas also between sub-dialects. Borders of dialects and sub-dialects coincide with zoogeographic zoning of Ukraine (Fig. 1). Right-bank dialect has the largest number of song types. Songs are long and have the complicated structure. Songs of the Left-bank dialect are simpler. Carpathian dialect includes the least number of song types. Song structure is simple. There are many harmonic elements in song. It does not form the contact area. This is the most original and archaic dialect. Stability and origin of dialects are discussed. The territorial song complexes can exist stably during the long time owing to the cultural transmission. The new complexes form mainly during the expansion of the species in new territories. In our opinion, origin of present song dialects of the Chaffinch in Ukraine is connected with changes in plant cover during the last (Würm) glaciation and in Holocene. The Carpathian dialect is probably relict. This song complex could remain in the Carpathians since the pre-glaciation time in Pleistocene. According to reconstruction of vegetation, even in maximum of the Würm glaciation forests remained in area of the Carpathians. The surrounding plains were covered at this time by periglacial steppes. [Russian].

**Key words:** Chaffinch, *Fringilla coelebs*, Ukraine, dialect, song type, song complex, cultural transmission.

**Address:** E.D. Yablonovska-Grishchenko, Kaniv Nature Reserve, 19000 Kaniv, Ukraine;  
e-mail: aetos@narod.ru.

Зяблик (*Fringilla coelebs*), номинативный подвид которого *F. c. coelebs* распространен на всей территории Украины, кроме Крыма (Дементьев, 1954; Степанян, 1990), является удобным модельным видом для изучения изменчивости песни. Он широко распространен, доминирует в населении любого леса. Песни его не непрерывны, отделены одна от другой, четко структурированы и недлительны, репертуар каждой птицы незначителен.

Целью данного исследования было изучение закономерностей пространственной изменчивости песни зяблика.

### Материал и методика

Исследования песни зяблика проводились на территории Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат в гнездовые периоды 2002–2007 гг. Всего было записано 16 790 песен 2209 особей в 45 точках в 17 областях. В 5 пунктах проводились многолетние наблюдения, в других материал собирали на протяжении 1–2 лет (рис. 1).

В большинстве точек записывали 30–50 особей. Такое количество записей позволяет зарегистрировать достаточное для харак-

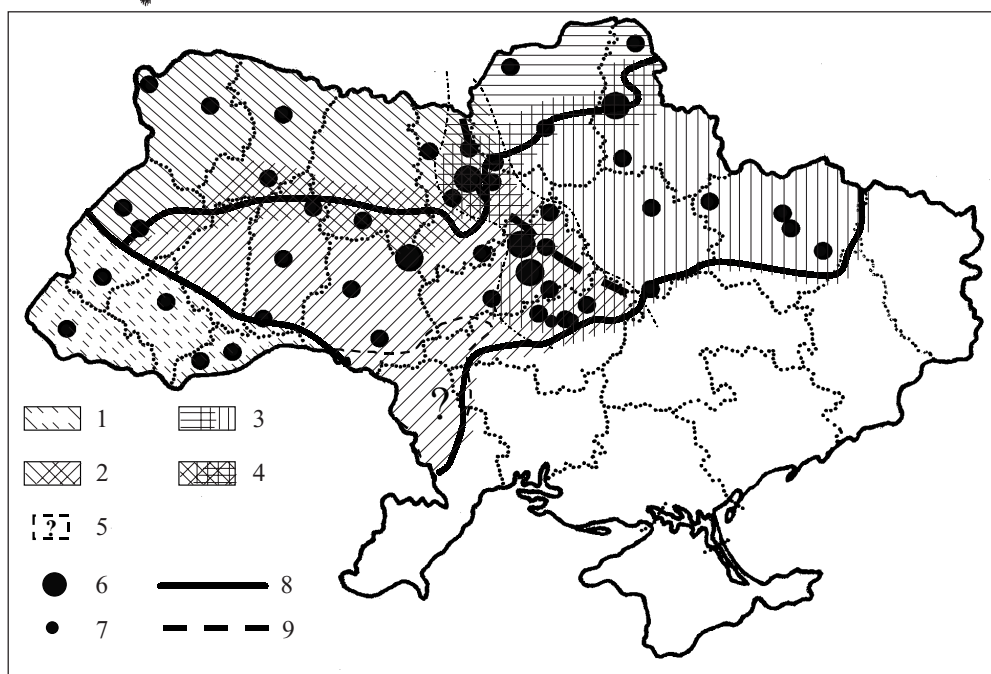


Рис. 1. Точки записи и диалекты песни зяблика на территории Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат.

Диалекты: 1 – карпатский, 2 – правобережный, 3 – левобережный, 4 – днепровская зона смешения, 5 – возможная территория диалекта; записи проводились: 6 – более 2 лет, 7 – 1–2 года; зоогеографическое районирование (по: Щербак, 1988): 8 – границы зон, 9 – границы подзон.

Fig. 1. Dialects of song types of the Chaffinch in forest and forest-steppe zones of Ukraine and in the Ukrainian Carpathians.

Dialects: 1 – Carpathian, 2 – Right-bank, 3 – Left-bank, 4 – Dnieper contact area, 5 – probable territory of the dialect; points of records: 6 – more than 2 years, 7 – 1–2 years; zoogeographic zoning of Ukraine (according to Shcherbak, 1988): 8 – borders of zones, 9 – borders of subzones.

теристики комплекса количество типов песен, давая максимальный приток новой информации, при этом при нормальных условиях такое количество птиц возможно записать на протяжении нескольких часов (Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2007). Выборки из некоторых близко расположенных точек (до 50 км) объединялись.

Запись производилась на цифровую видеокамеру Sony TRV 110 E и Sony TRV 550 E с выносным микрофоном. Данные переносили на компьютер с помощью программы Studio DV 1.0. Звуковые файлы сохраняли в Wave-формате, никакие способы

компрессии и очистки звука не использовались. Для их обработки и получения сонограмм использовалась программа Sound Forge 5.0 и Syrinx 5.2s (John Burt <http://www.syrinxpc.com>).

Для песни птиц можно выделить устойчивые типы. Для зяблика указывается наличие 1–5 (редко до 7) типов песен в репертуаре одной особи (Slater, 1981, Симкин, Штейнбах, 1988), и очень значительное их количество в популяции (Симкин, 1982, 1983; Султанов, 1984). Изучению различных типов песен зяблика, размеру репертуара, каталогизации, частоте появления



типов посвящено много работ (Slater et al., 1980; Slater, 1981; Герасимова, 1984; Султанов, 1984, 1988, 1991; Böhner, Wistel-Wozniak, 1995; Астахова, Бёме, 2006, 2007 и др.). Однако четкие критерии типа, как правило, не приводятся. Мы под типами песни подразумеваем последовательности элементов, объединенных в характерную для данного вида структуру, которые четко отличаются от других таких последовательностей и не изменяются или почти не изменяются при исполнении разными птицами.

Типы песни выделяли с помощью полуколичественного метода анализа песни (Yablonska-Grishchenko, 2006) и представляли в виде формул песни (Яблонская-Грищенко, 2005; Яблонская-Грищенко, Грищенко, 2005). Используемые в данной работе названия частей песни представлены на рисунке 2. Термины “фраза” и “элемент” (“нота”) определяются по В.Д. Ильичеву (1971). В анализ песни не включали конечной элемент “kit”. Сравнение производили по полному описанию (формуле) песни, а не только по росчерку, как это делал Э.Г. Султанов (1988), поскольку разные типы песни, имеющие разное распространение на территории Украины, могут иметь одинаковые росчерки.

Типы песни объединялись в территориальные комплексы, для определения степе-

ни сходства между которыми использовался индекс Чекановского-Сьеренсена. По полученной матрице методом Варда (методом минимизации внутригрупповой дисперсии – Песенко, 1982) в программе STATISTICA 5.1 была построена дендрограмма сходства комплексов типов песен из разных точек (рис. 3).

## Результаты

### Типы песен и диалекты

В ходе исследований было выявлено, что различные типы песни имеют разное распространение – от уникальных до универсальных. Всего по распространенности выделено 5 их категорий:

1) **универсальные** – встречаются на большей части территории исследований, в большинстве диалектов;

2) **диалектные** – встречаются в большинстве точек диалекта;

3) **региональные** – встречаются в нескольких близко расположенных точках в пределах одного диалекта или зоны смешения диалектов;

4) **локальные** – встречаются только в одной точке, но у достаточно большого количества особей;

5) **уникальные** – встречаются только у единичных особей.

Универсальные и диалектные типы составляют группу диалектообразующих. Это совокупность типов песни, характерная для данного диалекта.

Всего в ходе исследований было выделено 179 типов песни: 7 – универсальных (рис. 3), 41 – диалектный, 20 – региональных, 59 – локальных, 52 – уникальных.

В песнях отмечалось от 3 до 8 строк. Во всех типах преобладают песни из 5–6 строк. Наиболее простые и самые сложные песни характерны только для локальных и уникальных



Рис. 2. Типичная структура и формула песни зяблика.  
Fig. 2. Typical structure and formula of the Chaffinch song.



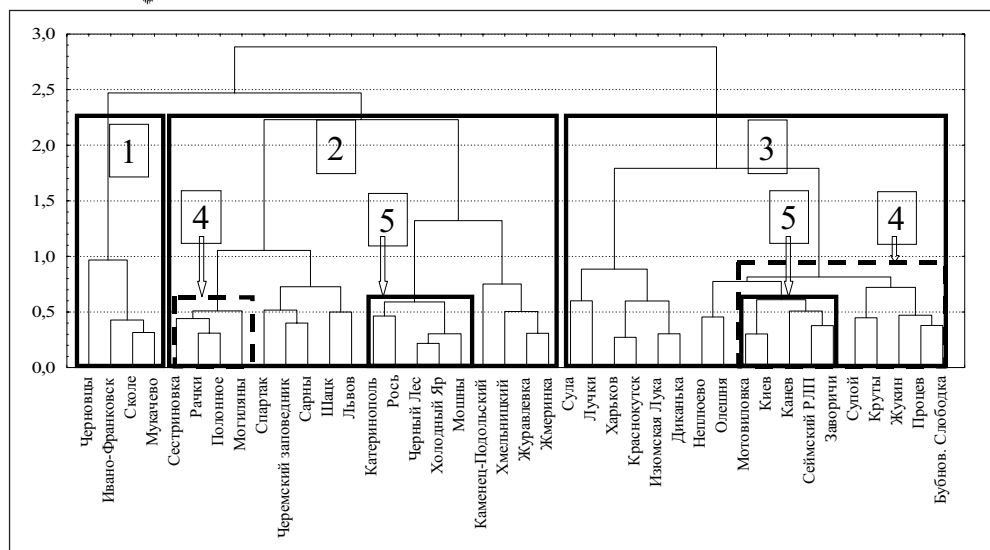


Рис. 3. Дендрограмма подобия территориальных комплексов песен зяблика Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат.

Диалекты и зоны смешения: 1 – карпатский; 2 – правобережный, 3 – левобережный, 4 – внутрдиалектные зоны смешения; 5 – днепровская зона смешения.

Fig. 3. Dendrogram of similarity of territorial song complexes.

Dialects and contact areas: 1 – Carpathian, 2 – Right-bank, 3 – Left-bank, 4 – intradialect contact areas, 5 – Dnieper contact area.

типов. Уникальные типы песни наиболее изменчивы – от коротких примитивных до 8-строфных с очень сложной структурой. Универсальные типы имеют довольно однообразную простую структуру. Они широко распространены и устойчивы.

Картографический анализ собранного материала показал наличие комплексов песен, распространенных на значительных территориях, которые можно определить как диалекты и субдиалекты. Кластерный анализ подтверждает результаты картирования территориальных комплексов.

В литературе существует значительный разброс в использовании термина “диалект”. Мы под диалектом (dialect) понимаем устойчивый комплекс типов песни, характерный для значительных территорий, который отличается от других комплексов, характерных для других территорий. Субдиалект (sub-dialect) – устойчивый комплекс типов песни, характерный для боль-

ших территорий в пределах диалекта, и в котором присутствуют как типы песни, присущие диалекту в целом, так и свои специфические. Зона смешения (contact area) – это полоса интерградации между диалектами или субдиалектами, в которой птицы исполняют песни, характерные для них обоих.

Нами были выделены 3 диалекта – карпатский, правобережный и левобережный. Как понятно из названий, граница между двумя последними проходит по Днепру, образуя хорошо заметную днепровскую зону смешения (рис. 1).

Расположение и структура диалектов пока изучены лишь в общих чертах. Для определения точных границ диалектов, субдиалектов, зон смешения необходимы более детальные многолетние исследования.

Границы диалектов и субдиалектов хорошо совпадают с физико-географическим (Маринич, Шищенко, 2003) и зоогеографическим (Щербак, 1988) районированием



Украины. Так, карпатский диалект не выходит за пределы Карпатской зоогеографической провинции. Правобережный занимает территории, относящиеся к Волинскому и Центральному Полесью (северный субдиалект) и Днепровско-Днестровскому подучастку Восточноевропейского лиственного леса и Лесостепи (южный субдиалект), с зоной смешения по линии Шепетовка – Полонное – Киев. Левобережный диалект охватывает Левобережный подучасток Восточноевропейского лиственного леса и Лесостепи (южный субдиалект) и зону смешения по линии Киев – Нежин – Кролевец и севернее. Северный субдиалект представлен лишь на севере Черниговской области и в крайней северной части Сумской области, то есть в Восточном (Черниговском и Новгород-Северском) Полесье.

В связи с этим можно считать северные субдиалекты обоих равнинных диалектов лесными, южные – лесостепными.

Распределение региональных и локальных типов песен на территории диалекта не является случайным, их можно считать достаточно четкими маркерами территориальной принадлежности птицы. Нами были выявлены несколько достаточно четко отделенных комплексов региональных и локальных типов, перекрывание которых на соседних территориях практически отсутствует. В правобережном диалекте это – волинско-львовский (11 типов) и центрально-правобережный (12 типов) комплексы. В днепровской зоне смешения – чернолеско-холодноярско-каневский (13 типов) и северо-восточный (9 типов). В левобережном – полтавский (4 типа) и харьковский (5 типов). В карпатском – западно-карпатский (12 типов) и черновицкий (11 типов).

#### Равнинные диалекты

Оба диалекта весьма богаты типами (12 диалектных и 7 универсальных для правобережного и 9 и 5 соответственно для левобережного). Структура песни сложная, количество строф в песнях диалектного уровня составляет 5–8, в среднем  $6,4 \pm 0,3$  ( $n = 12$ ) для правобережного и  $5,8 \pm 0,2$  ( $n =$

9) для левобережного. Почти все типы имеют предросчерковые элементы, в трех четвертях диалектных типов правобережного диалекта и почти в половине левобережных есть вставочные элементы.

Сходна и пространственная структура этих диалектов – наличие северного и южного субдиалектов и внутрдиалектной зоны смешения, наиболее богатой типами.

#### Правобережный диалект

Этот диалект имеет наиболее богатый комплекс не только диалектообразующих, а и вообще всех типов – 65 (не считая уникальных). По сравнению с другими диалектами типы песен диалектного уровня самые длинные, с самой сложной структурой. Среди них лишь незначительная часть имеет в своей структуре элементы-гармоники, среди первых строф и росчерков диалектообразующих типов они вообще отсутствуют. Росчерки диалектных типов трелевые. В этом диалекте представлены типы песен от 4- до 8-строфных, в которых обнаруживаются элементы всех типов – свистовые, трелевые, гармониковые.

#### Левобережный диалект

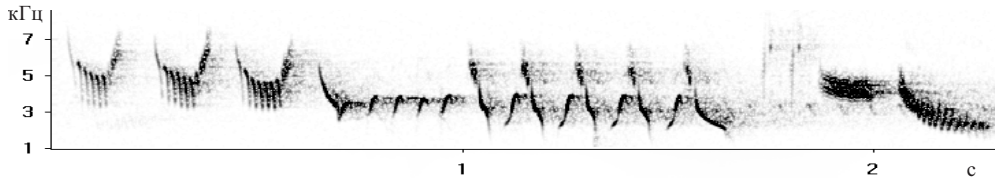
По общему количеству типов он беднее предыдущего – 43 типа (без уникальных), с меньшим количеством диалектообразующих типов. На территории Украины находится его южный субдиалект и внутрдиалектная зона смешения. Северный субдиалект заходит лишь краем на самый север Черниговской и Сумской областей. Структура песен левобережного диалекта несколько проще, чем правобережного. Самые сложные песни – 7-строфные. Все росчерковые элементы представлены трелями.

#### Днепровская зона смешения

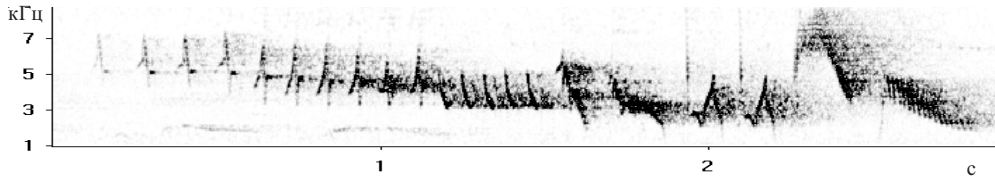
По Днепру проходит зона смешения право- и левобережного равнинных диалектов. Именно в Приднепровье было зарегистрировано максимальное количество типов песен, принадлежащих обоим диалектам, а также ряд специфических, характерных только для приднепровской полосы.



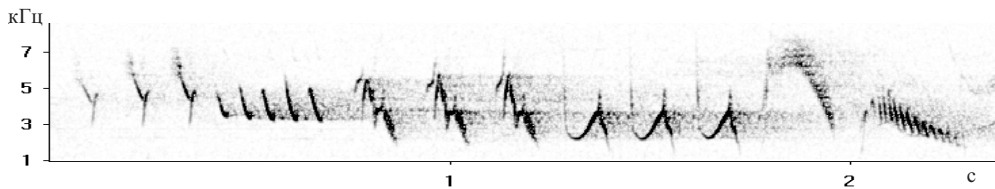
V3a c1a M2d N2B H1B B2B2



I1b I1a J4b N3e L2c1 M2A B2B



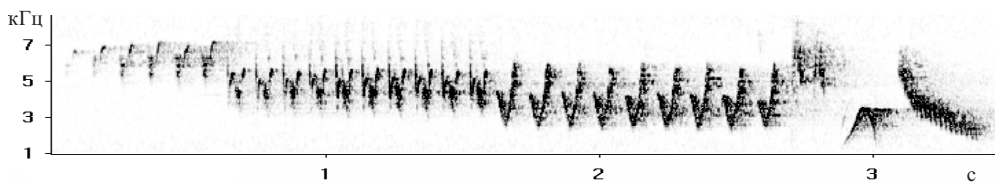
J1b J4b N3c L2f B2C B2B1



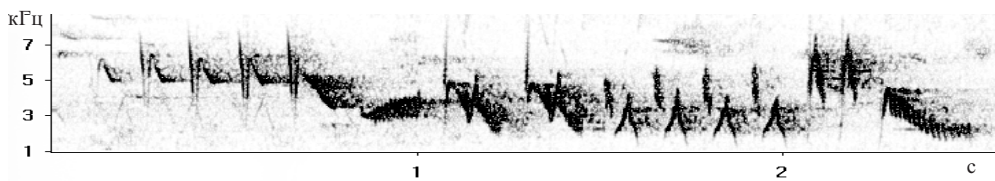
J1c A2f I2e L1c N2B I3B



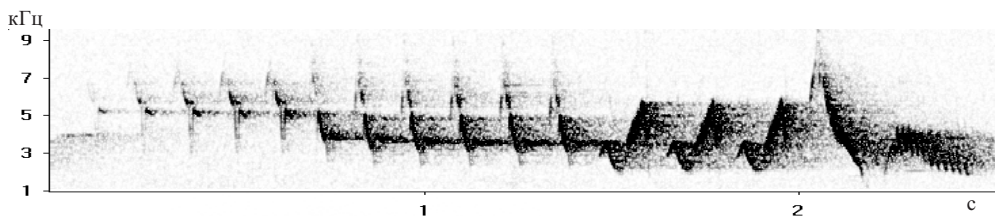
J4d J3b I2b N2B M2E B2B2



K2b c2d N3c L2e N2B B2B



N3f N3a I3a1 M2C B2B





Наибольшее количество типов отмечено в г. Киеве и его окрестностях, где проходит пересечение днепровской зоны смешения с внутрдиалектными зонами смешения.

В зоне смешения наблюдается преимущественно проникновение левобережного диалекта на правый берег. Но такое проникновение отмечается лишь в пределах достаточно узкой приднепровской полосы. С отдалением от нее количество левобережных типов песни стремительно падает везде, кроме интересной территории разъединенных фрагментов единого в прошлом приднепровского лесного массива от Канева до Черного леса (Кировоградская область). Здесь на довольно значительном расстоянии от Днепра еще встречается много левобережных типов (Яблоновська-Грищенко, Грищенко, 2006).

#### Карпатский диалект

Это наиболее своеобразный диалект на исследованной территории (Яблоновська-Грищенко та ін., 2006; Яблоновська-Грищенко, Грищенко, в друкі). Индекс общности Чекановского-Сьеренсена между карпатским и правобережным диалектами по диалектообразующему комплексу типов песен составляет 0,14, между карпатским и левобережным – 0,08, в то время как между равнинными диалектами – 0,30. Карпатский диалект четко пространственно отделен от правобережного, зона смешения практически не выражена. В нем наименьший комплекс диалектообразующих типов – 8 диалектных и 2 универсальных. Общее количество типов также наименьшее – 33 (кроме уникальных). Количество строк в диалектных типах составляет 4–6, в среднем  $4,8 \pm 0,3$  ( $n = 8$ ). Именно в Карпатах были найдены самые короткие 3-строфные песни. Структура песни простая. Все диалектные типы имеет росчерки-гармоники.

Рис. 4. Универсальные типы песен зяблика, встречающиеся в Украине.  
Fig. 4. Universal types of the Chaffinch songs in Ukraine.

Вообще, количество типов, имеющих в своем составе гармониковые элементы, в отношении к общему количеству типов в диалекте, в Карпатах намного больше, чем в равнинных диалектах.

#### Диалектные особенности распределения элементов

Большинство элементов в песне зяблика относится к свистовому типу (119 из 185 найденных элементов, 64,3%). Намного меньше трелей и гармоник (43 (23,2%) и 23 (12,4%) соответственно). Большая часть их распространена на всей исследованной территории, но некоторую часть элементов можно найти лишь на определенных территориях. Преимущественно это трели и гармоники, реже – свистовые элементы, иногда со включением гармониковых субэлементов. Именно такие специфические, нетипичные элементы, встречающиеся в отдельных регионах, могут быть использованы при анализе специфики диалектов, даже при условии, что они не встречаются в диалектообразующих типах песен. Ведь такие элементы являются своего рода маркерами диалектов, если они широко распространены на его территории в разных типах песен.

Наибольшее разнообразие специфических элементов наблюдается в правобережном диалекте, несколько меньшее – в левобережном. Для карпатского диалекта характерно значительное разнообразие только росчерковых элементов (заметное также в правобережном диалекте).

Характерной чертой карпатского диалекта является значительное количество гармониковых элементов, особенно среди росчерков. Хотя общее количество гармоник, найденных здесь, несколько меньше, чем в правобережном диалекте, но процент типов песен, в которых они используются, более чем вдвое превышает таковой для равнинных диалектов.

Правобережный диалект характеризуется наличием трелевых элементов в начале песни и во вставочных элементах, а также



гармониковых предросчерков и росчерков. Наличие гармоник в конце песни может рассматриваться как черта, сближающая карпатский и правобережный диалекты.

Особенностью левобережного диалекта является преобладание среди специфических элементов запева и вставок гармониковых.

### Диалектные особенности изменчивости разных частей песни

Изменчивость различных частей песни существенно отличается по диалектам. Структура песни наиболее разнообразна и изменчива в правобережном диалекте, что вполне закономерно, поскольку он имеет наибольшее количество типов песен. Это также может служить показателем того, что он находится в состоянии развития. Левобережный диалект более стабилен как по длине и структуре песни, так и по степени изменчивости песни. Карпатский диалект по характеру изменчивости песни ближе к правобережному.

Карпатский и правобережный диалекты имеют большую вариацию количества строф (без учета вставочных, предросчерков и росчерка) – от 2 до 5, на Левобережье она составляет 2–4 строфы, количества вставочных элементов (0–2 и 0–1 соответственно) и предросчерков (0–2 и 1–2).

Росчерк – наиболее нестабильный элемент песни. Во всех диалектах наблюдаются его изменения в подтипах как самостоятельные, так и вместе с предросчерком. Особенностью левобережного диалекта является изменчивость в подтипах одновременно 1 строфы и росчерка. Другие варианты изменчивости характерны для правобережного и карпатского диалектов.

### Обсуждение

Наличие диалектов звуковых сигналов – весьма распространенное явление в животном мире. Они описаны для десятков видов птиц, причем не только певчих (Munding, 1982). Так, есть много работ по ди-

алектам песни зяблика (Slater et al., 1983; Султанов, 1991; Joachim, Lauga, 1996), пещерки (Thielcke, 1983), овсянок (Glaubrecht, 1989; Osiejuk, Ratyńska, 2003; Nelson, Soha, 2004; Ehrenguber et al., 2006) пищух (Thielcke, 1992) и других птиц. Интересно, что диалекты песни могут существовать даже в местах зимовки (Warren, 2003 – для *Molothrus aeneus*). Обнаружены диалекты и для непесенных звуковых сигналов (Kramer, Thompson, 1979; Ficken et al., 1985; Bergmann et al., 1988; Knab, Bergmann, 1992; Корбут, 1996; Dufty, Hanson, 1999, Sorjonen, 2001 и др.). Хорошо известны они и для других групп животных, например млекопитающих (Van Parijs et al., 1999; Deecke et al., 2000 и др.).

Первым описал диалекты песни птиц, причем именно на примере зяблика, немецкий орнитолог Й. фон Пернау (1660–1731). Причем многие его выводы по географической изменчивости песни были подтверждены дальнейшими научными исследованиями (Thielcke, 1988).

Зоны смешения обнаружены у птиц как между диалектами (Orejuela, Morton, 1975; Rothstein, Fleischer, 1987; Janes, Ryker, 2006), так и между отдельными подвидами (Марова, 2006) и видами (Грабовский, Панов, 1992; Рубцов, 1997). Иногда в зоне смешения диалектов наблюдается даже клина изменения песни, причем устойчивая во времени (Tubaro et al., 1993 – для *Zonotrichia capensis*).

К сожалению, сравнимость полученных результатов усложняется тем, что в литературе нет ни единой трактовки понятия “диалект”, ни сколько-нибудь четкого его определения. Одни авторы выделяют “диалекты” на расстоянии всего нескольких сотен метров один от другого с наличием четких границ между ними (Leader et al., 2000), другие указывают, что диалекты занимают площадь в десятки и сотни квадратных километров, а между ними существуют протяженные зоны смешения (Munding, 1975; Baptista, 1977; Trainer, 1983; Nelson, Soha, 2004; Janes, Ryker, 2006 и др.).





В данном случае возможен тот же подход, что и для вида, у которого система коммуникаций изучена лучше всего – *Homo sapiens*. В лингвистике под территориальным диалектом подразумевается разновидность языка, используемая на определенной территории в качестве средства общения местного населения. Четких границ между диалектами нет. Существует “ядро диалекта” и “зона вибрации” – говоры, переходные от одного диалекта к другому\*. В языковой систематике используется иерархическая шкала: язык – наречие – диалект – говор\*\*. Хотя в научной литературе термин “диалект” может употребляться для обозначения различных языковых единиц (Касаткин, 1998).

Подобная иерархическая шкала вполне применима и при изучении диалектов песни птиц. Есть “язык” вида или подвида, в котором выделяются территориальные диалекты. Те, в свою очередь, могут состоять из субдиалектов. Далее возможно выделение более мелких региональных песенных комплексов, отличающихся от соседних. Минимальной единицей пространственной изменчивости песни птиц в таком случае оказывается описанная Г.Н. Симкиным на примере зяблика парцелла. Это локальная вокальная группировка со сложной социальной структурой, четко отделенная от других таких группировок. Существование ее поддерживается благодаря вокальным коммуникациям (Симкин, 1979, 1982; Симкин, Штейнбах, 1984, 1988). Наличие парцелл у зяблика легко наблюдать: при начале пения хотя бы одной птицы к вокализации присоединяются и другие особи из той же группировки, в то же время соседние парцеллы могут эту активность игнорировать. В переключку, как правило, вступают лишь доминанты из разных парцелл. Парцеллы отличаются одна от другой набором песен.

\* <http://www.krugosvet.ru/articles/77/1007720/1007720a1.htm>

\*\* [http://ru.wikipedia.org/wiki/Языковая\\_систематика](http://ru.wikipedia.org/wiki/Языковая_систематика)

Наблюдения в Каневском заповеднике показали, что территориальная структура парцеллы сохраняется постоянной, птицы занимают из года в год одни и те же гнездовые участки, хотя некоторые из них могут и пустовать (Яблоновська-Грищенко, 2006).

В связи с “безразмерностью” понятия “диалект”, для зяблика на территории Украины можно было бы описать разное их количество. Все зависит от принимаемого уровня различий между территориальными комплексами. Однако, как оказалось, есть возможность “калибровки” количественных критериев при кластерном анализе, что помогло избежать субъективности. Карпатский комплекс песен резко отличается и четко отделен от других, поэтому данный уровень различий мы и взяли за основу при выделении диалектов. Они выделялись при расстоянии между кластерами не менее 2,4, субдиалекты – от 1,5 до 2,3. Зоны смешения обособливаются как кластеры с расстояниями от 0,5 до 1,5 (рис. 3).

Интересно, что при использовании разных способов кластеризации ядра диалектов стабильно отделяются, в то же время кластеры зон смешения могут присоединяться то к одному, то к другому из соседних диалектов или субдиалектов. Это также свидетельствует об их промежуточном положении.

В связи с наличием сложной пространственной структуры территориальных комплексов песен птиц возникает вопрос об их устойчивости. Без такой устойчивости никакие диалекты существовать продолжительное время не могут. Если считать комплексы песен нестабильными (Ince et al., 1980), их выделение просто теряет всякий смысл. Однако работы многих орнитологов подтверждают долговременную устойчивость как самих диалектов, так и зон смешения (Baptista, 1977; Heinemann, 1981; Baker, Thompson, 1985; Rothstein, Fleischer, 1987; Симкин, 1990; Tubaro et al., 1993 и др.). Наши исследования в Приднпровье показали, что после фрагментации единого лесного массива песенные комплексы



зяблика сохраняют сходство на протяжении как минимум сотен лет. Точно так же сохраняются различия, возникшие из-за первичной разобщенности лесных массивов (Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2006).

Несмотря на всю изменчивость песни, территориальные комплексы песен оказываются довольно консервативными структурами. Их стабильность поддерживается во времени благодаря механизму культурной трансмиссии – ненаследственной передачи информации (в данном случае – комплекса звуковых коммуникаций) в популяциях животных.

Основа песни птицы генетически детерминирована, но ее особенности (как и речь человека) передаются ненаследственным путем через обучение (Hughes, Hultsch, 1997; Lachlan, Slater, 2003; Бёме, 2006, 2007 и др.). Птенцы, не имевшие возможности слышать пение взрослых птиц, не способны сформировать нормальную песню, но исполняют видоспецифические элементы (Бёме, 2006). Причем они могут заучивать и предьявленные им искусственно видеоизмененные песни (Riebel, Slater, 1998).

Птенцы изучают песни не обязательно от своих родителей, а запоминают те, которые исполняются большинством самцов на данной территории. Так, птенцы певчего воробья (*Melospiza melodia*) начинают петь песни из репертуара 2–3 ближайших соседей (Beecher et al., 1994a, 1994b). А у белощапочной зонотрихии (*Zonotrichia leucophrys*) комплексы песен птенцов совпадают с песнями не отца, а других самцов (Bell et al., 1998). То есть птенцы при обучении запоминают песни, наиболее распространенные на данной территории. Необходимость их использования поддерживается реакцией других птиц на исполнение “правильных” и “неправильных” песен. Как самцы, так и самки более активно отвечают на песни своего диалекта (Baptista, Morton, 1982; Thompson, Baker, 1993; Dufty, Hanson, 1999; Tracy, Baker, 1999; Melman, Searcy, 1999; Nelson, Soha, 2004). Интересно, что интенсивность ответа возрастает даже в пределах одного диалекта: птицы более активно

реагируют на песни сородичей из близких поселений, чем из дальних (Rich, 1981; O’Loughlen, Rothstein, 1995; Searcy et al., 1997, 2002; Bradbury et al., 2001).

В культурной трансмиссии эквивалентом гена выступает мем – единица информации, которая передается из поколения в поколение ненаследственным путем. Процесс передачи мемов и приводит к стабильности информации во времени (Baker, Boylan, 1995). Такими мемами, согласно разным авторам, могут выступать как отдельные элементы песни (Baker, Boylan, 1995), так и целые последовательности элементов, причем с синтаксисом, характерным данной группировке (Ficken, Popp, 1995) и даже с половыми различиями в сигналах (Enggist-Dueblin, Pfister, 2002), и, что особенно важно в данном случае, комплексы вокального поведения (Marler, Tamura, 1964). Мемы имеют свойство передаваться на протяжении длительного времени именно в целостном неизменном виде.

Противоположный процесс – культурная эволюция, ведущий к изменению типов песни и песенных комплексов.

Из выше изложенного следует, что перенести комплекс типов песни на новую территорию может только целая группировка птиц, а не отдельные особи. Поэтому процессы дисперсии в популяциях не приводят к размыванию территориальных комплексов песен. При отсутствии кардинальных изменений среды обитания они могут поддерживаться длительное время.

Новые песенные комплексы могут образовываться при заселении видом пустующих территорий. Например, при восстановлении ранее сведенного лесного массива зяблики заселяют его из разных соседних лесов. В результате исходные наборы песен смешиваются, возникает новый, несколько отличающийся комплекс.

Могут существовать и реликтовые комплексы песен, сохраняющие свои характерные черты, несмотря на изменения среды.

Большие территориальные комплексы песен ранга диалектов и субдиалектов возникают, по видимому, или при изоляции от-



дельных частей популяции (Baptista, King, 1980; Bretagnolle, Genevois, 1997; Kroodsma et al., 1999; Rogers, 2003; Päckert, Martens, 2004), или при расселении вида на новые территории – как вследствие естественных процессов, так и в результате интродукции. Тогда происходит изменение всей системы неврожденных сигналов, которая приспосабливается к новой среде обитания. Примером этого может служить стремительное изменение песни при расселении зяблика после интродукции в Новой Зеландии (Lynch et al., 1989) или полевого воробья (*Passer montanus*) в Северной Америке (Lang, Barlow, 1997).

Если исходить из этого механизма, то диалекты и субдиалекты зяблика на территории Украины могли сформироваться после кардинальных перемен среды обитания вследствие изменений климата. Ледники оттесняли леса и их обитателей далеко на юг, после их отступления огромные территории заселялись лесными птицами вновь.

Наиболее интересной в этом отношении нам представляется гипотеза украинского географа В.Г. Пазинича (2004, 2007). Проанализировав размеры палеорусел малых рек Левобережья Днепра, он пришел к выводу, что они не могли образоваться в условиях современной водности. По его мнению, это связано с таянием больших массивов льда во время последнего оледенения. В максимум валдайского (вюрмского) оледенения, как известно, ледник доходил на юг лишь до Валдайской возвышенности (Величко, Фаустова, 1982; Рослый, 1986 и др.), однако В.Г. Пазинич предполагает, что на Левобережье существовала большая пассивная снежно-ледниковая шапка, образовавшаяся на месте, и доходившая до Северного Приазовья. В то же время на Правобережье Украины оледенения не было. Долина Днепра послужила тепловым барьером, воспрепятствовавшим продвижению льдов на юго-запад.

Распространение и некоторые характерные особенности диалектов зяблика на территории Украины хорошо согласуются с концепцией В.Г. Пазинича. Левобережье

после потепления климата заселялось зябликами повторно, что и привело к формированию нового песенного диалекта. Он имеет достаточно большое сходство с правобережным диалектом, по-видимому расселение зябликов шло прежде всего с юго-запада. Правобережный диалект имеет наиболее богатый комплекс типов песен и наиболее сложную их структуру. Это объясняется тем, что он эволюционировал более продолжительное время. Левобережный же диалект более молодой.

Карпатский диалект зяблика является, вполне вероятно, реликтовым, сохранившимся в мало измененном виде с древних времен. Он имеет значительное количество специфических, возможно, архаичных, черт, с очень своеобразным набором типов песен (Яблоновська-Грищенко та ін., 2006, Яблоновська-Грищенко, Грищенко, у друці). Пространственно этот диалект четко отделен от равнинных. Его распространение ограничивается сугубо регионом Украинских Карпат, а находки птиц с песнями, характерными для этого диалекта, на других территориях единичны. Правобережный диалект имеет отдельные общие с карпатским типы песен, особенно в южном субдиалекте, но резко отличается от него по структуре песни и набору элементов. Г.Н. Симкин (1983) предполагал, что короткие песни простой структуры являются наиболее архаичными. По его мнению, самые древние популяции зяблика обитают на юге – в районе Карпат, в Молдавии, Крыму, на Кавказе. Песни их менее развиты, чем у северных зябликов.

Согласно реконструкции растительности для максимума валдайского оледенения ок. 20 тыс. лет назад, проведенной В.П. Гричуком (по: Рослый, 1986), в районе Карпат сохранялись хвойные леса, в то время как на окружающих равнинах были перигляциальные степи. Благодаря этому в Карпатах и мог сохраниться древний доледниковый (плейстоценовый) песенный комплекс. В дальнейшем, после потепления климата, он распространился немного шире, но далеко на равнину не продвинулся. Причина этого



может быть общая для всех реликтов, как таковых (как растений и животных, так и реликтовых этносов человека) – они менее конкурентоспособны по сравнению с более продвинутыми формами.

Совпадение границ диалектов и субдиалектов с физико-географическим и зоогеографическим районированием Украины говорит в пользу предположения Г.Н. Симкина (1983), что историческое расселение зяблика шло в основном в соответствии с ландшафтными зонами. Для других видов также известно прохождение границ диалектов по линии изменения растительности (Loughheed et al., 1989).

По мнению О.В. Смирновой и ее коллег, придерживающихся антигляциалистских взглядов, в конце плейстоцена в Восточной Европе как таковой природной зональности не было. Благодаря деятельности крупных травоядных млекопитающих, прежде всего мамонта (*Mammuthus primigenius*), на обширных пространствах существовали экосистемы пастбищного типа. Биocenотический покров имел сложную мозаичную структуру. В периоды похолоданий из-за влияния климата и усиления давления фитофагов леса отступали, сохраняясь в рефугиумах. На большей части территории Восточной Европы в это время господствовали травяные экосистемы с фрагментами лесов. В периоды потеплений леса снова распространялись на значительные территории. Структура растительного покрова, таким образом, была мозаично-пульсирующей. Образование современных природных зон было следствием истребления мамонта и других крупных фитофагов человеком в конце плейстоцена – начале голоцена и развитием впоследствии производящего хозяйства (Смирнова и др., 2001, 2004; Турубанова, 2002 и др.).

П.В. Пучков (1993 и др.) также пришел к выводу, что истребление ключевых видов мегафауны привело к катастрофической перестройке среды обитания.

В таком случае формирование нынешних диалектов и субдиалектов песни зяб-

лика могло произойти в голоцене в процессе дифференциации природных зон и совпадение их границ с физико-географическим и зоогеографическим районированием вполне логично.

Здесь можно отметить один интересный момент. По данным О.В. Смирновой с соавторами (2004), зона степей на юге Восточной Европы сформировалась в среднем голоцене вследствие человеческой деятельности, прежде всего развития скотоводства и земледелия. Когда-то леса доходили до Черного моря. В связи с этим на юге Украины возможно обнаружение реликтовых локальных песенных комплексов зяблика, отличающихся по своим характеристикам от соседних территорий, поскольку в степной зоне происходило повторное его расселение благодаря активному лесонасаждению во второй половине XX в.

Вообще вопросы истории климата (наличие или отсутствие покровных оледенений, причины изменений и т. п.) являются, наверное, наиболее дискуссионными в палеогеографии. Но, так или иначе, в плейстоцене и голоцене в Восточной Европе происходили кардинальные перестройки растительности, что, по нашему мнению, и послужило причиной формирования современной картины песенных диалектов у зяблика.

## Литература

- Астахова О.А., Бёме И.Р. (2006): Типологическая организация песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в популяции Куршской косы. - Популяционная экология животных. Мат-лы Межд. конф. "Проблемы популяционной экологии животных", посвящ. памяти акад. И.А. Шилова. Томск: Томский гос. ун-т. 207-208.
- Астахова О.А., Бёме И.Р. (2007): Макрогеографическая изменчивость песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в популяциях Европейской части России. - Сб. тез. IV Всерос. конф. по повед. животн. 149-150.
- Бёме И.Р. (2006): Взаимоотношение врожденных и приобретенных компонентов в песне птиц. - Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь. 78-79.
- Бёме И.Р. (2007): Эволюция системы позывов воробьиных птиц. - Сб. тез. IV Всерос. конфер. по поведению животных. 445-446.



- Валлшлегер Д. (1979): Звуковая сигнализация зяблика. - Орнитология. М.: МГУ. 14: 177-184.
- Величко А.А., Фаустова М.А. (1982): Проблемы обоснования максимальной границы позднплейстоценового оледенения на севере Евразии. - Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука. 7-16.
- Герасимова Р.И. (1984): Индивидуальная и временная изменчивость песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.). - Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушино. 206-226.
- Грабовский В.И., Панов Е.Н. (1992): Конвергенция песен каменки-пleshанки *Oenanthe pleshanka* и испанской каменки *Oenanthe hispanica* в зонах вторичного контакта. - Зоол. журн. 71 (4): 75-84.
- Дементьев Г.П. (1954): Семейство вьюрковые. - Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. 5: 157-306.
- Ильичев В.Д. (1971): Лекции по биоакустике. М.: МГУ. 1-91
- Касаткин Л.Л. (1998): Диалект. - Языкознание. Большой энциклопедический словарь. М.: Большая Рос. энциклопедия. 132-133.
- Корбут В.В. (1996): Географическое распределение и структура сигнала "рюмение" зяблика (*Fringilla coelebs* L.) на северо-западе Восточной Европы. - Докл. Акад. наук. 343 (5): 711-714.
- Маринич О.М., Шищенко П.Г. (2003): Фізична географія України. К.: Знання. 1-479.
- Марова И.М. (2006): Распределение вокальных диалектов сибирской *Phylloscopus collybita tristis* и восточноевропейской *P. c. abietinus* теньковок в зоне симпатрии на Южном Урале. - Орнитол. исследов. в Сев. Евразии. Тез. XII Междунар. орнитол. конфер. Северной Евразии. Ставрополь. 329-330.
- Пазинич В.Г. (2004): Подніпров'я в перигляціалі. Частина перша. Зміна водності річок. - Супутник Київ. геогр. щорічника. Київ. 2: 1-156.
- Пазинич В.Г. (2007): Геоморфологічний літопис Великого Дніпра. Ніжин: Гідромакс. 1-372.
- Песенко Ю.А. (1982): Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1-287.
- Промптов А.Н. (1930): Географическая изменчивость пения *Fringilla coelebs* L. в связи с общими вопросами сезонных перелетов птиц. - Зоол. журн. 3: 25-42.
- Пучков П.В. (1993): Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 5. Кризис в Палеарктике. - Вестн. зоол. 4: 59-67.
- Рослый И.М. (1986): Природа СССР в антропогене. Киев: Вища школа. 1-144.
- Рубцов А.С. (1997): Проблема вида и природная гибридизация у птиц на примере испанской каменки и пleshанки (*Oenanthe hispanica*, *O. pleshanka*). - Автореф. ... канд. биол. наук. М. 1-25.
- Симкин Г.Н. (1979): Парцеллярный анализ экологии животных и принцип модальных групп. - VII Всесоюз. зоогеограф. конф. Москва, 7-9 января 1980 г. Тез. докл. М.: Наука. 314-317.
- Симкин Г.Н. (1982): Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 17: 36-54.
- Симкин Г.Н. (1983): Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 88 (1): 15-27.
- Симкин Г.Н. (1990): Певчие птицы. - М.: Лесная пром-сть. 1-399.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. (1984): Акустическое поведение и пространственно-этологическая структура поселений восточного соловья. - Орнитология. М.: МГУ. 19: 135-145.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. (1988): Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 23: 175-182.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. (2001): Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов. - Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос. 200-208.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Турубанова С.А., Калякин В.Н. (2004): Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов. - Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 1: 134-147.
- Степанян Л.С. (1990): Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1-727.
- Султанов Э.Г. (1984): Песня как маркер популяций. - Докл. АН АзССР. 40 (9): 70-73.
- Султанов Э.Г. (1988): Сравнительный анализ изменчивости песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) на Кавказе и в Подмоскowie. - Докл. АН АзССР. 44 (6): 62-65.
- Султанов Э.Г. (1991): Песня как критерий пространственно-этологической структуры популяционной системы у птиц. Баку: Элм. 1-131.
- Турубанова С.А. (2002): Экологический сценарий истории формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий на основе реконструкции ареалов ключевых видов животных и растений. - Автореф. ... канд. биол. наук. Москва. 1-24.
- Щербак Н.Н. (1988): Зоогеографическое деление Украинской ССР. - Вестн. зоол. 3: 22-31.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д. (2005): Каталог песен зяблика Каневского природного заповедника. - Запов. справа в Україні. 11 (1): 39-45.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д. (2006): Деякі спостереження за парцелями зяблика на території Канівського природного заповідника. - Запов. справа в Україні. 12 (1): 63-66.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. (2005): Каталог песен зяблика центральной части Сеймского регионального ландшафтного парка. - Запов. справа в Україні. 11 (2): 24-30.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д., Грищенко В.М. (2006): До питання стабільності територіальних комп-





- лексів типів пісень зяблика. - Запов. справа в Україні. 12 (2): 53-58.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. (2007): Связь между зарегистрированным количеством типов песен и количеством записанных особей у зяблика. - Запов. справа в Україні. 13 (1-2): 69-72.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д., Грищенко В.М. (у друці): Карпатський діалект пісні зяблика. - Наук. вісник Ужгородського ун-ту. Сер. Біологія. 23: 153-156.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д., Грищенко В.М., Скільський І.В. (2006): Порівняння типів пісень зяблика (*Fringilla coelebs* L.) з парків Чернівців і Києва. - Наук. вісник Чернівецького університету. Біологія. 298: 286-293.
- Baker M.C., Boylan J.T. (1995): A catalog of song syllables of Indigo and Lazuli Buntings. - *Condor*. 97: 1028-1040.
- Baker M.C., Thompson D.B. (1985): Song dialects of White-crowned Sparrows: Historical processes inferred from patterns of geographic variation. - *Condor*. 87: 127-141.
- Baptista L.F. (1977): Geographic variation in song and dialects of the puget sound White-crowned Sparrow. - *Condor*. 79: 856-870.
- Baptista L.F., King J.R. (1980): Geographic variation in song and song dialects of montane White-crowned Sparrow. - *Condor*. 82: 267-284.
- Baptista L.F., Morton M.L. (1982): Song dialects and mate selection in montane White-crowned Sparrows. - *Auk*. 99 (3): 537-547.
- Beecher M.D., Campbell S.E., Burt J.M. (1994a): Song perception in the song sparrow: birds classify by song type but not by singer. - *Animal Behaviour*. 47 (6): 1343-1351.
- Beecher M.D., Campbell S.E., Stoddard P.K. (1994b): Correlation of Song Learning and Territory Establishment Strategies in the Song Sparrow. - *Proc. of the National Academy of Sciences*. 91: 1450-1454.
- Bell D.A., Trail P.W., Baptista L.F. (1998): Song learning and vocal tradition in Nuttall's white-crowned sparrows. - *Animal Behaviour*. 55 (4): 939-956.
- Bergmann H.-H., Flottmann E., Heitkamp W., Stehn-Nix K.-P., Ubozak F. (1988): Die Osnabrücker Dialektkarte von Regenrufen des Buchfinken *Fringilla coelebs* in Jahre 1987. - *Vogelk. Ber. aus Niedersachsen*. 20 (3): 89-96.
- Böhner J., Wistel-Wozniak A. (1995): Chaffinch *Fringilla coelebs* song in western and southern Poland: Song types, repertoire sizes, and the terminal element "kit". - *Acta Ornithol.* 30: 107-115.
- Bradbury J.W., Cortopassi K.A., Clemmons J.R. (2001): Geographical variation in the contact calls of Orange-fronted Parakeets. - *Auk*. 118 (4): 958-972.
- Bretagnolle V., Genevois F. (1997): Geographic variation in the call of the Blue Petrel: Effects of sex and geographical scale. - *Condor*. 99: 985-989.
- Deecke V.B., Ford J.K.B., Spong P. (2000): Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. - *Animal Behaviour*. 60 (5): 629-638.
- Dufty A.M. (Jr.), Hanson A. (1999): Vocal and behavioral responses of Brown-headed Cowbirds to flight whistles from different dialects. - *Condor*. 101: 484-492.
- Ehrengruber M.U., Pasinelli G., Egli T. (2006): Gesangsvariabilität der Rohrammer *Emberiza schoeniclus* in der Schweiz. - *Orn. Beobachter*. 103 (2): 87-96.
- Enggist-Dueblin P., Pfister U. (2002): Cultural transmission of vocalizations in ravens, *Corvus corax*. - *Animal Behaviour*. 64 (6): 831-841.
- Ficken M.S., Ficken R.W., Apel K.M. (1985): Dialects in the call associated with pair interactions in the Black-capped Chickadee. - *Auk*. 102 (1): 145-151.
- Ficken M., Popp J.W. (1995): Long-term persistence of a culturally transmitted vocalization of the black-capped chickadee. - *Animal Behaviour*. 50 (3): 683-693.
- Glaubrecht M. (1989): Geographische Variabilität des Gesangs der Goldammer, *Emberiza citrinella*, im norddeutschen Dialekt-Grenzgebiet. - *J. Orn.* 130 (3): 279-292.
- Heinemann D. (1981): Song dialects, migration, and population structure Puget Sound White-crowned Sparrows. - *Auk*. 98 (3): 512-521.
- Hughes M., Hultsch H. (1997): Is stereotypy in the song of the nightingale (*Luscinia megarhynchos*) learned? - *Advances in Ethology. Contrib. to the XXV Intern. Ethological Conference, Vienna, Austria, 20-27 August, 1997. Supplements to "Ethology"*. 32: 116.
- Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C. (1980): Changes with time in the songs of a population of Chaffinches. - *Condor*. 82: 285-290.
- Janes S.W., Ryker L. (2006): Singing of Hermit Warblers dialects of type I songs. - *Condor*. 108 (2): 336-347.
- Joachim J., Lauga J. (1996): Populations et dialectes chez le pinson. - *C. r. Acad. sci., Sér. 3, Sci. vie.* 319 (3): 231-239.
- Knab N., Bergmann H.-H. (1992): Dialect borders in Chaffinch *Fringilla coelebs* rain call. - *Bioacoustics*. 4 (1): 64.
- Kramer H.G., Thompson N.S. (1979): Geographic Variation in the Bell Calls of the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*). - *Auk*. 96 (2): 423-425.
- Kroodsma D.E., Byers B.E., Halkin S.L. et al. (1999): Geographic variation in Black-capped Chickadee songs and singing behavior. - *Auk*. 116 (2): 387-402.
- Lachlan R.F., Slater P. J. B. (2003): Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? - *Animal Behaviour*. 65 (5): 957-969.
- Lang A.L., Barlow J.C. (1997): Cultural Evolution in the Eurasian Tree Sparrow: Divergence Between Introduced and Ancestral Populations. - *Condor*. 99: 413-423.
- Leader N., Wright J., Yom-Tov Y. (2000): Microgeographic song dialects in the Orange-tufted Sunbird (*Nectarinia osea*). - *Behaviour*. 137 (12): 1613-1627.
- Lougheed S.C., Lougheed A.J., Rae M., Handford P. (1989): Analysis of a dialect boundary in Chaco veg-



- etation in the Rufous-collared Sparrow. - *Condor*. 91: 1002-1005.
- Lynch A., Plunkett G.M., Baker A.J., Jenkins P.F. (1989): A model of cultural evolution of Chaffinch song derived with the Meme concept. - *Am. Nat.* 133 (5): 634-653.
- Marler P., Tamura M. (1964): Culturally transmitted patterns of vocal behavior in Sparrows. - *Science*. 146: 1483-1486.
- Melman D.S., Searcy W.A. (1999): Microgeographic song discrimination in a nonterritorial passerine, the Boat-tailed Grackle. - *Condor*. 101: 845-848
- Mundinger P. (1975): Song dialects and colonization in the House Finch, *Carpodacus mexicanus*, on the East Coast. - *Condor*. 77: 407-422.
- Mundinger P.C. (1982): Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations of bird. - *Acoustic communication in birds*. 2: 147-208.
- Nelson D.A., Soha J.A. (2004): Perception of geographical variation in song by male Puget Sound white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys pugetensis*. - *Animal Behaviour*. 68 (2): 395-405.
- O'Loughlen A.L., Rothstein S.I. (1995): Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 36 (4): 251-259.
- Orejuela J.E., Morton M.L. (1975): Song dialects in several populations of Mountain White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) in the Sierra Nevada. - *Condor*. 77: 145-153.
- Osiejuk T.S., Ratyńska K. (2003): Song repertoire and microgeographic variation in song types distribution in the corn bunting *Miliaria calandra* from Poland. - *Folia Zool.* 52 (3): 275-286.
- Päckert M., Martens J. (2004): Song dialects on Atlantic islands: goldcrests of the Azores (*Regulus regulus azoricus*, *R. r. sanctae-mariae*, *R. r. inermis*). - *J. Orn.* 145 (1): 31-34.
- Rich T. (1981): Microgeographic variation in the song of the Sage Sparrow. - *Condor*. 83: 113-119.
- Riebel K., Slater P.J.B. (1997): Song type switching in the chaffinch *Fringilla coelebs*. - *Advances in Ethology. Contributions to the XXV International Ethological Conference, Vienna, Austria, 20-27 August, 1997. Supplements to "Ethology"*. 32: 120.
- Riebel K., Slater P.J.B. (1998): Buchfinkenmännchen können Rufe vom Tonband lernen. - *J. Orn.* 139 (3): 353-355.
- Rogers D.J. (2003): Geographic song variation within and between populations and subspecies of the rufous bristlebird, *Dasyornis broadbenti*. - *Austral. J. Zoology*. 51 (1): 1-14.
- Rothstein S.I., Fleischer R.C. (1987): Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the Brown-headed Cowbird. - *Condor*. 89: 1-23.
- Slater P.J.B. (1981): Chaffinch song repertoires: Observations, experiments and a discussion of their significance. - *Z. Tierpsychol.* 56: 1-24.
- Slater P.J.B., Clements F.A., Goodfellow D.J. (1983): Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects. - *Behaviour*. 88: 76-87.
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P.W. (1980): Chaffinch song types: Their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals. - *Behaviour*. 75: 207-218.
- Searcy W.A., Nowicki S., Hughes M. (1997): The response of male and female Song Sparrows to geographic variation in song. - *Condor*. 99: 651-657.
- Searcy W.A., Nowicki S., Hughes M., Peters S. (2002): Geographic Song Discrimination in Relation to Dispersal Distances in Song Sparrows. - *Am. Nat.* 159: 221-230.
- Sorjonen J. (2001): Long-term constancy of two rain-call dialects of the Chaffinch *Fringilla coelebs* in Finnish and Russian Karelia: a consequence of site-fidelity? - *Ornis Fennica*. 78: 73-82.
- Thielcke G. (1983): Entstanden Dialekte des Zilpzalps *Phylloscopus collybita* durch Lernentzug? - *J. Orn.* 124 (4): 333-368.
- Tielcke G. (1988): Neue Befunden bestätigen Baron Pernaus Angaben über Lautäußerungen des Buchfinkes (*Fringilla coelebs*). - *J. Orn.* 129 (1): 55-70.
- Thielcke G. (1992): Stabilität und Änderungen von Dialekten und Dialektgrenzen beim Gartenbaumläufer (*Certhia familiaris*). - *J. Orn.* 133 (1): 43-59.
- Thompson A.D. (Jr.), Baker M.C. (1993): Song dialect recognition by male White-crowned Sparrows: effects of manipulated song components. - *Condor*. 95: 414-421.
- Tracy T.T., Baker M.C. (1999): Geographic variation in syllables of House Finch songs. - *Auk*. 116 (3): 666-676.
- Trainer J.M. (1983): Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). - *Auk*. 100 (3): 568-582.
- Tubaro P.L., Segura E.T., Handford P. (1993): Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in Eastern Argentina. - *Condor*. 95: 588-595.
- Van Parijs S.M., Hastie G.D., Thompson P.M. (1999): Geographical variation in temporal and spatial vocalization patterns of male harbour seals in the mating season. - *Animal Behaviour*. 58 (6): 1231-1239.
- Warren P.S. (2003): Winter dialects in the bronzed cowbird and their relationship to breeding-season dialects. - *Animal Behaviour*. 65 (6): 1169-1178.
- Yablonska-Grishchenko E.D. (2006): Semi-quantitative method of song similarity analysis on an example of Chaffinch songs in Ukraine. - *Berkut*. 15 (1-2): 197-203.

Е.Д. Яблоновская-Грищенко,  
Каневский заповедник, г. Канев,  
19000, Черкасская обл.,  
Украина (Ukraine).

## ВИКОРИСТАННЯ ЕНДОСКОПА ДЛЯ ВИВЧЕННЯ РЕПРОДУКТИВНОЇ БІОЛОГІЇ ЗАКРИТОГНІЗДОВИХ ПТАХІВ

Л.А. Потіш

**Using endoscope in the study of breeding ecology of cavity nesters. - L.A. Potish. - Berkut. - 16 (1). 2007. - Endoscope is applied in medicine for inspection of gullet and stomach. Using of this device for investigation of bird nests in holes is described. [Ukrainian].**

**Key words:** method, breeding, nest, investigation, endoscope.

**Address:** L.A. Potish, Voloshin str. 32, Uzhgorod National University, Dep. of zoology, 88000 Uzhgorod, Ukraine; e-mail: potish@komp-as.com.

Вивчення вмісту важкодоступних гнізд птахів, розташованих у дуплах, нірках, щілинах та інших подібних місцях, вимагають від орнітолога певної винахідливості. Нам із літератури відомі описи приладів, де дослідники використовували дзеркало та джерело світла для обстеження гнізд закритого типу. При всіх своїх перевагах ці методи мають суттєві недоліки, які обумовлені, насамперед, невеликими розмірами льотка або гніздової камери. Нерідко недосконалість такого приладу призводить до покидання гнізда птахами або його руйнації. Запропонований нами спосіб дослідження за допомогою ендоскопа дає змогу

багато в чому вирішити існуючі проблемні питання і зводить фактор турбування до мінімуму.

У медицині ендоскоп застосовують для обстеження стінок стравохода, шлунка та проведення складних операцій на внутрішніх органах. Властивість оптичного волокна передавати зображення на відстань чудово можна застосовувати і при вивченні екології закритогніздових птахів. Для цього, до речі, підходять і непридатні для використання в медицині ендоскопи (головна умова, щоб була збережена можливість світлопередачі оптичного волокна).

Прилад для дослідження (ми пропонуємо назвати його "гніздоскоп") є власне ендоскопом, що являє собою зібране в пучок оптичне волокно, яке з одного кінця сфокусоване на об'єктив, а на іншому кінці знаходиться окуляр (фото 1).

Гніздова камера закритого типу, як правило, мало освітлена, і тому виникає потреба в додатковому джерелі світла. Для цього можна використати лампочку самого ендоскопа (фото 2), або встановити додаткове



Фото 1. Загальний вигляд ендоскопа.  
Photo 1. General view of endoscope.



Фото 2. Об'єктив і джерело світла.  
Photo 2. Lens and source of light.



джерело світла. У нашому випадку (ендоскоп марки Olympus GFB 251075) було використано лампочку, вмонтовану поблизу об'єктива ендоскопа. Потужність джерела живлення повинна відповідати потужності лампочки. Від цього залежить тривалість обстеження, кількість обстежених гнізд і якість зібраного матеріалу.

Дослідження закритих гнізд відбувається наступним чином. Вмикають джерело світла і поволі просовують ендоскоп, наприклад, у дупло (фото 3). Після досягнення гніздової камери регулюється чіткість зображення за допомогою окуляра.

Переваги описаного методу очевидні і полягають у наступному.

1. За допомогою ендоскопа вдається проникати в будь-які важкодоступні місця, а дослідник не лімітований видимим простором двох дзеркал.

2. "Гніздоскоп" завдяки гнучкості та рухомості дозволяє обстежувати складні вигини в напрямку до гнізда з кутами понад 90°.

3. Завдяки фіксованому розташуванню елементів, вдається обстежувати всі частини гнізда (стінки, будівельний матеріал, лоток, кладку).



Фото 3. Використання ендоскопа при обстеженні дупла.

Photo 3. Using of the endoscope for investigation of a hollow.

Нами "гніздоскоп" успішно використовується на Закарпатті для дослідження дупел великого строкатого дятла (*Dendrocopos major*) та нірок берегової ластівки (*Riparia riparia*). Обмеження застосування приладу з'являються тоді, коли довжина гніздоскопу менша за довжину гніздового ходу. Насамкінець слід відмітити, що використання в такий спосіб ендоскопа дозволяє фотографувати вміст гніздової камери птахів.

Л.А. Потіш,  
вул. Волошина, 32,  
Ужгородський університет,  
кафедра зоології,  
м. Ужгород, 88000,  
Україна (Ukraine).

Орнітологічні спостереження	Беркут	16	Вип. 1	2007	157
-----------------------------	--------	----	--------	------	-----

Лелека чорний (*Ciconia nigra*). Донецька обл., Першотравневий р-н. 8.08.2007 р. – 1 ad пролетів над с. Білосарайка на південь.

А.О. Шевцов

## ДИНАМІКА ПРОСТОРОВО-ЧАСОВОЇ СТРУКТУРИ НАСЕЛЕННЯ ПТАХІВ ЧЕРНІВЦІВ

І.В. Скільський

**Dynamics of spatio-temporal structure of bird communities in Chernivtsi. - I.V. Skilsky. - Berkut. 16 (1). 2007.** - A scheme of distribution of birds in time and space was compiled on the base of counts in 1989–2000. 18 communities were joined in 5 classes with the minimal losses of information. The consecution of changes in similarity of ornithocomplexes corresponds to depletion of communities owing to intensity of anthropogenic factor and food supply. [Ukrainian].

**Key words:** Chernivtsi, ornithocomplex, structure, classification, similarity.

**Address:** I.V. Skilsky, P.O. Box 532, 58001 Chernivtsi, Ukraine; e-mail: mel-lyuda@rambler.ru.

Відомо, що птахам властива певна специфіка у виборі місць перебування та використання їх протягом сезонів року. Необхідність аналізу основних закономірностей динаміки просторово-часової структури орнітокомплексів призводить до виникнення проблеми проведення відповідної класифікації. Тобто можливо здійснити поділ наявної сукупності варіантів населення за коефіцієнтами подібності на будь-яку задану кількість класів (Цыбулин, 1985). При цьому внутрішні зв'язки об'єктів з одного класу є більшими, ніж зовнішні (між класами). Крім того, попередньо задається межа зв'язків, нижче якої подібність вважається незначною.

Характеристика особливостей територіального розподілу птахів у Чернівцях протягом року (гніздовий, осінній (міграційний) і зимовий періоди) базується на даних кількісних обліків (Скільський, 2000 та ін.). За час їх проведення в межах масивів старої і нової багатопверхової й індивідуальної забудови, паркових насаджень, листяного (буково-грабового) лісу та водойм (прибережних ділянок) зібрані матеріали для 138 видів, що становить 82,6 % від загального складу орнітофауни міста в середині – другій половині ХХ ст.

Розглянемо зміни просторово-часової структури на прикладі населення птахів. Класифікувалася сукупність з 18 угруповань у 6 виділених біотопах протягом кожного із трьох періодів року. Межа значу-

щості зв'язків дорівнювала 35 одиницям. Це середній показник для всієї матриці коефіцієнтів подібності (розраховані за формулою Жаккара – Наумова).

Результати проведеної класифікації наведені схематично на рисунку. Оптимальним виявився поділ на 5 класів, які відображають найбільш загальні закономірності динаміки населення птахів у просторі й часі з найменшими втратами інформації (їх не можливо уникнути при будь-якому узагальненні). На схемі суцільною лінією позначені великі відмінності (подібність нижча межі), а пунктиром – незначні (подібність вища межі).

**1-й клас.** У межах масивів забудови, дія антропогенного фактора особливо відчутна протягом року, населення птахів найбільш подібне завдяки хатньому горобцю (*Passer domesticus*). З сусідніми орнітокомплексами подібність незначна (нижча межі), крім зимового періоду. У цей час, завдяки граку (*Corvus frugilegus*) та великій синиці (*Parus major*), особливо подібними є масиви індивідуальної забудови та паркові насадження. Стосовно останнього біотопу, то тут мають значну подібність орнітокомплекси восени та взимку; це ж саме характерне і для листяного лісу (в обох випадках подібність обумовлює велика синиця). Крім того, висока подібність характерна для суцільних зелених насаджень між собою протягом осіннього (міграційного) періоду, завдяки також великій синиці.





**2-й клас.** Його утворюють паркові насадження та листяний ліс у гніздовий період. Подібність між орнітокомплексами цих біотопів обумовлюють зяблик (*Fringilla coelebs*) і чорний дрізд (*Turdus merula*).

Пташине населення водойм настільки своєрідне, що його внутрішня та зовнішня подібність є, як правило, дуже не високою (значно нижчою межі). Тут виділені наступні три класи. Їх обумовлюють у гніздовий період (**3-й клас**) берегова ластівка (*Riparia riparia*) та польовий горобець (*Passer montanus*), в осінній (міграційний) (**4-й клас**) – грак, польовий горобець і велика синиця, а в зимовий (**5-й клас**) – крижень (*Anas platyrhynchos*) і грак.

Таким чином, сезонна мінливість населення птахів є, як правило, вищою, ніж його просторова неоднорідність (особливо це стосується зимового та гніздового періодів і, частково, гніздового й осіннього (міграційного)). Лише в межах масивів багатоповерхової забудови вона майже не виражена. Послідовність динаміки подібності орнітокомплексів фактично співпадає зі збідненням населення завдяки зниженню впливу антропогенного фактора та ступеня кормності місцеперебувань на фоні загально-

Вплив антропогенного фактора зростає ↑	Біотопи	ГП	ОП	ЗП
	СЗ			
НЗ			1	
ІЗ				
ПН		2		
ЛЛ				
ВД		3	4	5
		Сезонна теплозабезпеченість зменшується →		

Просторово-часова структура населення птахів Чернівців (пояснення в тексті): ГП – гніздовий період, ОП – осінній (міграційний) період, ЗП – зимовий період; СЗ – масиви старої багатоповерхової забудови, НЗ – масиви нової багатоповерхової забудови, ІЗ – масиви індивідуальної забудови, ПН – паркові насадження, ЛЛ – листяний (буково-грабовий) ліс, ВД – водойми (прибережні ділянки).

Spatio-temporal structure of bird communities in Chernivtsi.

го розвитку природи, який визначається змінами теплозабезпеченості території.

### Література

- Скільський І.В. (2000): Структура й особливості формування фауни та населення птахів середнього міста (на прикладі Чернівців). - Дис. ... канд. біол. наук. К. 1-307.
- Цыбулин С.М. (1985): Птицы диффузного города (на примере новосибирского Академгородка). Новосибирск: Наука. 1-168.

I.V. Skil'skyi,  
a/c 532, m. Chernivtsi, 58001,  
Україна (Ukraine).

## СПЕКТРИ ЖИВЛЕННЯ ВЕЛИКОГО ЯСТРУБА В ПІВДЕННІЙ ЧАСТИНІ ЗАХІДНОЇ УКРАЇНИ

І.В. Скільський, Л.І. Мелешчук

**Diet of the Goshawk in southern part of West Ukraine.** - I.V. Skil'sky, L.I. Meleshchuk. - *Berkut*. 16 (1). 2007. - Qualitative and quantitative structure of feeding in the Ukrainian Carpathians is analysed. There are seasonal peculiarities of the diet. During the breeding season birds have preyed mainly on doves and corvids. [Ukrainian].

**Key words:** Goshawk, *Accipiter gentilis*, West Ukraine, feeding, diet.

**Address:** I.V. Skil'sky, P.O. Box 532, 58001 Chernivtsi, Ukraine; e-mail: mel-lyuda@rambler.ru.



Трофічні зв'язки великого яструба в регіоні Українських Карпат  
Trophic relations of the Goshawk in the Ukrainian Carpathians

Вид здобичі	Весняно-літній період		Осінньо-зимовий період		Протягом року	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
<b>REPTILIA, Squamata, Lacertidae</b>						
<i>Zootoca vivipara</i>	2	5,0	–	–	2	2,6
Colubridae						
<i>Natrix natrix</i>	1	2,5	–	–	1	1,3
<b>AVES, Anseriformes, Anatidae</b>						
<i>Anas platyrhynchos</i>	–	–	2	5,4	2	2,6
<i>A. domesticus</i>	–	–	1	2,7	1	1,3
<b>Galliformes, Tetraonidae</b>						
<i>Tetrastes bonasia</i>	–	–	1	2,7	1	1,3
Phasianidae						
<i>Gallus domesticus</i>	8	20,0	3	8,1	11	14,3
<b>Charadriiformes, Scolopacidae</b>						
<i>Tringa ochropus</i>	–	–	1	2,7	1	1,3
<b>Columbiformes, Columbidae</b>						
<i>Columba livia</i> (var. subdom.)	12	30,0	7	18,9	19	24,6
<i>Sireptopelia turtur</i>	1	2,5	–	–	1	1,3
<b>Passeriformes, Corvidae</b>						
<i>Garrulus glandarius</i>	2	5,0	2	5,4	4	5,2
<i>Pica pica</i>	3	7,5	–	–	3	3,9
<i>Corvus frugilegus</i>	4	10,0	5	13,5	9	11,7
<i>C. cornix</i>	1	2,5	–	–	1	1,3
<i>C. corax</i>	–	–	1	2,7	1	1,3
Muscicapidae						
<i>Turdus merula</i>	2	5,0	–	–	2	2,6
<b>MAMMALIA, Soriciformes, Talpidae</b>						
<i>Talpa europaea</i>	1	2,5	–	–	1	1,3
<b>Leporiformes, Leporidae</b>						
<i>Lepus europaeus</i>	–	–	1	2,7	1	1,3
<b>Muriformes, Arvicolidae</b>						
<i>Microtus arvalis</i>	2	5,0	13	35,1	15	19,5
Muridae						
<i>Apodemus agrarius</i>	1	2,5	–	–	1	1,3
Всього:	19	40	100	37	100	77
<b>Коефіцієнт подібності, %</b>						
Якісний склад			26,3			
Кількісний склад			30,5			

Великий яструб (*Accipiter gentilis*) є типовим орнітофагом і повне переважно на середнього розміру птахів. Інші хребетні складають у його раціоні відносно невелику частку (Зубаровський, 1977).

Матеріали стосовно сезонних особливостей трофічних зв'язків великого яструба зібрані нами протягом останніх десятиліть переважно в межах Карпатського регіону. Вивчений вміст шлунків 17 дорослих особин (10 самок і 7 самців). Крім того, за-

лишки здобичі збирали на гніздах (або біля них) і на “кормових столиках”, а також проводили візуальні спостереження за успішними випадками полювання ( $n = 25$ ). За надання неопублікованих даних ми висловлюємо щиро подяку О.М. Клітіну, В.С. Талпошу й іншим дослідникам.

Коефіцієнти подібності раціонів великого яструба в різні сезони вираховували за формулами Жаккара – Наумова.

Як і можна було сподіватися, в живленні великого яструба (табл.) явно переважають птахи – 72,7 %. Частка інших хребетних була незначною: плазуни – 3,9 % і ссавці – 23,4 %.

Для трофічних зв'язків великого яструба характерні певні сезонні особливості. Протягом весняно-літнього (гніздового) періоду птахи найчастіше полювали на голубиних (32,5 %) і вороних (25,0 %). Серед окремих видів домінували сизий голуб (*Columba livia*), свійська кур-

ка (*Gallus domesticus*) та грак (*Corvus frugilegus*). Плазунами та дрібними ссавцями особини великого яструба харчувалися лише епізодично (7,5% і 10,0% відповідно). В осінньо-зимовий період трофічні зв'язки стають більш одноманітними.

Цікаво порівняти спектри живлення великого яструба з Карпатського регіону України та північної частини Білорусі на прикладі окремих груп хребетних тварин (рис.). Існує певна різниця у специфіці харчуван-

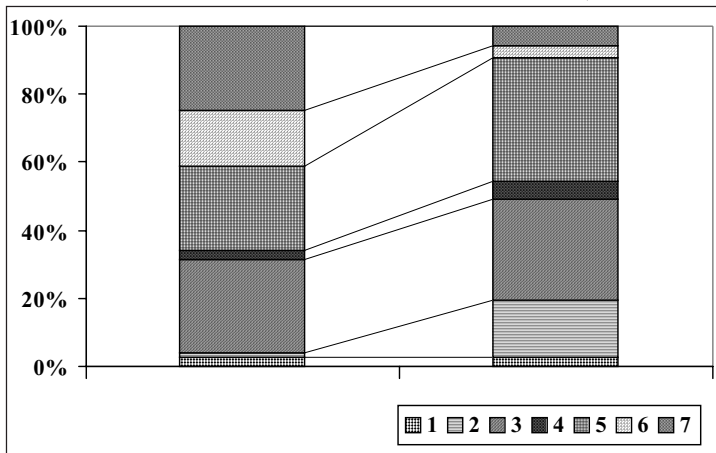


ня птахів з розглянутих вибірок. Скажімо, на відміну від регіону наших досліджень, у Білоруському Поозер'ї значно більшою була частка диких куриних і воронових. Зате в межах Українських Карпат і прилеглих територій порівняно переважали свійські птахи і ссавці.

Отже, наведена вище характеристика трофічних зв'язків великого яструба свідчить про наявність певної кормової вибіркості та пов'язаної з нею непогано вираженої спеціалізації в живленні цього представника орнітофауни.

## ЛІТЕРАТУРА

Зубаровський В.М. (1977): Хижі птахи. - Фауна України. К.: Наук. думка. 5 (2): 1-332.  
Ивановский В.В., Уманская А.С. (1981): Трофичес-



Співвідношення деяких трофічних груп хребетних тварин у живленні великого яструба в Карпатському регіоні України (А – узагальнені нами матеріали, n = 73) та Білоруському Поозер'ї (Б – за даними В.В. Івановського й А.С. Уманської (1981), n = 434). Ratio of some vertebrate groups in feeding of the Goshawk in the Ukrainian Carpathians (A) and Northern Belarus (B).

1 – Anatidae (дикі), 2 – Galliformes (дикі), 3 – Columbidae, 4 – Passeriformes (дрібні), 5 – Corvidae, 6 – свійські птахи, 7 – Mammalia.

кне связи ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis* L.) на севере Белоруссии. - Вестн. зоологии. 4: 61-65.

I.V. Skil'skyi,  
a/c 532, м. Чернівці, 58001,  
Україна (Ukraine).

## НЕОБЫЧНОЕ ГНЕЗДОВАНИЕ ОЗЕРНОЙ ЧАЙКИ В КАЛИНИНГРАДЕ

Е.Л. Лыков

An unusual nesting of the Black-headed Gull in Kaliningrad. - E.L. Lykov. - *Berkut*. 16 (1). 2007. - A nest of the Black-headed Gull was registered in bush of *Sambucus nigra* in Kaliningrad city. Measurements of the nest and eggs are given. Similar cases described in published sources are presented. [Russian].

**Key words:** Black-headed Gull, *Larus ridibundus*, breeding, nest, egg.

**Address:** E.L. Lykov, dep. of vertebrate zoology, biological faculty, Moscow university, Leninskiye gory, 1/12, 119992 Moscow, Russia.

При обследовании поливидовой колонии чайковых на территории Калинингра-

да 2.06.2006 г. был зарегистрирован случай нетипичного размещения одного из гнезд



озерной чайки (*Larus ridibundus*). Оно находилось на горизонтальных ветвях куста бузины черной (*Sambucus nigra*) в верхней части кроны на высоте 3 м от поверхности земли. Строительным материалом гнезда служила сухая трава; кроме того, имелось несколько фрагментов полиэтиленовых пакетов и немного листьев. Лоток был выстлан сухой травой и листьями. Размеры гнезда (см): диаметр гнезда – 23,5–26, диаметр лотка – 13–14, высота гнезда – 11, глубина лотка – 3. Размеры данного гнезда не отличались от гнезд озерной чайки, построенных в колонии на земле: диаметр гнезда – 20–37 (в среднем 26,4; n = 39), диаметр лотка – 11,5–18 (14; n = 38), высота гнезда – 5–20 (12,5; n = 12), глубина лотка – 1,5–5,5 (2,8; n = 37). В гнезде находилась полная кладка, состоящая из 3 яиц. Размеры яиц: 51,6 x 36,2; 51,1 x 35,6; 50,7 x 35,2.

Колония чайковых, включавшая 261 пару озерной чайки, 1 пару серебристой чайки (*Larus argentatus*) и 10 пар речной крачки (*Sterna hirundo*), располагалась на острове Косе р. Преголи в промышленной зоне города. Остров имеет искусственное происхождение и был построен в 1854–1856 гг.; располагается напротив Торгового порта в месте, где узкая часть реки переходит в широкую (Краснов и др., 1999). В настоящее время остров практически не посещается людьми. Большая часть территории острова занята тростником, деревьями (осина, ива) и кустарником (бузина черная).

В известной нам литературе было отмечено всего несколько подобных случаев гнездования озерной чайки на древесно-кустарниковой растительности. В Англии в 1948 г. на деревьях располагалось 7 гнезд, из них два размещались на мертвых экземплярах на высоте около 2,5 м (Butt, Knipe, 1950). В Центральной Якутии гнезда на водоемах с кочкарниковыми берегами устраивались исключительно на кочках и кустах спиреи на высоте 15–55 см, в среднем 31,7 см (n = 54) (Дегтярев и др., 1981). В Виноградовской пойме (Московская область) известны случаи формирования колоний

озерных чаек на кучах веток срубленных кустов; там же отмечены гнезда на невысоких живых кустах (Зубакин и др., 1988). На Камчатке гнезда располагались на нижних горизонтальных ветвях ивовых кустов (Лобков, 1986).

Необычное расположение гнезда может свидетельствовать о нехватке подходящих мест для гнездования чаек, поскольку остров зарос деревьями и кустарниками. Аналогичная ситуация наблюдалась в Центральной Белоруссии на Заславльском водохранилище, где при смещении центра колонии и ее границ, захвативших часть затопленных ивняков, чайки стали строить гнезда у оснований и даже внутри кустов ивняка (Шклярков, Никифоров, 1981). Сходные случаи расположения отдельных гнезд у оснований ивняка были отмечены нами в одной из колоний Калининграда в 2000–2006 гг.

## ЛИТЕРАТУРА

- Дегтярев А.Г., Дегтярев В.Г., Ларионов А.Г. (1981): Озерная чайка в Центральной Якутии. - Распространение и численность озерной чайки. М.: Наука. 94-98.
- Зубакин В.А., Морозов В.В., Харитонов С.П., Леонович В.В., Мищенко А.Л. (1988): Орнитофауна Виноградовской поймы (Московская область). - Птицы осваиваемых территорий. М.: МГУ. 126-167.
- Краснов Е.В., Блажчишин А.И., Шкицкий В.А. (1999): Экология Калининградской области. Калининград: Янтар. Сказ. 1-188.
- Лобков Е.Г. (1986): Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1-291.
- Шклярков Л.П., Никифоров М.Е. (1981): Антропогенное воздействие на численность и биотопическое размещение озерной чайки в Центральной Белоруссии (на примере Заславльского водохранилища). - Распространение и численность озерной чайки. М.: Наука. 31-35.
- Butt D., Knipe P. (1950): Black-headed Gulls nesting in trees in West Suffolk. - Brit. Birds. 6: 193.

Е.Л. Лыков,  
кафедра зоологии позвоночных,  
Биологический факультет МГУ,  
Ленинские горы, 1, стр. 12,  
г. Москва, ГСП-2, 119992,  
Россия (Russia).



## OBSERVATIONS OF ALPINE SWIFT IN THE SPRING SEASONS OF 2005–2006 IN KARAJ, SOUTH OF THE ALBORZ MOUNTAINS

Abolghasem Khaleghizadeh

**Abstract.** Swifts were observed since 27 March to 10 June (Table). Number varied from one to 30 birds.

**Key words:** Alpine Swift, *Tachymarptis melba*, Iran, migration, phenology.

**Address:** A. Khaleghizadeh, Ornithology Laboratory, Agricultural Zoology Research Department, Iranian Research Institute for Plant Protection, PO Box 1454, Tehran 19395, Iran; e-mail: akhaleghizadeh@yahoo.com.

**Наблюдения белобрюхого стрижа в весенние сезоны 2005–2006 гг. в Керидже, южная часть гор Эльбурс. - А. Халеджизаде. - Беркут. 16 (1). 2007. - Стрижи наблюдались с 27.03 по 10.06. Численность колебалась от 1 до 30 особей.**

The Alpine Swift (*Tachymarptis melba*) is a breeding bird in the Middle East, in particular in Turkey and Iran. It is inhabitant of mountains regions and gorges, also towns and villages (Porter et al., 1996). In Iran it is wide-

spread except in central deserts (Mansoori, 2001) and also a common visitor from the nearby high Alborz during the summer months, 20 March to 30 October (Scott, 2007). There is not special work on swifts in Iran except for Common Swift (*Apus apus*) (Khaleghizadeh, 2005).

Localities, dates and numbers of Alpine Swifts in Karaj in spring 2005–2006

Встречи и численность белобрюхих стрижей в Керидже весной 2005–2006 гг.

Location	Date	Number
North of Chamran Park	27 Mar. 2006	1
Funfair, centre of Chamran Park	29 Apr. 2005	3
North of Chamran Park	01 May 2006	4
North of Chamran Park	22 May 2005	15
North of Chamran Park	25 May 2005	5
North of Chamran Park & Karaj city	26 May 2005	20
North of Chamran Park	26 May 2006	18
Over the city of Karaj	27 May 2006	30
North of Chamran Park	28 May 2005	15
North of Chamran Park	29 May 2006	7
North of Chamran Park	02 June 2006	1
North of Chamran Park	03 June 2005	30
North of Chamran Park	04 June 2006	25
North of Chamran Park	05 June 2006	5
North of Chamran Park	07 June 2006	2
Chamran Park to train station	10 June 2005	20

In the spring of 2005–2006 a daily survey was conducted (mostly in afternoons) to find out how many birds and on what dates they are being seen in Karaj, just south of the Alborz Mountains. Observations were made in the east of the city of Karaj and around Chamran Park (c. 36 ha), where the Chalous River is passing. Localities, dates and numbers of Alpine Swifts observed in this survey are presented in Table. However the species was not observed in other seasons in this area.

The Table shows that the number of Alpine Swifts varies from one to 30 birds. Earliest observation was on 27 March 2006 and latest on 10 June 2005. Maximum number was on both 26 April 2006 and 3 June 2005 with 30 individuals. However there was a record of 50 individuals on 30 August 1973 in the Latian Dam area, about 60 km away from here (Scott, 2007).

They were not assembled with other swallows and swifts, while





Bezzel (1988) observed 51.4 % of his observations of Alpine Swifts ( $n = 35$ ) as one species assemblage. No calling was heard during this survey indicating the observer should look for at sky to observe the species.

## REFERENCES

- Bezzel E. (1988): Species assemblages and distribution patterns of swallows and swifts in the Near and Middle East. - *Zoology in the Middle East*. 2: 26-30.
- Khaleghizadeh A. (2005): Phenology of Common Swift *Apus apus* in the Middle East – Tehran, Iran. - *Sandgrouse*. 27(1): 79-82.
- Khaleghizadeh A., Sehhatibet M.E. (2007): Avifaunal survey of the Latian Dam and Lashgarak Area, an important IBA for migrants in Iran. - *Sandgrouse* 29 (1): 53-69.
- Mansoori J. (2001): [A field guide to the birds of Iran]. Tehran: Zehn-Aviz Publishing. 1-490. [In Persian]
- Porter R.F., Christensen S., Schiermacker-Hansen P. (1996): A field guide to the birds of the Middle East. London: T. & A.D. Poyser. 1-460.
- Scott D.A. (2007): The birds of the Latian Dam and Lashgarak Area, Tehran, Islamic Republic of Iran – June 1972 to February 1976. - *Sandgrouse*. 29(1): 35-52.

# ROLE OF PROTEIN DIET IN THE REGULATION OF CLUTCH SIZE, INCUBATION PERIOD, AND EGG SIZE OF THE RED-WHISKERED BULBUL

Abhijit Mazumdar, Prabhat Kumar

**Abstract.** When fed a protein rich diet, the Red-whiskered Bulbul showed a significant reduction in incubation period and egg size, however, the protein diet had no significant effect on its clutch size.

**Key words:** Red-whiskered Bulbul, *Pycnonotus jocosus*, India, physiology, breeding, diet.

**Address:** Dr. A. Mazumdar, 3-B Murlinagar, Cantt Road, Lucknow-226001, UP India;  
e-mail: abhijit.mazumdar@rediffmail.com.

**Роль протеиновой диеты в регуляции величины кладки, периода инкубации и размера яиц у краснощекого бьюльбюля.** - А. Мазумдар, П. Кумар. - *Беркут*. 16 (1). 2007. - Две группы бьюльбюлей кормили зеленым горошком (24 % протеина) и рисом (10 % протеина). У птиц, получавших больше протеина, отмечено достоверное уменьшение периода инкубации и размера яиц. На величину кладки протеиновая диета влияния не оказывала.

The Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*) is omnivorous in its diet consuming grains, fruits and insects (Ali, 1992). All birds have definite clutch size, incubation period and egg size. Therefore, we set out to see the effect of a high protein diet on clutch size, incubation period and egg size of Red-whiskered Bulbul.

## Method

40 Red-whiskered Bulbuls were taken for this experiment and divided into two groups; Group 1 (Gr 1) and Group 2 (Gr 2) of 20 birds each and each bird was kept in a separate cage. Gr 1 bulbuls was fed a protein rich diet daily comprising green gram (*Phaseolus aureus*)

(protein content 24 %) for four months from November 2005 to February 2006, before their breeding period. During the same period, Gr 2 bulbuls were fed on rice (*Oryza sativa*) (protein content 10 %). When the breeding period commenced from March 2006 to July 2006 the birds of Gr 1 were moved into a large enclosure and allowed to mate and nest. They were fed a daily diet of green gram during the breeding period. Similarly the birds of Gr 2 were moved into another large enclosure during the breeding period and allowed to mate and nest. To facilitate nesting used nests of Red-whiskered Bulbuls were collected and placed in both the enclosures where Gr1 and Gr2 bulbuls were kept. Many bulbuls used the old nests while a few constructed their own.



The birds of Gr 2 were fed a daily diet of rice during the breeding period. All the work was carried out in Lucknow (26° 55' N, 80° 59' E, 450 m above sea level), India.

### Results

The clutch size (mean  $\pm$  SD), incubation period (mean  $\pm$  SD) and egg size (mean  $\pm$  SD) of both Gr 1 and Gr 2 were noted and subjected to two tailed t-test.

The mean clutch size in 10 nests of Gr 1 was  $2.4 \pm 0.48$ . For 10 nests of Gr 2 it was  $2.8 \pm 0.14$ . The difference between the two groups was not significant at  $P = 0.05$  ( $df = 18$ ,  $t = 0.35$ ).

The incubation period of 20 eggs of Gr 1 and Gr 2 each were noted. The range for Gr 1 was 12–13 days (mean  $12.3 \pm 0.46$ ). The range for Gr 2 was 13–14 days (mean  $13.7 \pm 0.48$ ). The difference between Gr 1 and Gr 2 was significant at  $P = 0.05$  ( $df = 38$ ,  $t = 4.27$ ).

20 eggs of Gr 1 and Gr 2 each were measured. The range of length for Gr 1 was 16–20

mm (mean  $17.5 \pm 1.41$ ) and range of length for Gr 2 eggs was 18–23 mm (mean  $20.5 \pm 1.60$ ). The difference between the lengths of Gr 1 and Gr 2 eggs was significant at  $P = 0.05$  ( $df = 38$ ,  $t = 9.67$ ).

The range of width of Gr 1 eggs was 12–14 mm (mean  $13 \pm 0.83$ ). The range of Gr 2 eggs was 14–16 mm (mean  $15 \pm 0.80$ ). The difference between Gr 1 and Gr 2 was significant at  $P = 0.05$  ( $df = 38$ ,  $t = 7.86$ ).

### Conclusion

A protein rich diet has no significant effect on the clutch size of the Red-whiskered Bulbul, however, it does bring about a significant reduction in the incubation period and the egg size of the bird.

### REFERENCES

Ali S. (1992): The book of Indian birds. 17<sup>th</sup> Ed. Bombay: Oxford University Press.

## ДО ВИВЧЕННЯ НІДІКОЛЬНОЇ ФАУНИ ЧОРНОГО ДРОЗДА В КАРПАТСЬКОМУ РЕГІОНІ УКРАЇНИ

Л.І. Мелешук, І.В. Скільський

**To the study of fauna of nidicoles of the Blackbird in the Ukrainian Carpathians. – L.I. Meleshchuk, I.V. Skilsky. - *Berkut*. 16 (1). 2007. - 46 nests found during 2005–2007 were investigated. In total, 4846 exemplars of invertebrate animals were discovered. They belong to 3 types and 7 classes. Arachnida and Insecta prevail in nests. Oribatei and Collembola dominate among nidicoles. The maximal number of nidicoles in one nest was 452 individuals. [Ukrainian].**

**Key words:** Blackbird, *Turdus merula*, the Ukrainian Carpathians, nest, nidicola, fauna.

**Address:** L.I. Meleshchuk, P.O. Box 532, 58001 Chernivtsi, Ukraine; e-mail: mel-lyuda@rambler.ru.

Чимало видів безхребетних тварин знаходять оптимальні умови перебування у гніздах птахів. Для населення нідіколів характерні певні структурно-функціональні особливості. Тому комплексне вивчення таких угруповань надзвичайно важливе з точки зору визначення їх місця та ролі в екосистемах.

Для регіону Українських Карпат у літературних джерелах опубліковані лише фрагментарні відомості стосовно нідікольної фауни дендрофільних птахів (Черватюк, Белоконь, 1969; Харамбура, 1972 та ін.) до яких належить і чорний дрізд (*Turdus merula*) – найбільш типовий гніздовий вид різноманітних насаджень деревно-кушової



Заселеність гнізд чорного дрозда безхребетними тваринами  
Occupation of nests of the Blackbird by invertebrate animals

Таксономічна група	ЗК	Lim	ІЧ	ІЗ	ІД
<b>Oligochaeta, Lumbricidae</b>	<b>14</b>	<b>1–9</b>	<b>0,3</b>	<b>10,9</b>	<b>0,3</b>
<b>Malacostraca, Oniscus sp.</b>	<b>54</b>	<b>1–35</b>	<b>1,2</b>	<b>19,6</b>	<b>1,1</b>
<b>Arachnida</b>	2256	1–452	49,0	93,5	46,6
Aranei	203	1–28	4,4	73,9	4,2
Pseudoscorpiones	2	1	0,04	0,3	0,04
Uropodina	59	1–34	1,3	19,6	1,2
Gamasina	220	1–61	4,8	37,0	4,5
Argasidae	279	12–203	6,1	8,7	5,8
Acaridiae	2	2	0,04	4,3	0,04
Oribatei	1475	1–452	32,1	71,7	30,4
Tarzonemina	2	2	0,04	0,3	0,04
Trombiculidae	14	1–6	0,3	10,9	0,3
<b>Chilopoda</b>	29	1–7	0,6	23,9	0,6
<b>Diplopoda</b>	222	2–91	4,8	23,9	4,6
<b>Insecta</b>	2250	1–397	48,9	93,5	46,4
Collembola	1654	1–397	36,0	82,6	34,1
Orthoptera	1	1	0,02	2,2	0,02
Dermaptera	8	8	0,2	2,2	0,2
Psocoptera	1	1	0,02	2,2	0,02
Thysanoptera	9	1–3	0,2	10,7	0,2
Lepidoptera	28	1–7	0,6	26,1	0,6
Hemiptera	14	1–6	0,3	13,0	0,3
–//– (l)	31	1–30	0,7	4,3	0,6
Coleoptera	86	1–14	1,9	47,8	1,8
–//– (l)	9	1–6	0,2	6,5	0,2
Hymenoptera	291	1–6	6,3	26,1	6,0
Siphonaptera	4	1–3	0,1	4,3	0,1
Diptera	92	1–19	2,0	23,9	1,9
–//– (l)	11	1–9	0,2	13,0	0,2
–//– (p)	11	2–9	0,2	4,3	0,2
<b>Gastropoda</b>	<b>21</b>	<b>1–8</b>	<b>0,5</b>	<b>10,9</b>	<b>0,4</b>

**Примітка.** ЗК – загальна кількість особин, ІЧ – індекс чисельності, ІЗ – індекс зустрічності (%), ІД – індекс домінування (%); l – личинки, p – лялечки (дорослі форми комах наведені без зазначення вікової стадії розвитку).

рослинності. Дослідження проведені нами протягом 2005–2007 рр. у кількох пунктах гірської частини, в межах Передкарпаття та на прилеглих територіях Прут-Дністровського межиріччя. За їх результатами зібрано 46 гнізд на різних стадіях репродуктивного циклу. Опрацювання отриманих мате-

ріалів проводили за загальноприйнятою методикою (Бойко, Івлиев, 1991).

У гніздах чорного дрозда виявлено 4846 особин безхребетних тварин, які належать до 3 типів (Annelida, Arthropoda, Mollusca), 7 класів і не менше 27 таксономічних груп нижчого рангу (табл.). Найбільш чисельни-



ми є Павукоподібні (Arachnida) та Комахи (Insecta), з яких явно переважають Орібати (Oribatei) й Ногохвістки (Collembola) відповідно. Максимальна кількість нідіколів у гнізді становить 452 особини.

За специфікою живлення нідіколи чорного дрозда представлені, головним чином, сапрофагами й зоофагами. Крім того, певна кількість безхребетних тварин виявлена на різних стадіях розвитку, що свідчить про наявність сприятливих умов для розмноження.

Отже, симбіоценози гнізд чорного дрозда представлені як облігатними нідіколами, так і факультативними й випадковими. Частина з них потрапляє у гнізда з будівельним матеріалом, певна кількість заноситься самими птахами (в основному ектопаразити), а деякі заповзають у пошуках їжі чи знаходять тут оптимальні життєві умо-

ви для постійного перебування і розмноження.

## ЛІТЕРАТУРА

- Бойко В.А., Ивлиев В.Г. (1991): Методика паразитологического обследования орнитологического материала. - Эктопаразиты птиц в Среднем Поволжье. Казань. 1: 6-23.
- Харамбура Я.Й. (1972): До вивчення структури біоценозів гнізд горобиних птахів ялинового лісу Карпат. - Дослідження біогеоценозів західних областей УРСР, їх рац. використ. та охорона. Матли допов. наук. конф. К.: Наук. думка. 33-35.
- Черватюк Т.В., Белоконь Е.М. (1969): К изучению клещей воробьиных птиц и их гнезд в Украинских Карпатах. - Проблемы паразитологии. Тр. VI научн. конф. паразитол. УССР. К.: Наук. думка, 1969. 2: 184-186.

*Л.І. Мелешук,  
а/с 532, м. Чернівці, 58001,  
Україна (Ukraine).*

Критика і бібліографія	Беркут	16	Вип. 1	2007	167
------------------------	--------	----	--------	------	-----

**Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В.,  
Табачишин В.Г. и др. Птицы  
севера Нижнего Поволжья.  
Кн. III. Состав орнитофауны.  
Саратов: Изд-во Саратов.  
ун-та, 2007. 328 с.**

Вышла уже третья часть сводки по птицам Саратовской области. В ней обобщены материалы за более чем 100-летний период по распространению и экологии 104 видов из 9 отрядов – от Ржанкообразных до Дятлообразных.

Во введении кратко описаны результаты исследований в регионе, опубликованные после выхода первых двух томов сводки в 2005 г.

Повидовые очерки состоят из нескольких разделов: статус, распространение, численность, миграции, местообитания, размножение, питание. Для редких видов, рекомендованных к внесению во второе изда-

ние Красной книги Саратовской области, приводятся также сведения по лимитирующим факторам, принятым и рекомендуемым мерам охраны. При анализе распространения и размножения указываются и имеющиеся коллекционные материалы.

Из недостатков можно отметить полное отсутствие иллюстраций (есть только две цветные вкладки, а ведь были бы вполне уместны хотя бы картосхемы распространения и миграций) и неудобную систему ссылок – по номерам, причем в порядке упоминания. Найти в списке литературы (весьма обширном, кстати) конкретную работу, не зная ее номера, довольно проблематично.

В любом случае издание подобных региональных сводок очень важно – и для подведения итогов, и для планирования дальнейших исследований. Можно поздравить наших коллег с очередным успехом.

**В.Н. Грищенко**

**Fauna and communities**

- Guziy A.I. Influence of forest edges on structure of breeding birds community in mountain forests of the Ukrainian Carpathians ..... 1
- Friedmann V.S., Eremkin G.S., Zakharova-Kubareva N.Yu. Specialized urban populations of birds: forms and mechanisms of the steadiness in urban environment. Part 2 ..... 7

**Ecology**

- Grishchenko V.N. Changes in nest site selection of the White Stork in Ukraine ..... 52
- Sharma R.K., Bhatt D., Sethi V.K., Joshi V.D. Status and behaviour of White-backed and Long-billed Vultures in Rajaji National Park, Uttarakhand, India ..... 73
- Vilkov E.V. Owls of Daghestan ..... 79
- Banik M.V. Comparative analysis of habitat requirements of Whinchat and Common Stonechat in Europe ..... 87
- Mazumdar A., Kumar P. Nesting ecology of the Red-whiskered Bulbul at city centre and periphery in Lucknow, Northern India ..... 98
- Zagorodniuk I.V., Reznik A.S. Expansion of dark-headed form into the range of typically colored Jay in the Donbas ..... 103

**Ethology**

- Kitowski I. Why do Montagu's Harriers disturb foraging sessions of White Storks in South-East Poland ..... 110
- Barbazyuk E.V. Possible mechanism of nest density regulation in Gull-billed Tern colonies ..... 119

**Migrations**

- Zavialov E.V., Tabachishin V.G., Shlyakhtin G.V., Yakushev N.N. Characteristics of migration of Falconiformes, Columbiformes, Strigiformes and Coraciiformes in Saratov region according to analysis of ringing data and visual observations ..... 131

**Bioacoustics**

- Yablonovska-Grishchenko E.V., Grishchenko V.N. Dialects of the Chaffinch song in forest and forest-steppe zones of Ukraine and in the Ukrainian Carpathians ..... 141

**Methods**

- Potish L.A. Using endoscope in the study of breeding ecology of cavity nesters ..... 156

**Short communications**

- Skilsky I.V. Dynamics of spatio-temporal structure of bird communities in Chernivtsi ..... 158
- Skilsky I.V., Meleshchuk L.I. Diet of the Goshawk in southern part of West Ukraine ..... 159
- Lykov E.L. An unusual nesting of the Black-headed Gull in Kaliningrad ..... 161
- Khaleghizadeh A. Observations of Alpine Swift in the spring seasons of 2005–2006 in Karaj, south of the Alborz Mountains ..... 163
- Mazumdar A., Kumar P. Role of protein diet in the regulation of clutch size, incubation period and egg size of the Red-whiskered Bulbul ..... 164
- Meleshchuk L.I., Skilsky I.V. To the study of fauna of nidicoles of the Blackbird in the Ukrainian Carpathians ..... 165

**Notes** ..... 6, 97, 130

**Critique and bibliography** ..... 102, 167

**Ornithological observations** ..... 157

**Book shelf** ..... 140



## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРІВ

1. “Беркут” публікує матеріали з усіх проблем орнітології. Приймаються статті обсягом до 1 друкованого аркуша (24 стор. машинопису або близько 40 тис. знаків комп'ютерного тексту), короткі повідомлення, замітки, окремі спостереження.
2. Текст, надрукований через 2 інтервали, надсилається у двох примірниках. При комп'ютерному наборі оптимальний варіант — ASCII-формат (просимо уникати переносів, форматування тексту і використання ліній у таблицях) або одна з версій MS Word for Windows. До файла повинна додаватись контрольна роздруковка статті. В кінці тексту подається адреса першого автора для листування (службова чи домашня — за власним вибором). При наявності бажано вказувати і адресу електронної пошти.
3. Матеріали друкуються українською, російською, англійською або німецькою мовами. До українських та російських робіт додається резюме англійською мовою обсягом до 2 сторінок. Воно повинно відтворювати головні результати досліджень і цифровий матеріал, допускаються посилання на таблиці та ілюстрації в тексті. До статей англійською чи німецькою мовами додається українське або російське резюме і англійський реферат.
4. Ілюстрації повинні бути готові до безпосереднього відтворення, зроблені на білому папері чорною тушшю або роздруковані на лазерному принтері. Максимальний розмір ілюстрацій — формат A4. В електронному вигляді краще надсилати файли універсальних графічних форматів (\*.tif, \*.psx, \*.bmp та ін.), а не файли програм (\*.cdr, \*.psd і т. п.).
5. При першій згадці виду в тексті наводиться його латинська назва. Автор вказується лише в роботах, присвячених систематиці. Назви птахів у таблицях подаються тільки латинською мовою.
6. Цифрові матеріали повинні супроводжуватися необхідною статистичною інформацією: число особин або вимірювань, похибка середньої, достовірність різниці і т. п.
7. До списку літератури мають входити лише цитовані джерела, розташовані в алфавітному порядку. Роботи одного автора подаються в хронологічній послідовності. У бібліографії іноземних робіт повинно зберігатися оригінальне написання, прийняте в даній мові. Недостаючі букви чи їх елементи можуть бути дорисовані ручкою (наприклад, німецькі ä, ö, ß і т. п.).
8. Редакція залишає за собою право скорочувати і правити надіслані матеріали та відхиляти ті, що не відповідають даним вимогам.
9. Рукописи і фото не повертаються.

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. “Беркут” публикует материалы по всем проблемам орнитологии. Принимаются статьи объемом до 1 печатного листа (24 стр. машинописи или около 40 тыс. знаков компьютерного текста), краткие сообщения, заметки, отдельные наблюдения.
2. Текст, напечатанный через 2 интервала, высылается в двух экземплярах. При компьютерном наборе оптимальный вариант — ASCII-формат (просим избегать переносов, форматирования текста и использования линий в таблицах) или одна из версий MS Word for Windows. К файлу должна прилагаться контрольная распечатка статьи. В конце текста указывается адрес первого автора для переписки (служебный или домашний — по собственному выбору). При наличии желательно указывать и адрес электронной почты.
3. Материалы печатаются на украинском, русском, английском или немецком языках. К статьям на украинском или русском прилагается резюме на английском объемом до 2 страниц. Оно должно отражать основные результаты исследований и цифровой материал, допускаются ссылки на таблицы и иллюстрации. К статьям на английском и немецком прилагается резюме на украинском или русском и реферат на английском.
4. Иллюстрации должны быть готовы к непосредственному воспроизведению, сделаны на белой бумаге черной тушью или распечатаны на лазерном принтере. Максимальный размер иллюстрации — формат A4. В электронном виде лучше присылать файлы универсальных графических форматов (\*.tif, \*.psx, \*.bmp и др.), а не файлы программ (\*.cdr, \*.psd и т. п.).
5. При первом упоминании вида в тексте приводится его латинское название. Автор указывается лишь в работах, посвященных систематике. Названия птиц в таблицах даются только по латыни.
6. Цифровой материал должен сопровождаться необходимой статистической информацией: количество особей или измерений, ошибка средней, достоверность различий и т. п.
7. В списке литературы должны входить только цитированные источники, расположенные в алфавитном порядке. Работы одного автора даются в хронологической последовательности. В библиографии иностранных работ должно сохраняться оригинальное написание, принятое в данном языке. Недостающие буквы или их элементы могут быть дорисованы ручкой (например, немецкие ä, ö, ß и т. п.).
8. Редакция оставляет за собой право сокращать и править полученные материалы и отклонять не отвечающие данным требованиям.
9. Рукописи и фото не возвращаются.

# ЗМІСТ

## Фауна і населення

- Гузій А.І. Особливості впливу узлісся на структуру гніздового населення птахів у гірських лісах Українських Карпат ..... 1
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова-Кубарева Н.Ю. Специализированные городские популяции птиц: формы и механизмы устойчивости в урбосреде. Сообщение 2 ..... 7

## Екологія

- Грищенко В.Н. Изменения в выборе мест гнездования белым аистом в Украине ..... 52
- Sharma R.K., Bhatt D., Sethi V.K., Joshi V.D. Status and behaviour of White-backed and Long-billed Vultures in Rajaji National Park, Uttarakhand, India ..... 73
- Вилков Е.В. Совы Дагестана ..... 79
- Банік М.В. Порівняльний аналіз біотопічних вимог лучної та чорноголової трав'янок на території Європи ..... 87
- Mazumdar A., Kumar P. Nesting ecology of the Red-whiskered Bulbul at city centre and periphery in Lucknow, Northern India ..... 98
- Загороднюк І.В., Резнік О.С. Експансія темноголової форми в ареал типово забарвленої сойки у Донбасі ..... 103

## Етологія

- Kitowski I. Why do Montagu's Harriers disturb foraging sessions of White Storks in South-East Poland ..... 110
- Barbazyuk E. V. Possible mechanism of nest density regulation in Gull-billed Tern colonies .... 119

## Міграції

- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Якушев Н.Н. Характеристика миграций соколообразных, голубеобразных, совообразных и ракшеобразных птиц Саратовской области на основе анализа данных кольцевания и визуальных наблюдений ..... 131

## Біоакустика

- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. Диалекты песни зяблика на территории лесной и лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат ..... 141

## Методика

- Потіш Л.А. Використання ендоскопа для вивчення репродуктивної біології закритогнізних птахів ..... 156

## Короткі повідомлення

- Скільський І.В. Динаміка просторово-часової структури населення птахів Чернівців ..... 158
- Скільський І.В., Мелешук Л.І. Спектри живлення великого яструба в південній частині Західної України ..... 159
- Лыков Е.Л. Необычное гнездование озерной чайки в Калининграде ..... 161
- Khaleghizadeh A. Observations of Alpine Swift in the spring seasons of 2005–2006 in Karaj, south of the Alborz Mountains ..... 163
- Mazumdar A., Kumar P. Role of protein diet in the regulation of clutch size, incubation period and egg size of the Red-whiskered Bulbul ..... 164
- Мелешук Л.І., Скільський І.В. До вивчення nidicolної фауни чорного дрозда в Карпатському регіоні України ..... 165
- Замітки** ..... 6, 97, 130
- Критика і бібліографія** ..... 102, 167
- Орнітологічні спостереження** ..... 157
- Книжкова полиця** ..... 140