

А.А.Иноземцев

ПТИЦЫ И ЛЕС

1084360



МОСКВА АГРОПРОМИЗДАТ 1987



ПРЕДИСЛОВИЕ

Пышен и красочен осенний наряд леса в средней полосе России особенно в начале октября. Яркие теплые цвета увядших, но еще не опавших листьев на фоне кажущихся в это время особенно темно-зелеными крон хвойных деревьев и изумрудной травы придают всему пейзажу какую-то особенную красоту и торжественность. Под сводами ветвей тихо... И если не набегает ветерок, шелестя пожухлой листвой, то здесь не слышно ни звука.

Унылая пора! Очей очарованье!
Приятна мне твоя прощальная краса —
Люблю я пышное природы увяданье,
В багрец и золото одетые леса...

неволью приходят на память великолепные строки одного из бессмертных творений А. С. Пушкина.

Но почему «очей очарованье» — «унылая пора»? Только пройдя изрядный путь, и повстречав веселую синичью стайку, сразу оживляющую лес, поймешь почему осенью здесь так пусто! Из леса исчезла бóльшая часть птиц, населявших его весной и летом!

Однако, даже в самую глухую зимнюю пору, когда куда-то попрятавшись становятся совсем незаметными все другие животные, лес не остается без птиц.

Обычно, сами того не сознавая и не придавая этому значения, мы представляем себе лес как совокупность определенных деревьев, кустарников и травянистых растений, а также населяющих его птиц. Это не совсем верно, так как в лесу встречаются и другие позвоночные (млекопитающие, рептилии, амфибии), а также беспозвоночные животные (моллюски — «улитки», пауки, жуки, бабочки и другие

насекомые). Однако скрытность и, в общем, небольшое разнообразие первых (например, в лесах Калининской обл. встречаются около 70 видов млекопитающих и не более 16 видов амфибий и рептилий вместе взятых; тогда как птиц — более 260 видов) и, в обычных условиях, малозаметность из-за небольших размеров вторых, обуславливают тот простой факт, что птицы попадаются нам на глаза значительно чаще других животных. Кроме того многие птицы красиво и ярко окрашены, да к тому же прекрасные певцы. Видимо, поэтому в России издревле повелось привлекать птиц, развешивая скворечники. Этот обычай — привлекать птиц в эстетических целях и «для пользы лесу и саду» со временем распространился в государствах Западной Европы и сейчас развеска искусственных гнездовых разнообразнейших типов широко практикуется во многих странах мира. Но насколько чисто внешнее представление непосвященного в скрытые закономерности жизни леса человека соответствуют действительности? Настолько ли важны птицы в жизни лесной растительности? Таким ли обязательным компонентом лесного биоценоза они являются?

ГЛАВА I



ЛЕС— ЦЕЛОСТНАЯ НАДОРГАНИЗМЕННАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ МАКРОСИСТЕМА

Принято считать, что правильно поставленный вопрос уже содержит в себе половину ответа. Поэтому, прежде чем рассматривать роль птиц в жизни леса, попытаемся выяснить, что дает лес птицам, почему здесь так богата фауна и население птиц, т. е. лес вообще и в особенности его значение как среды обитания животных, в частности птиц.

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНОЙ СРЕДЫ КАК МЕСТООБИТАНИЯ ЖИВОТНЫХ

Зеленые организмы — растения, создавая в процессе фотосинтеза из неживой природы органическое вещество, являются первоосновой жизни на нашей планете. Именно они способны накапливать солнечную энергию и обеспечивать тем самым возможность сложнейшего процесса биосферы — круговорота органического вещества. Через растительность энергия поступает в животные организмы и почву. Зеленые растения обеспечивают запасы свободного кислорода в атмосфере. Наконец, растительное органическое вещество, его обилие и характер распределения лежат в основе всех пищевых связей между животными и растениями и только животными.

Особое место в растительном покрове принадлежит лесам. Их значение велико не только потому, что этот тип растительности занимает на земном шаре огромные территории (только в СССР общая лесная площадь составляет 9 млн. км²), главное — он является основной кладовой растительного вещества. Ежегодно в лесах нашей планеты продуцируется 60—80 млрд. т сухой органической фитобiomассы — столько же, сколько вместе взятыми наземной расти-

тельностью открытых пространств и водными растениями морей и океанов. Лесная растительность — основная фабрика кислорода. Не случайно леса называют «зелеными легкими» планеты. С лесами связано огромное количество животных: насекомых, птиц, млекопитающих, многие из которых имеют в жизни человека важное значение.

Народнохозяйственные потребности в различном лесном сырье (не только в древесине, но и в других продуктах лесной растительности) велики и возрастают непрерывно. Явление это носит глобальный характер. Прогнозы о предстоящем в ближайшем будущем сокращении потребности в древесине не подтвердились и не заметна тенденция к сокращению потребности в лесном сырье ни в СССР, ни на мировом рынке. Полноценных заменителей древесины пока нет, поэтому можно предполагать, что древесное сырье в будущем не только сохранит свое значение, но, вероятно, окажется одним из наиболее дефицитных природных ресурсов.

В настоящее время уже нет необходимости доказывать, что лесные богатства имеют для общества комплексную ценность. В связи со стремительным развитием урбанизации отчетливо выявилась социальная функция леса — его эстетическое и психотерапевтическое значение.

Лес как важнейший компонент биосферы выполняет средообразующую функцию: создает благоприятную для жизни экологическую среду, стабилизирует режим биосферы, влияет на климат, предотвращает (или ослабляет) эрозию, до минимума сводит вынос минеральных веществ из почвы и очищает стоковые воды от твердых примесей, предотвращает загрязнение атмосферы [24]. В процессе фотосинтеза и дыхания в лесу совершается активный круговорот углекислоты и кислорода; выделенный промышленными предприятиями углекислый газ используется растениями и в силу этого его содержание в атмосфере в значительной мере уравнивается.

Все знают, что лес состоит из деревьев, кустарников и трав. Однако далеко не всем известно, что это не простая совокупность растений. Лес, как указывал известный русский ученый-лесовод Г. Ф. Морозов, «... это целое общежитие не только растительных, но и животных форм, существующее под властью внешней географической среды и в связи с нею», подчеркивая при этом, что «... многим формам леса свойственна определенная фауна, в зависимости от которой протекают многие явления в жизни лесного ландшафта» (Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., 1931, с. 299). Сама среда под пологом того или иного типа леса определяет видовой состав, численность и поведение животных. Вместе с тем взаимоотношения животных и растений играют существенную роль в жизни леса. Животные

выступают в первую очередь как потребители уже накопленного растительного органического вещества: вегетативных частей растений, их плодов семян и т. д. При этом запасы растительных кормов и их изменения по годам и отдельным угольям регулируют численность и распределение их потребителей — животных. Иногда кормовая деятельность животных при высокой их численности может приводить к почти полному уничтожению растительности на каком-либо участке (например, деятельность массовых лесных вредителей — непарного и соснового шелкопрядов, дубовой листовертки и др.). Однако чаще воздействие животных на растительность через питание сбалансировано, растительные сообщества вместе с населяющими их животными представляют устойчивые природные образования.

Взаимосвязи животных и растений не ограничиваются только кормовыми. Необходимо указать на опыление растений животными, причем не только насекомыми, но и птицами (колибри, нектарницами, медососами) и даже млекопитающими (некоторые виды южноамериканских летучих мышей). Важна роль животных в расселении семян и плодов многих растений, в том числе и лесных.

Обширная группа животных, обитающих в почве, косвенным путем оказывает большое воздействие на растительный покров, создавая (вместе с другими факторами) в результате жизнедеятельности плодородный гумусовый слой, улучшая структуру почвы, ее насыщение водой и воздухом и т. д. К этим животным относятся насекомые и их личинки, черви, некоторые млекопитающие.

В результате длительной сопряженной эволюции животные и растительные организмы оказались тесно связаны многочисленными функциональными и пространственными взаимоотношениями. Поэтому любая попытка рассматривать отдельные элементы биосферы без всестороннего учета остальных будет искусственной и весьма приблизительной. Создались, по существу, особые единые природные комплексы организмов, живущих на каком-либо участке суши или водоема, — биоценозы. Эти сообщества, в том числе и лесные, являются сложными экологическими системами, которые, обладая способностью к регуляции происходящих в них изменений, оказываются к тому же устойчивыми во времени образованиями. Лишь катастрофические их изменения, в том числе и вызываемые деятельностью человека, могут в короткий срок нарушать и даже прекращать существование отдельных биоценозов, что происходит, например, при полном сведении лесов.

Становится ясным, что только познание условий, в которых живет каждый организм, выявление его роли в лесном сообществе и изучение экологии позволяют регулировать численность данного вида. К сожалению, мы еще очень плохо знаем многообразие связей,

исторически сложившихся в лесных сообществах между отдельными организмами. История лесоводства полна примеров, когда незнание роли фауны или неумение предвидеть последствия, вызываемые хозяйственной деятельностью человека, приводили к печальным для лесного хозяйства результатам.

Среда, в которой находятся животные внутри достаточно обширных древостоев, обладает рядом особенностей. Лесные насаждения резко отличаются от соседних с ними открытых пространств специфическим микроклиматом. Под пологом леса колебания температуры меньше, чем на открытом пространстве. Лес смягчает температуру воздуха как весной при поздних весенних заморозках, так и летом в жаркую погоду. Однако в самом древесном насаждении температурные условия неоднородны. Летом в дневное время температура бывает выше на поверхности крон деревьев, чем под пологом леса, где по мере приближения к поверхности земли она понижается. Значительно уменьшается под пологом деревьев и интенсивность солнечного света: лишь несколько процентов солнечной радиации, падающей на поверхность крон деревьев в спелых дубовых лесах, достигает травяного покрова (табл. 1).

1. Изменение освещения разных ярусов в дубовых древостоях разного возраста, % от освещения над кронами

| Высота от почвы | Возраст, лет | | | | | |
|----------------------|--------------|-----|------|------|------|------|
| | 13 | 22 | 42 | 56 | 135 | 220 |
| На почве | 0,6 | 0,8 | 1,6 | 1,9 | 2,1 | 1,7 |
| 1,3 м | 0,8 | 1,3 | 2,2 | 4,1 | 5,7 | 7,5 |
| 1/3 высоты древостоя | 0,6 | 2,2 | 4,1 | 5,1 | 6,6 | 10,6 |
| 0,5 высоты древостоя | 1,2 | 2,8 | 5,8 | 10,1 | 18,0 | 21,0 |
| Между кронами | 3,2 | 5,1 | 10,0 | 17,7 | 59,0 | 72,5 |

Густые кроны сводят до минимума скорость ветра: в дубовом лесу, покрытом листвой, над кронами скорость ветра равна 4 м/с, внутри леса она составляет лишь 1 м/с, в сосновом лесу с подростом и подлеском соответственно 6 и 0,5 м/с.

В редком лесу картина несколько иная: солнечная радиация проникает вплоть до поверхности почвы, и суточный ход температур в этом случае мало отличается от такового на открытых участках; скорость ветра в 2 раза больше, чем в густом. Неравномерность температурного режима в лесу может зависеть от наличия полян и прогалин, которые днем сильно нагреваются, а ночью, наоборот,

выстужаются. В период заморозков на этих участках температура припочвенного слоя воздуха на несколько градусов ниже, чем на соседних лесных участках, поэтому иногда открытые участки в лесу называют морозобойными окнами.

Существенное влияние оказывает лесная растительность на распределение и удержание воды. Значительная часть осадков, выпадающих над лесом, задерживается кронами деревьев, оседает на подлеске и травяном покрове [18]. Высокой гигроскопичностью обладает подстилка. Поэтому при дожде в почву попадает лишь небольшая доля выпавшей влаги. В лесах (особенно листопадных) мощность снегового покрова бывает значительно больше, а скорость таяния его весной меньше, чем на прилегающих открытых пространствах, и так как снег обладает низкой теплопроводностью, то зимующие под ним лесные животные надежнее защищены от морозов.

Перечисленные, а также другие особенности климата лесной среды приводят к тому, что животные, оказавшись в условиях своеобразного микроклимата (защищенность от резких колебаний температуры, повышенная влажность и т. п.), несомненно, благоприятного для них, и, наряду с другими причинами обуславливают их концентрацию в лесу.

Одно из важнейших условий существования животных — обеспеченность кормами. Пищевые ресурсы растительных животных в лесах практически неограничены. Как правило, в процессе питания фитофаги поедают сравнительно незначительную часть массы живых растений. Обычно развившиеся в естественных условиях произрастания древостой обладают известной устойчивостью к нападению насекомых-фитофагов. Например, растущие в благоприятных условиях здоровые деревья реагируют на повреждения, наносимые насекомыми, обильно выделяя сок и этим отпугивая вредителей. Некоторые растения, у которых животные поедают концевые части побегов, способны к быстрому их восстановлению, интенсивно кустясь в месте повреждения.

В лесу достаточно высока обеспеченность животных семенами и ягодами. Однако у различных видов деревьев и кустарников плодоношение бывает не одинаково обильным каждый год. В общем листовенные породы обильно плодоносят гораздо чаще, чем хвойные, а поскольку семенные годы у разных пород часто не совпадают, для животных особенно благоприятны смешанные насаждения, где они имеют возможность компенсировать недостаток одного корма другим.

Рассматривая кормовые возможности животных, питающихся преимущественно или исключительно животной пищей (например, большинство лесных птиц), следует подчеркнуть их практическую

неограниченность. Особенно это свойственно насекомоядным птицам с широким набором жертв. Так, на листьях одиночно растущей березы обитает около 680 тыс. насекомых, клещей и других беспозвоночных (не считая микрофауны), а на листе клена или векового дуба — до миллиона. Весьма внушительны цифры, характеризующие численность беспозвоночных, населяющих ткани деревьев и гниющую древесину, травянистые растения и подстилку в лесу.

Численность позвоночных животных в лесу несравненно ниже. Например, численность птиц колеблется от 50—60 пар на 1 км² на Кольском п-ове (надалеко от северного предела елового леса) до 500 пар в смешанных лесах Горьковской обл. и до 3—4 тыс. пар в островных лесостепных дубравах. Большие запасы животных кормов (мелких мышевидных грызунов) позволяют обитать в лесах многим пернатым и наземным хищникам.

Поднимаясь высоко над поверхностью земли, деревья и лесные кустарники значительно расширяют возможности существования животных по сравнению с открытыми пространствами, где они могут заселять лишь поверхность земли и травянистую растительность. Поэтому естественная «емкость» леса значительно выше, чем других местообитаний, а отсюда выше плотность животного населения и разнообразнее его видовой состав. Ярусность леса, увеличивая общую поверхность и разнообразие мест обитания, создает условия для существования животных с различными требованиями к окружающей среде. На возможности гнездования птиц, в частности, большое влияние оказывает строение деревьев (закономерность расположения ветвей на стволе, наличие в нем пустот и ниш, рельеф поверхности коры и т. п.).

Характерная структура лесных растительных сообществ, специфические условия климата и одновременность цветения и плодоношения растений в разных ярусах накладывают особый отпечаток и на животное население. Вокруг каждого растения группируется определенный комплекс животных с преобладанием насекомых. В зависимости от характера потребностей, животные распределяются по соответствующим органам растений, занимая, таким образом, определенное место. Любой из этих видов животных связан определенными биотическими зависимостями с другими животными — хищниками, паразитами, симбионтами и т. п., каждый из которых тоже занимает свое место в лесу и имеет своих врагов и паразитов. В результате этого и животное население леса расчленяется по «горизонтальным» и «вертикальным» местообитаниям.

Наконец, характеризуя особенности леса как места обитания, необходимо подчеркнуть, что сложность его структуры создает дополнительные возможности обнаруженной жертве избежать гибе-

ли. В этих условиях, например, зная особенности поведения лесных птиц и их жертв (беспозвоночных), можно использовать первых для регулирования численности последних.

РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЖИЗНИ ЛЕСА

Каждая древесная и кустарниковая порода имеет свой специфический комплекс растительноядных животных, питающихся на ней или за счет нее. Этот комплекс весьма многочислен и разнообразен, в него входят черви, насекомые, клещи, грызуны и т. д. Часть из них составляет основную массу опаснейших вредителей леса.

Однако само понятие «вредное насекомое» или «вредный грызун» — относительно и зависит не только от свойств этих животных, но и в значительной степени от условий, в которых протекает их жизнь. Безвредное в одной стране и в одних условиях насекомое может оказаться весьма вредным в другой обстановке. Например, виноградная филлоксеры в Северной Америке не приносит вреда, а в Европе — крайне вредное и опасное для виноградной лозы насекомое.

Пока численность насекомых или грызунов невелика, вред от них в лесу незаметен, но при стечении благоприятных условий их численность быстро возрастает, возникает «очаг», в котором размножившиеся в силу высокой своей плодовитости вредители уничтожают листья, почки, цветы, плоды, семена; повреждают кору, древесину, корни.

Весьма существенный вред лесному хозяйству наносят грызуны, особенно в годы массового размножения. В годы «мышинной напасти» мыши (лесная, желтогорлая) и полевки (рыжая лесная, серая) уничтожают очень много семян, повреждают саженцы и сеянцы, а зимой обгладывают кору молодых деревьев и кустарников. Так, во время массового размножения мышевидные грызуны в дубовом Шиповом лесу уничтожили половину урожая желудей. Массовое уничтожение мышевидными грызунами семян деревьев наблюдается в широколиственных лесах повсеместно: например, в Теллермановской роще в сентябре 1949 г. грызуны повредили 58,5% опавших семян ясеня, 83,8% семян остролистного клена, 55,7% семян липы, не считая растащенных.

Водяная полевка повреждает корни деревьев, а зимой обгладывает под снегом кору плодовых деревьев и лесных культур. Зайцы приносят вред молодым лесонасаждениям дуба, клена, березы и ивы, скусывая вершины и боковые побеги, обгладывая кору взрослых деревьев. Например, в заповеднике «Лес на Ворскле» подрост клена повреждается зайцами-русаками на 66,6—86,6%. Вред от мышевид-

ных грызунов иногда бывает столь сильным, что приходится принимать специальные меры для сохранения питомников и семенного материала от полного уничтожения. Первые же итоги полезащитного лесоразведения в ряде степных и полупустынных областей нашей страны показали, что основным отрицательным фактором, препятствующим лесовозобновлению, оказались именно мышевидные грызуны.

Даже крупные, медленно размножающиеся животные могут иногда оказывать серьезное отрицательное воздействие на лес. Так, размножение лосей в Бузулукском бору привело в 1950—1952 гг. к массовому повреждению ими сосновых культур. По данным учета, проведенного на пробных площадках, 40% всех сосен в возрасте 3—7 лет были обкусаны лосями. В сосново-тополевых культурах 15—18-летнего возраста лосями был уничтожен весь тополь.

Птицы, как и млекопитающие, могут уничтожать растения или отдельные их части, играя заметную роль в процессе формирования растительных сообществ. Для многих растений птицы являются едва ли не единственным средством расселения семян. Распространение кедра, например, происходит почти исключительно благодаря кедровке. Эта птица имеет привычку запасать впрок орешки кедра, пряча их в лесную подстилку. Впоследствии часть запасов остается неиспользованной; «остатки» прорастают, и таким путем происходит естественное возобновление кедрочей на горях и вырубках. Сходную роль в отношении дуба играет сойка и в какой-то мере поползень, а также желтогорлые мыши.

Значение птиц проявляется еще ярче в расселении растений, имеющих сочные плоды. Защищенные плотной оболочкой семена этих растений, как показали специальные исследования, не теряют своей всхожести после прохождения через пищеварительный тракт многих видов птиц. Таким образом, большинство наших воробьиных — дрозды, свиристели, синицы, снегири, вороны, сороки, грачи и многие другие птицы — настоящие «сеятели» большой группы растений. Этот способ расселения растений широко используется в тропиках, где распространителями семян являются плодоядные голуби, попугаи, туканы и т. д.

Наконец, нельзя забывать, что птицы наряду с млекопитающими и большинством беспозвоночных животных, обогащают почву органическими веществами за счет экскрементов, разложения трупов.

Огромный вред лесному хозяйству наносят растительноядные насекомые, уничтожающие иногда насаждения на громадных пространствах. Особенно опасно для леса массовое размножение насекомых, приспособленных к питанию частями деревьев, в которых протекает процесс фотосинтеза — листьями, хвоей. Эти насекомые (большей

частью чешуекрылые) в высшей степени специализированы к жизни в лесу. Многие из них тесно связаны с одним (или немногими) определенным кормовым растением (например, дубовая листовертка — с дубом).

О масштабах вредоносной деятельности насекомых свидетельствуют такие факты. Часто на огромных площадях после «нашествия» сибирского шелкопряда возникают «лесные пустыри». За последние 20—25 лет сибирский шелкопряд повредил на территории Сибири десятки млн. га хвойных лесов. Леспромхозы, организованные там, где, казалось бы, запасы древесины неисчерпаемы, за 2—3 года теряли всю сырьевую базу и вынуждены были перебазироваться. В результате вспышки массового размножения европейского елового пидилищника в Канаде в 40-х годах погибли почти $\frac{2}{3}$ деревьев белой ели и $\frac{1}{4}$ черной ели на площади 7500 км². Массовое размножение непарного шелкопряда в 1954—1956 гг. только в Башкирии привело к значительному ослаблению и частичному усыханию 1,4 млн. га лесов.

Значительный вред дубовым лесам нашей страны наносят боярышниковая и дубовая листовертки. Массовое размножение боярышниковой листовертки в 1955—1957 гг. вызвало значительные повреждения дубовых и ильменовых насаждений Среднего Дона на площади свыше 8000 га.

Ущерб, причиняемый лесному хозяйству насекомыми, усугубляется еще и тем, что многие из них (например, короеды, златки, усачи) разрушая кору, способствуют проникновению в растения грибковых заболеваний. Например, в Англии грибок, вызывающий «голландскую болезнь» вязов, распространяют и вносят в ткани растений два вида жуков-заболонников: взрослые жуки кормятся в свежей коре молодых веточек часто совершенно здоровых деревьев, а ходы, служащие для размножения, сооружают под корой ослабленных, отмирающих или срубленных деревьев.

Деятельность всего комплекса вредителей наносит лесному хозяйству огромные убытки. Общие потери, вызываемые только одними насекомыми-вредителями в лесах США, составляли, по оценкам экономистов, сделанным в 70-х годах, миллиарды долларов в год. Сотнями миллионов рублей измеряются ежегодные потери от вредителей и в лесном хозяйстве нашей страны. По мнению специалистов, убытки, причиненные вредными насекомыми, превышают ущерб, наносимый лесному хозяйству пожарами.

Разрушительная деятельность вредителей леса была бы еще более впечатляющей, если бы с ними не велась постоянная и упорная борьба. Обычно мероприятия по борьбе с насекомыми условно подразделяются на профилактические, предупреждающие массовые размножения вредителей, и истребительные, хотя резкой грани между ними провести нельзя. Все лесозащитные мероприятия (осуществляемые разнообразными методами и техническими средствами) имеют в конечном итоге общую цель — предупредить повреждение леса вредными организмами или снизить численность последних до хозяйственно-безвредной при их массовом появлении. Сообразно этому лесозащитные мероприятия включают в себя: лесной карантин и надзор за появлением вредителей; лесохозяйственные, механические, химические, биологические и биофизические методы борьбы, а также интеграцию биологических и химических средств защиты.

Химический метод борьбы с вредными насекомыми сейчас наиболее распространен. Однако при его применении все внимание обращается на вредителя, на борьбу с ним. То обстоятельство, что применяемое мероприятие отражается на всем составе фауны, в том числе и полезных животных, обычно не учитывается. Поэтому применение химического метода, если оно влечет за собой гибель полезной фауны, может, в свою очередь, вызвать бедствие не предусмотренное, а следовательно, и трудно

исправимое. Иногда при применении химического метода страдают даже сами защищаемые растения (ожоги, снижение урожайности у некоторых видов). Именно поэтому специалисты по защите растений указывают на необходимость глубоко продуманного применения химических мер борьбы.

Биологический метод борьбы, основанный на закономерностях межвидовых взаимоотношений, представляет большой практический и теоретический интерес, так как в данном случае человек пытается применить против вредителей некоторые из тех средств, которыми регулируется их численность в природе. Так, для искусственного сокращения численности вредных лесных насекомых используются насекомоядные птицы, летучие мыши, лягушки, жабы, ящерицы, а также домашние животные и птицы. Поскольку естественное количество упомянутых позвоночных животных обычно бывает недостаточно для подавления очага массового размножения вредных насекомых, человек старается повысить их концентрацию в районе очага. Лучше разработано использование насекомых (жуелиц, стафилин, карапузиков, божьих коровок, чернотелок и некоторых других жуков, стрекоз, хищных клопов, мух-ктырей и т. п.), и особенно паразитов (наездников, мух-тахин, кожеедов и др.).

В последние годы весьма интенсивно и успешно разрабатывается методика бактериологической борьбы с вредными лесными насекомыми, заключающаяся в искусственном вызывании в очагах их массового размножения таких бактериальных и вирусных заболеваний, как фляшерия, септицемия и полиэндрическая болезнь, а также различных грибных заболеваний.

Большинство упомянутых методов борьбы — лишь путь уменьшения вредоносности насекомых, численность которых уже резко возросла или возрастает. Иными словами, борясь с массовыми размножениями вредителей, человек борется со следствием, пытаясь контролировать его размеры, тогда как причина «вспышки», как правило, остается за пределами нашего внимания и возможностей «затормозить» или «погасить» ее в самом начале возникновения. Эти вспышки вызываются обеднением лесного биоценоза в результате хозяйственной деятельности (монокультура, которая упрощает биоценозы, ослабление лесов рубками, пожарами, химическим загрязнением среды, сокращением численности полезных насекомых и птиц и др.).

Поэтому в настоящее время принято считать, что для предотвращения вредной деятельности насекомых в лесу, их массового размножения необходимо создавать условия (или сохранять там, где они есть) определенного «равновесия» между растительноядными насекомыми и их естественными врагами — хищниками и паразитами. К числу таких естественных врагов растительноядных насекомых относится и большинство мелких лесных птиц.

Насекомоядные птицы как полезный компонент лесных биоценозов изучаются давно, однако общепринятой оценки их значимости все еще нет. Существующая оценка роли птиц в колебаниях численности беспозвоночных вообще и вредных лесных насекомых в частности спорна. Положение осложняется еще и тем, что птицы одновременно с уничтожением вредных насекомых нередко поедают и полезных животных, часто питаются и растительными кормами. Немаловажно и косвенное воздействие птиц на вредных и полезных животных. Поэтому оценивать роль того или иного вида птицы (или комплекса птиц) в лесу можно лишь на базе количественного под-

хода, на основе выявления поедаемой части населения жертв. Это будет строго научный подход.

Птицы образуют наиболее многочисленную группу наземных позвоночных животных, занимая среди них такое же важное положение, как насекомые среди беспозвоночных. То, что насекомые — наиболее многочисленная группа беспозвоночных, а птицы — превосходят по числу особей все остальные классы наземных позвоночных животных, обусловлено в обоих случаях громадным преимуществом, которое дает им способность летать.

По приблизительным расчетам, сейчас на земном шаре живет 100 млрд. птиц. И хотя еще недостаточно изучено питание позвоночных животных, можно утверждать, что никакие исследования не могут опровергнуть современное представление о птицах как о первых врагах насекомых.

Однако интерес к лесным птицам не ограничивается только их истребительской деятельностью. Некоторые из них, например куриные (глухари, тетерева, рябчики), кулики (вальдшнеп), лесные голуби, до сих пор представляют объекты спортивной охоты, которой занимаются многие тысячи любителей.

Особое значение приобретают птицы в лесах зеленых пригородных зон, в последние годы посещаемых миллионами отдыхающих. Эстетическое значение птиц здесь очень велико. Весенний лес без птичьих песен даже представить себе трудно.

Не случайно в последние годы врачи-психиатры, психологи стали рекомендовать природотерапию, в том числе «лечение лесом», как важный метод лечения некоторых форм нервных заболеваний, переутомления.

Наконец, птицы — одно из важных действующих звеньев живой оболочки земли — биосферы. И мы только подходим к изучению их биоценотической роли, которая, вероятно, наиболее значима в лесах.

Биоценоз представляет единое целое, и изменение по каким-либо причинам одного из его компонентов неминуемо вызывает соответственные изменения других. Естественно, что пространственная неоднородность лесной растительности, обусловленная различиями рельефа, гидрорежима, почвенно-климатических условий и т. д., создает для птиц сложную мозаику местообитаний, отличающихся условиями существования. Поэтому различные группировки (формации) лесной растительности — ельники, сосняки, дубравы, мелколиственные леса — имеют разный видовой состав и численность населяющих их птиц, иное размещение и межгодовую и сезонную динамику птичьего населения.

СПЕЦИФИКА СУЩЕСТВОВАНИЯ ПТИЦ В РАЗНЫХ ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗАХ

В чем же проявляется специфика условий существования птиц в отдельных лесных формациях? Как это отражается на мире пернатых? Прежде чем рассматривать эти вопросы, уместно напомнить, что основные требования птиц, как и всех других животных, к своим местообитаниям сводятся к следующему. Заселяемые угодья должны обладать определенным набором, обилием и доступностью необходимых кормов, удобными местами гнездования и укрытий от врагов и непогоды (не говоря о подходящих для соответствующих видов птиц климатических условиях).

Многоярусные лесные формации — это своеобразные многоэтажные дома для животных, в том числе и птиц, где каждый ярус — этаж населен различными, приспособленными к нему жильцами. Кроме того, многие виды животных (особенно птицы) могут заселять сразу несколько, а иногда и все этажи этого зеленого дома. Отсюда ясно, что территория, покрытая лесной растительностью, оказывается во много раз более заселенной животными, чем равный по площади открытый ландшафт, т. е. биологическая емкость лесных угодий значительно выше, чем безлесных пространств.

Богатство видовой состава птиц, их обилие зависят от многих особенностей леса как растительного сообщества. Очень большую роль играет ярусная структура древесных насаждений. Специальные исследования, проведенные в последние годы, убедительно показали, что чем сложнее структура лесного насаждения, чем более выражена в нем ярусность, тем большее число видов птиц в нем обитает и тем выше плотность их населения.

Весьма важен и видовой состав древостоя, который в значительной степени определяет всю экологическую обстановку в лесу. В частности, средообразующая роль господствующих пород древостоя сказывается и на характере ярусности. Например, хвойные леса в связи с малым количеством света, пропускаемого плотными, сомкнутыми кронами в нижние яруса леса, не имеют хорошо выраженного подлеска и подроста, поэтому видовой состав птиц, заселяющих кустарниковый ярус, здесь обеднен.

У каждой древесной породы свое внешнее строение, или архитекtonика (форма кроны, тип ветвления, направленность ветвей и т. д.), оказывающее существенное влияние на возможность гнездования птиц. Крупные хищные птицы (беркут, орлан-белохвост), аистообразные (белый и черный аисты) строят тяжелые гнезда только на горизонтально расположенных толстых сучьях или на деревьях с плоской вершиной. Таким требованиям отвечают сосна, лиственница,

дуб. На елях, у которых вершина остроконечна, а ветви направлены вниз, гнездование этих видов практически невозможно. Вместе с тем в густой кроне ели охотно гнездятся мелкие воробьиные, поскольку здесь гнезда легко маскируются и хорошо защищены от ветра и осадков, тогда как открытая ажурная крона сосны, ее гладкая в верхней части поверхность ствола и ветвей оказываются неудобными для укрытия и закрепления гнезд. Наконец, с каждым видом деревьев и кустарников, как источником питания (почки, побеги, семена, ягоды), связаны определенные комплексы беспозвоночных животных, с которыми у птиц имеются тесные трофические связи. Особенно консервативны они у узкоспециализированных птиц — стенофагов (кедровок, клестов, свиристелей и т. п.). Таким образом, видовой состав растительного покрова оказывается одним из главных факторов, определяющих состав, плотность и особенности размещения лесной авифауны.

Для лесных птиц важны также сомкнутость крон и полнота древостоя, которые в большей мере определяют микроклимат, обилие растительных и животных кормов, возможность быстро скрыться от опасности. Не менее существенное значение имеет возраст леса, поскольку им определяется структура лесных насаждений. В молодых лесах слабо выражена ярусность, практически отсутствуют дупла, высота деревьев не велика. Все это не позволяет гнездиться здесь дуплогнездникам, видам, устраивающим гнезда на большой высоте. Напротив в спелых и перестойных лесах больше птиц, гнездящихся в дуплах, высока численность видов, использующих для сбора корма или гнездования высокие деревья. Например, по наблюдениям, в центре европейской части СССР подавляющее число крупных пернатых хищников устраивает гнезда на деревьях не ниже 28—30 м. В дуплах старых деревьев гнездятся некоторые совы, лесные голуби — клинтухи и даже водоплавающие — гоголь и крохали.

Различная лесная растительность может менять характер увлажнения почвы и наземного растительного слоя, а также влажность воздуха. В густых лесах, с большой сомкнутостью крон (ельники, буковые леса), преобладающая часть осадков задерживается в кронах, стволах, подросте и затем испаряется. Количество влаги, достигшее земли, невелико. Испаряющаяся влага, в свою очередь, задерживается кронами, и после дождей в этих лесах длительное время наблюдается повышенная влажность воздуха. В редкостойных лесах эти процессы более сглажены и режим влажности существенно не отличается от открытых пространств.

Особый характер имеет в лесу снеговой покров. При снегопадах значительная часть снега задерживается на ветвях деревьев, особенно хвойных, что приводит к образованию снежных шапок, комков

снега или так называемой «кухты». Толстый слой снега на кронах препятствует поиску корма зимующим птицам, в частности воробьиным. Поскольку снег задерживается ветвями, он ложится на почву неравномерно: под кронами и у стволов долго остаются бесснежные, а затем малоснежные участки. Мощность снегового покрова и продолжительность его залегания зависят от состава древостоя и сомкнутости крон. Например, в Подмосковье в одни и те же сроки наблюдений в разных типах лесных насаждений отмечалась следующая толщина снегового покрова, см: в ельниках — 25, сосняках — 42, березняках — 57, дубравах — 60. Разница в датах схода снегового покрова между березняками и ельниками составляла почти две недели (16/IV и 2/V). Следовательно, весенние фенологические явления в лесах разного состава и структуры заметно отличаются, поэтому и сроки их заселения прилетающими птицами оказываются весьма различны.

Таким образом, условия существования птиц в лесах различны в зависимости от состава и структуры лесного насаждения. Комплекс птиц, приспособленный к обитанию в определенных лесных формациях, сформировавшийся в результате длительной сопряженной эволюции всех компонентов лесного биоценоза, в настоящее время определяют экологические связи отдельных видов птиц с конкретными растительными группировками. Поэтому знание специфики кормовых, защитных, микроклиматических условий различных типов лесов и лесных формаций позволяет представить причины, лежащие в основе особенностей видового состава и плотности населения лесных птиц.

Рассмотрим экологическую обстановку в наиболее широко распространенных лесных группировках. В нашей стране большая часть лесопокрытой территории относится к тайге, которая южнее через зону смешанных лесов местами переходит в широколиственные леса. Последние произрастают в европейской части страны и юге Приморья. Кроме того, в горных системах Кавказа и Средней Азии находятся как широколиственные, так и хвойные горные леса.

Тажные хвойные леса представлены различными формациями: темнохвойными, преимущественно еловыми и пихтовыми, и светлохвойными лиственничными лесами. На обедненных песчаных или заболоченных почвах произрастают сосняки.

Еловые леса — древняя лесная формация, характеризующаяся весьма своеобразной экологической обстановкой. Несмотря на то что они расположены в основном в северной части умеренных широт, здесь обитает много беспозвоночных и прежде всего различных насекомых, которыми питается большинство птиц и выкармливает птенцов. Весьма разнообразны и многочисленны в темнохвойной тайге жуки (долгоносики, короеды, златки, некоторые пластинчатоусые и др.), двукрылые, перепончатокрылые и паукообразные. Например, на 1 га травяно-мохового покрова ельника в Ленинградской обл. было насчитано около 125 млн. насекомых и паукообразных. Огромное количество беспозвоночных обитает на стволах, ветвях, под корой и в древесине.

Особенно высока численность вредителей древесины на опушках, вырубках и их периферии.

Ель как кормовое растение играет в жизни птиц очень большую роль. Они используют главным образом ее семена, а также почки и меньше хвою. В северной тайге большой урожай семян ели бывает 1 раз в 5—7 лет, в средней полосе европейской части СССР в 3—5 лет. Запасы еловых семян в годы высокого урожая составляют от 10—15 кг/га на севере до 70—90 кг/га в средней полосе. С елью как кормовым растением связано много видов птиц. У некоторых, например, клестов-еловиков эти связи оказываются очень тесными. В этом случае распространение ели определяет и распространение клестов, а колебания урожая семян лежат в основе изменений численности и пространственного размещения этих птиц. Широко известны кочевки клестов в поисках районов с достаточным обилием основного корма. Ряд других видов используют семена ели только в определенные сезоны года, чаще осенью, зимой и весной. К таким птицам относятся синицы, чиж, большой пестрый дятел. И в этих случаях численность птиц и их осенне-зимние размещения зависят от характера урожая еловых семян. Весной после высыпания семян из шишек на снег, а затем землю ими кормятся многие другие виды птиц. Кроме семян, птицы (различные вьюрковые — чижи, шуры, снегيري и т. д.) охотно поедают цветочные почки ели. В Сибирской тайге огромное кормовое значение имеет кедровая сосна, высококалорийные семена которой так же, как и ели, обеспечивают благополучие большого числа птиц. Теснейшую связь с этим растением имеет кедровка, в годы урожая кедровых орешков ее численность резко повышается. В это время запасы орешков могут достигать 3000 кг/га; ими кормятся также дятлы, поползны, отчасти шуры.

Помимо семян хвойных деревьев, в тайге периодически наблюдаются высокие урожаи семян березы, обычного спутника хвойных пород (до 13 кг/га в условиях Ленинградской обл.). Семенами этого дерева, а также ольхи питаются летом большие стаи чечеток, чижей, некоторых синиц, а весной их охотно подбирают с земли зяблики, юрки, коноплянки и др.

Необходимо иметь в виду, что урожаи семян древесных растений бывают далеко не ежегодно. Выше уже указывалось на периодичность плодоношения ели. Береза и ольха в Подмоскovie обычно хорошо плодоносят 1 раз в 2 года. Поскольку урожайные годы разных пород часто не совпадают, то для птиц наиболее благоприятны смешанные лесные насаждения, где можно переходить при недостатках одного корма на другой.

Важную роль среди растительных кормов тайги играют ягоды: черника, вороника, брусника, земляника, голубика, малина, клюква. Запасы таких кормов в разные годы колеблются: черники в ельниках — от 300 до 760 кг/га, в березняках — от 180 до 860 кг/га; брусники в сосняках — от 190 до 480 кг/га, а малины — от 854 до 1500 кг/га (Кировская обл.); урожай клюквы — 3—5 т/га (Томская обл.). В годы высокого урожая ягодами кормятся различные воробьиные птицы, тетеревиные и даже некоторые утки. Следует, однако, учесть, что в условиях тайги высокие урожаи этих растений бывают не ежегодно и это определенным образом сказывается на численности и особенно на размещении птиц. Роль ягодного корма возрастает весной, когда сохранившиеся под снегом ягоды клюквы, вороники, отчасти брусники оказываются весьма важными для нуждающихся в калорийном и витаминизированном питании пернатых обитателей тайги.

Запасы животных кормов в тайге также велики. Хотя основная масса таежных птиц, в первую очередь воробьиных, питается беспозвоночными, они практически не

испытывают недостатка в этом виде кормах, за исключением ситуаций, которые складываются при крайне неблагоприятных погодных условиях. Так, недостаток, а точнее недоступность беспозвоночных, может быть вызван поздними заморозками, снегопадами, чрезмерно дождливой и холодной погодой. Наоборот, сильная и продолжительная засуха может вызывать уменьшение численности влаголюбивых насекомых. Во всех случаях насекомоядные птицы могут временно оказаться в условиях недостатка основных кормов. Иногда это может вызвать даже гибель птенцов или отдельных взрослых птиц. Однако подобные явления скорее исключение, чем правило.

Условия существования птиц в лиственных лесах, занимающих огромные пространства Центральной и Восточной Сибири, до сих пор изучены очень слабо, однако многое свидетельствует, что они менее благоприятны, чем в темнохвойных еловых и пихтовых лесах европейской части СССР, Западной Сибири и Дальнего Востока. Расположенные в условиях сурового континентального климата, характеризующегося здесь меньшим количеством тепла, более коротким вегетационным периодом, резкой суточной амплитудой температур, лиственные леса не обладают большими кормовыми ресурсами, особенно насекомыми. Существенную роль играет слабовыраженная яркость лиственных лесов, однообразие древесного и наземного растительного покрова на огромном пространстве. В результате эти леса имеют обедненный видовой состав и низкую численность населяющих их птиц. Последнее подчеркивается всеми специалистами орнитологами, изучающими пернатое население нашей страны. Общее обилие птиц в лиственной тайге в 2—3 раза меньше, чем в темнохвойной.

Смешанные и широколиственные леса, сменяющие тайгу в южных районах, представляют птицам значительно более благоприятные возможности обитания и успешного размножения. В основе этого лежит несколько причин. Широколиственные леса произрастают в той климатической зоне, где наблюдается оптимальное соотношение тепла и влаги — двух «китов», на которых держится благополучие всего органического мира и в первую очередь растительности. В результате — высокая продуктивность растительных и животных сообществ. Было подсчитано, что в европейской тайге биомасса растительности составляет $15\,000\text{—}25\,000\text{ т/км}^2$, а животных — приблизительно 20 т/км^2 ; те же показатели для дубрав составляют соответственно $25\,000\text{—}40\,000\text{ т/км}^2$ и $80\text{—}120\text{ т/км}^2$. Естественно, что в этих условиях запасы животных и растительных кормов, которые могут быть использованы птицами, значительно больше, чем в тайге. Очень важно и увеличение разнообразия кормовых объектов в смешанных и широколиственных лесах, что связано с богатством видового состава растительности и животного мира. Особенностью среды обитания птиц здесь является сильная расчлененность лесных массивов открытыми участками (сельскохозяйственными угодьями, дорогами, вырубками и т. д.). Во многих местах эти леса превратились в островные. Известно, что самое большое разнообразие птиц (как и всей фауны) и высокая их численность наблюдаются в пограничной полосе различных угодий. В лесах такие места — опушки или полосы контакта различных по составу насаждений. Именно здесь могут совместно обитать виды, свойственные различным природным комплексам или использующие сразу несколько типов угодий. Например, многие хищные птицы (соколы, коршуны), охотясь на лугах, полях или в поймах, гнездятся на высоких деревьях в опушечной зоне леса. Некоторые воробьиные птицы (луговой чекан, серая славка) связаны с кустарниками на лугах или высокотравьем. Они же охотно поселяются и на опушках, поскольку кормовая территория здесь соседствует с хорошими укрытиями. К тому же на опушках обильнее представлены насекомые. Все это обуславливает в островных лесах повышенную численность птиц.

Важное значение играет в широколиственных лесах разнообразие защитных условий. В связи с присутствием в древостое дуба увеличиваются возможности устройства в его кроне больших и тяжелых гнезд крупных птиц (хищников, аистов). Здесь много дупел как естественных, например в липе, дубах, так и выдолбленных дятлами в липе, осине, ольхе. Поэтому благоприятные возможности для гнездования имеют здесь птицы-дуплогнездки. Хорошо развитые нижние ярусы леса в виде обильного подроста и подлеска из различных кустарников обеспечивают существование птиц, гнездящихся на этих растениях (славок, сорокопутов, дроздов и др.). Густые кроны лиственных деревьев предоставляют укрытие от опасности и непогоды.

Таким образом, различные лесные формации, несмотря на ряд общих черт, характеризуются многими специфическими условиями природной обстановки. В конечном счете это определяет особенности состава, распределения и обилия лесных птиц каждого конкретного местообитания. Формируются группировки птиц, тесно связанные с определенным типом лесной растительности, его структурными и возрастными вариантами. Птицы составляют одно из звеньев сложной природной системы растительных и животных организмов и поэтому чутко реагируют на любое изменение каждого звена этой системы. Доступность птиц для наблюдений и тесные экологические связи с растительностью как средой обитания делают их чуткими индикаторами даже незаметных для человека изменений лесных ландшафтов.

ГЛАВА II



ОЧЕРКИ ЭКОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ОБЫЧНЫХ ЛЕСНЫХ ПТИЦ

Лес предоставляет чрезвычайно разнообразные условия для жизни самых различных животных. Поэтому он и населен значительно плотнее, чем соседние с ним открытые пространства. Однако в лесу каждый вид занимает «свое» определенное место (ярус обитания) и для его жизни важны в первую очередь определенные конкретные условия, складывающиеся в тех или иных местах. Поэтому для понимания общих закономерностей распространения птиц надо знать условия, необходимые для жизни отдельных видов (их экологию).

Точно так же роль птиц в жизни леса складывается из незаметной, но незаменимой для существования лесного биоценоза деятельности отдельных видов. Даже в кажущемся для непосвященного человека однообразии мелких лесных птиц внимательный наблюдатель легко подметит, что при всей схожести, например синиц, каждый из их видов чем-то рознится от других в повадках, местах сбора пищи и т. п.

Нет двух видов, абсолютно одинаковых по своим потребностям, а следовательно, и значение каждого из них в жизни лесных растений будет различным. Между каждым видом и окружающей его биотической средой (растениями, животными) сложились определенные биоценотические связи (одни животные являются кормом для птицы, но другие сами могут ее съесть, какие-то растения предоставляют птице укрытие и место для постройки гнезда, а их семена птица, поедая, уничтожает или, наоборот, способствует их расселению и т. п.). Связи эти взаимны и сложны. Поэтому, чтобы понять значение лесного орнитоценоза в жизни леса, надо изучить биоценотические связи отдельных птиц, т. е. узнать их функции (экологиче-

скую нишу) в системе организации жизни леса: где живут, кого едят и т. п.

Обратимся лишь к тесно связанным с лесом наиболее обычным видам.

РЯБЧИК

Рябчик — некрупная куриная птица. Его длина 35—44 см, масса около 400 г. Окраска буровато-серая, бока с рыжими и темными поперечными пестринами. Самец немного крупнее и отличается от самки черной окраской горла с белым ободком; на голове у него хохолок. Радужина глаза каряя, клюв серовато-черный, а когти черно-серые.

Распространена эта птица по всей лесной полосе от западных границ Советского Союза до Колымы, Охотского побережья, Сахалина и Приморья. Это типичная лесная птица, избегающая разреженных древостоев и очень редко появляющаяся на открытых местах. Предпочитает большие массивы темнохвойных лесов с небольшими вырубками, заросшими ольхой или березой, осиной и другими мелколиственными породами. Большую часть времени рябчик проводит на земле. Он ловко бегаёт по захламленной валежником лесной подстилке, легко взбирается на поваленные деревья и пни, протискивается сквозь густой подлесок и подрост. При опасности взлетает на дерево и затаивается где-нибудь на ветке в средней части кроны. Взлетая, шумно хлопает крыльями (отчего растерявшийся хищник обычно не успевает схватить «высочившую» прямо «из-под носа» птицу), но потом летит бесшумно, ловко лавируя среди ветвей, держась обычно на высоте в полдерева.

Большую часть года рябчики живут парами, придерживаясь занятию участка леса, только в послегнездовой период совершая небольшие, связанные с сезонной сменой кормов, кочевки. Когда весной на необлесенных южных склонах появятся проталины, они начинают токовать. Каждый самец токует около своей самки. Образование пар у них происходит осенью — в период листопада (в это время в лесу часто можно слышать «осенний» свист рябчиков). Однако брачных игр самцов и самок осенью не бывает.

Во время токования самец распускает веером хвост, взъерошивает перья хохолка, надувается и чертит на снегу замысловатые узоры, волоча за собой концы низко опущенных крыльев и делая на ходу резкие повороты то в одну, то в другую сторону. Время от времени он издает протяжный тонкий свист, напоминающий писк синиц. Самка, которая обычно держится поблизости, бежит на свист самца, отвечая ему более низким и отрывистым свистом. Токуя, самцы из

соседних пар, с шумом перелетая с дерева на дерево, вызывают друг друга на поединок. Присутствия поблизости соперника рябчик не терпит: с воинственным видом он спешит к нарушителю своих владений и гонит его прочь со своего участка.

Вскоре после спаривания, как только в лесу появляются свободные от снега пятна голой земли, самка выбирает в сильно захламенном участке, среди бурелома и валежника, удобное место, чаще всего у основания пня или крупноствольного дерева, где снег сходит раньше, и приступает к устройству гнезда. Гнездо рябчика — небольшая ямка во мху или мертвом растительном опаде, которую самка выстилает сухими стебельками, листьями или мелкими прутиками. В кладке обычно 8—10, но иногда и больше (до 15) буровато-желтых с редкими красно-бурыми пятнышками яиц. Насиживает их только самка в течение трех недель. На протяжении суток она по многу раз переворачивает каждое яйцо, меняя таким образом температуру и режим инкубации. Роль самца в это время, по-видимому, заключается в том, что он несет где-то поблизости от гнезда «дозорную службу», подавая в случае необходимости сигнал об опасности. Рябчики — моногамы; самец оставляет самку только на время линьки, начало которой совпадает с вылуплением птенцов.

Птенцы покидают гнездо в первый или второй день жизни; в возрасте 5—6 дней они уже могут перепархивать на небольшие расстояния, а в 10—11 дней взлетают с земли на деревья. И если масса только что выравшегося из скорлупы птенца составляет 13—14 г, то через месяц — превышает 200 г. С первых часов по оставлению гнезда цыплята начинают склевывать корм, указанный им матерью. Вначале это муравьи и их куколки, гусеницы чешуекрылых, личинки и имагинальные фазы развития других насекомых, пауки. Потом к животным кормам начинает примешиваться и растительная пища — плоды различных лесных кустарников, ягоды, семена трав. Позже подросшие птенцы поедают исключительно растительные корма.

Гибель кладок и отход молодняка у рябчика чрезвычайно высоки, особенно в осваиваемых человеком лесах. От хищников и весенних холодов в малообжитых таежных лесах в разные годы гибнет от $\frac{1}{10}$ до $\frac{1}{3}$ яиц. В рекреационно используемых пригородных лесах и там, где регулярно пасется скот, гнезда с кладками погибают практически полностью. Но даже там, где антропогенное влияние не имеет столь существенного значения, из 6—8 птенцов выводка к осени остается лишь 3—4.

В двухмесячном возрасте птенцы неотличимы по размерам от взрослых, лишь перья на голове легко выдают их. Вскоре линька завершается полностью, и молодые птицы начинают вести самостоятельную жизнь. Поздней осенью и зимой взрослые птицы обычно

держатся парами, а молодые — поодиночке или небольшими группами (3—6 особей); лишь иногда образуются стайки в 7—15 птиц.

Осенью после выпадения снега молодые и взрослые птицы переселяются из глухих темных участков леса, где они кормились на земле, на заросшие вырубki, в долины ручьев и рек с обилием ольхи и березы. Здесь они ведут исключительно древесный образ жизни, кормясь до самой весны почками и сережками мелколиственных пород. Спят рябчики на нижних ветвях елей или под их кронами на земле. После установления глубокого снежного покрова птицы ночуют в снегу: когда не очень холодно, устраиваются на ночлег в поверхностных углублениях снега — лунках, в крепкий мороз спят в глубоких снежных норах, каждый раз закапываясь на новых местах. Место ночевки в «снежной постели» — участки леса с наиболее глубоким и рыхлым снегом (небольшие поляны, просеки, старые заброшенные летние дороги). Обычно птица идет, выбирая место, а потом закапывается, медленно погружаясь в толщу снега. Если снег глубокий и очень рыхлый, рябчики нередко «ныряют» в него с разлета. Оказавшись под снегом, птица делает довольно длинную подснежную нору (до 1—1,5 м), в конце которой и засыпает. Снег — прекрасная перина, предохраняющая рябчика от холода в самый лютый мороз. Как показали детальные исследования, разница между температурой подснежной «спальни», где находится птица, и воздуха в лесу тем значительнее, чем сильнее мороз. В этом случае эффект слабой теплопроводности снега сказывается в наибольшей мере. Напротив, при отсутствии мороза (минус 1—3°C), когда в снегу температура поднимается выше нуля, он подтаивает и подснежное убежище становится непригодным для использования, рябчики отсиживаются в неглубоких ямках под кустами и около деревьев.

По телеметрическим измерениям А. В. Андреева и А. В. Кречмара в северо-восточной Сибири в декабре 1974 г., когда держались устойчивые морозы (—48°C), а снег был неглубок («потолок» снега над «спальней» рябчика составлял всего 4 см), температура в подснежном убежище составляла минус 10—11°C. В самую студеную пору (в январе — феврале) птицы проводят в снежных норах не только ночь, но и большую часть дня, лишь утром ненадолго вылетая на кормежку.

С наступлением весны, когда в лесу начинают появляться проталины, рябчики перемещаются в глухие с преобладанием ели таежные участки. Их пища в эту пору — набухшие почки и молодые листья мелколиственных деревьев и кустарников, свежие побеги брусники, черники и других кустарничков, листья травянистых растений и перезимовавшие под снегом плоды и ягоды, а также семена. В размельчении и перетирании столь грубой растительной пищи важное

значение имеют небольшие твердые частицы — гастролиты, всегда присутствующие в мускульном желудке птицы осенью, зимой и весной. Запас гастролитов рябчики, как и другие куриные, регулярно пополняют, склевывая камешки, которые они находят возле вывороченных с корнями деревьев, на берегах лесных ручьев и речек, по проселочным дорогам. Во второй половине лета роль гастролитов в известной мере выполняют костянки черемухи, костяники, шиповника, кедровые орешки и т. п.

На территории нашей страны рябчик издавна был важнейшим объектом промысла. В настоящее время он почти повсеместно утратил всякое промысловое значение и служит второстепенным объектом спортивной охоты. Однако если не принять повсеместных и действенных мер к поднятию его численности, то в недалеком будущем его не придется не только стрелять, но и видеть на спортивных охотах (во всяком случае в лесах европейской части нашей страны).

ВАЛЬДШНЕП

Вальдшнеп — довольно крупный кулик. Его длина 34—38 см, а масса 270—300 г. Клюв у птицы очень длинный (7—8,5 см) и сильный, а вот ноги — довольно короткие для куликов. Спинная сторона ржавчато-бурая с темными и светлыми пестринами; брюшная — серая с коричнево-бурыми поперечными полосами. Большие темно-коричневые глаза несколько смещены к затылку. Клюв бурого цвета, а когти темно-бурые.

Вальдшнеп — перелетная птица. На территории Советского Союза он гнездится в лесных зонах (за исключением северной части сибирской тайги и Камчатки), а также в Крыму и на Кавказе. Зимует на юге Европы, в Северной Африке и на юге Азии. Небольшое количество птиц зимует и в нашей стране (Кавказ, Средняя Азия).

В отличие от большинства других куликов вальдшнеп гнездится в густых смешанных или лиственных лесах, предпочитая пониженные сырые участки, заросшие ольхой и осинкой. Весной на местах гнездования птицы появляются рано — еще в лесу лежит снег и только на южных склонах, поросших кустарником, и больших лесных полянах появились первые проталины. Через неделю после прилета птицы вечерами уже начинают «тянуть». Токовой полет (знаменитая «тяга») происходит после захода солнца. В сгущающихся сумерках, когда умолкают голоса дневных певцов, но еще слышны песни зарянки, горихвостки, певчего дрозда, чуть выше вершин деревьев появляется силуэт птицы с опущенным вниз длинным клювом — это самец вальдшнепа. Полет его замедленный, неуверенный — птица не летит, а тянется — «тянет». Подлетая к границе древостоя и откры-

того пространства, птица издает звучное «к-ци» — цикает, потом, пролетая над лесной поляной, зарастающей вырубкой, издает чрезвычайно своеобразное глухое «хррр» — хоркает. Вслед за первой птицей через некоторое время появляется следующая: интенсивное токование продолжается, например, в средней полосе европейской части СССР, пока не стемнеет. По-видимому, каждый вальдшнеп имеет определенный маршрут токового полета.

Прячущаяся в кустарниковых зарослях на краю лесной поляны самка отвечает токующему самцу. Заслышав ее крик, самец садится на землю и начинает ухаживать, однако это ненадолго. Вальдшнепы — полигамы и уже на следующий день пара распадается. Тяга обычно продолжается до начала — середины июля.

Гнездо самка строит по сырым участкам леса у края вырубки, в лесистой балке, верховье оврага, на краю поляны, густо поросшей кустарником, или в разреженном участке древостоя. Гнездо представляет углубление в поверхностном слое мертвого лесного опада, выстланное прошлогодней листвой и небольшим количеством сухих травинок и стебельков. Чаще оно располагается под елочками, папоротником, густым кустиком подлеска. Обычно в кладке 4 серовато-белых с рыжеватыми и сероватыми пестринами яйца. Самка кладку насиживает в течение трех недель, почти не покидая гнезда: лишь в сумерки недолго кормится. Птенцы вылупляются почти одновременно, но остаются в гнезде около суток. В это время они совершенно беспомощны, поэтому самка в случае опасности обычно уносит птенцов из гнезда. Птица либо бегом перетаскивает по очереди птенцов в клюве, либо летит, зажав его между телом и приподнятыми ногами.

Когда птенцы начинают самостоятельно передвигаться по земле, вся семья перебирается в ближайшее глухое, но кормное место (заросшая окраина болотца или лесного озера, берег реки или ручья), где самка водит птенцов еще месяц, пока они не начнут хорошо летать и не научатся самостоятельно добывать пищу. Птицы в это время осторожны и молчаливы, увидеть их можно только случайно. О их присутствии свидетельствуют следы проколов, сделанные клювом на грязи по берегам водоемов, а также отпечатки лап на местах ночного водопоя и купания на открытых мелководных участках водоемов в лесу.

Вальдшнепы очень скрытны, предпочитают перелетать на небольшие расстояния, хотя летают они быстро, лавируя между деревьями. Днем птицы обычно прячутся среди валежника, в густых зарослях подлеска и других укрытиях. В глухих участках леса держатся и самцы во время линьки, начинающейся по окончании тяги.

Отлетать к местам зимовки птицы начинают только незадолго до первых заморозков и выпадения снега. Во время осеннего пролета

вальдшнепы, которые теперь избегают глухих участков леса и держатся по опушкам, иногда встречаются даже в городских садах, а в местах, наиболее богатых кормом, они скапливаются в большом количестве, образуя, по охотничьей терминологии, «высыпки».

Способ охоты вальдшнепа своеобразен — основную часть пищи птица добывает в илстых отложениях лесных ручьев и рек, в почве на берегах озер и болот, в лесной подстилке, куда она погружает клюв и, ориентируясь на осязание (чувствительным кончиком клюва), находит и извлекает оттуда различных почвенных беспозвоночных. Добытая пища состоит исключительно из дождевых червей, личинок двукрылых, щелкунов и других жуков, гусениц бабочек, имаго различных насекомых, а также пауков. Осенью и весной в питании вальдшнепа появляются в небольшом количестве семена лесных околоводных растений, плоды голубики, рябины, а также побеги и корешки различных растений.

Вальдшнеп (как и многие другие кулики) — классический объект чисто любительской, спортивной охоты, но, чтобы он им и остался, его добычу следует строго регламентировать во времени. Так, охота на «тяге», несомненно, сильно нарушает нормальный процесс размножения вальдшнепов, снижает репродуктивные возможности популяции, увеличивая число холостующих самок. Поэтому рациональным методом охоты на этот вид должна считаться только осенняя охота «на высыпках».

ЧИРОК-СВИСТУНОК

Это — мелкая утка, длина ее 33—39 см, а масса всего 200—400 г. В окраске птиц хорошо выражен половой диморфизм. Самец имеет яркую раскраску. Голова, горло и верхняя часть шеи у него спереди рыжевато-коричневые. От глаз по бокам головы тянутся синевато-зеленые с медно-красным отливом широкие полосы, соединяющиеся на затылке. Передняя часть спины и бока серые с поперечными темными волнистыми полосками. Середина и задняя часть спины буровато-серые.

На крыле двуцветное зеркальце: снаружи бархатисто-черное, затем (к спине) металлически-зеленое. Брюшная сторона — беловатая, а в верхней части груди и на зобу — рыжеватая с небольшими буровато-черными пятнами. Самка — темно-бурая с рыжеватыми пестринами; зеркальце на крыле у нее зеленое, а брюшная сторона — беловатая. Радужина глаза — бурая, клюв — черновато-серый, когти — темно-бурые.

В Советском Союзе чирок-свистунок встречается почти на всей территории, за исключением Средней Азии и южной части Казахста-

на, северного «побережья» тундры и крайней северо-восточной части нашей страны (Чукотка). Чаще всего свистунка в период размножения можно встретить на небольших болотах и озерах в глубине леса, не избегает он и разнообразных мелких богатых растительностью водоемов вдалеке от больших древостоев. Однако наиболее многочислен свистунок в лесной и лесостепной полосе.

Свистунок, обитающий на территории СССР, — перелетная птица, зимующая в Западной Европе, Средиземноморье и на юге Азии. К местам гнездования птицы прилетают ранней весной: в начале марта — на юге нашей страны, в первой половине мая — на севере. Летят они ночами, останавливаясь на день на речных разливах, а там где вода уже спала — среди надводной растительности у берегов водоемов. Прилетают чирки уже парами, которые образовались еще на зимовках. И хотя во время пролета птицы держатся стаями (это позволяет некоторым не в меру ретивым охотникам ратовать за весеннюю охоту, полагая, что функция самца сводится лишь к оплодотворению самки), отстрел в это время и сразу по прилете на «место» части селезней заметно снижает репродуктивные потенции популяции.

Вскоре по прилете можно наблюдать и токование: селезень то опускает в воду клюв, а затем быстро поднимает голову вверх, то поднимается почти вертикально над водой, а потом «ложится» на воду, вытягивая вперед клюв, сопровождая «танец» специфическими звуками. Голос селезня в это время — короткий, отрывистый низкий свист; у самки — высокое визгливое криканье. Весной селезни часто преследуют «чужих» самок, из-за чего между самцами вспыхивают драки. Несмотря на это, пары свистунков устойчивы и селезни не покидают своих уток до начала линьки.

Через 2—3 недели после прилета в зависимости от состояния погоды чирки-свистунки начинают строить гнезда. Сопровождаемая самцом самка выбирает близ какого-то водоема сухое место под прикрытием пучка высокой травы, кустика или деревца. Обычно это небольшое углубление в земле, которое самка выравнивает, выскребая его лапами, и выстилает сухими стебельками трав. Диаметр гнезда 14—18 см, диаметр лотка 12—15 см, а его глубина около 10 см. На следующий день после окончания строительства гнезда сносится первое яйцо. Обычно в кладке 7—11, но чаще 8—10 белых яиц. Первые 2—3 яйца самка откладывает в «плоское» гнездо, а затем по мере снесения последующих яиц выщипывает у себя пух и строит из него вокруг гнезда валик, достигающий 5—6 см высоты.

В течение яйцекладки и в первые дни после начала насиживания селезень находится поблизости от самки, голосом предупреждая ее об опасности. Но вскоре после начала насиживания, селезни оставля-

ют самок, объединяются в стаи и начинают перемещаться в глухие труднодоступные места. Иногда протяженность таких передвижений составляет сотни километров, и местами они принимают характер настоящих перелетов. Обычно их маршруты заканчиваются на водоемах с обширными непролазными зарослями, где скапливается огромное количество селезней, а также холостых самок. Здесь и происходит линька, которая у утиных птиц протекает очень бурно: в результате выпадания маховых перьев птицы на 20—25 дней теряют способность к полету и только недоступность избранных ими на это время мест — единственная их защита.

Насиживает в течение трех недель одна самка. Птенцы выклевываются не все сразу, а в течение 3—14 часов. После того как они обсохнут, утка отводит их на ближайший мелководный водоем с густо заросшими берегами. С первого же дня жизни утята прекрасно ныряют и плавают, хорошо бегают. По мере роста их способность нырять утрачивается. В месячном возрасте птенцы уже могут летать. С этого времени выводки начинают перелетать с водоема на водоем в поисках корма и лучших укрытий. Еще через некоторое время выводки сбиваются в стаи и перемещаются на большие водоемы; постепенно начинается отлет к местам зимовок. Обычно в центре европейской части СССР осенний отлет свистунков начинается в конце августа; с начала сентября показываются пролетные чирки, затем основная масса этих птиц летит до двадцатых чисел октября, после чего попадают лишь редкие отдельные стайки.

Питается свистунок как растительной, так и животной пищей, основу которой составляют вегетативные части различных водных растений. Летом часто ловит личинок комаров и других двукрылых, а также имаго водных и околводных насекомых, поедает и моллюсков. Из растительных кормов в пище летом преобладают семена различных видов осок и рдестов, вегетативные части рдестов и ежеголовки.

Как и другие благородные утки, чирок-свистунок — ценнейшая водная дичь нашей фауны и при разумной охоте, сочетающейся с мероприятиями по его охране во время гнездования, «щадящих» нормах отстрела на пролете и местах зимовок, численность этой птицы можно значительно увеличить.

ПУСТЕЛЬГА

Пустельга — маленький сокол. Его длина 31—38 см, масса 180—240 г. Самцы немного мельче самок. Спинная сторона самца красновато-коричневая с круглыми бурыми пестринами, брюшная — охристая с бурыми продольными отметинами; голова серая или сизая. Самка отличается тем, что спинная сторона тела у нее ржавчато-ры-

жая с бурыми поперечными полосами, а голова рыжая с бурыми черточками (т. е. почти одноцветная со спиной). Радужина глаза темно-бурая, клюв синевато-черный, а когти черные.

Населяет пустельга разнообразные ландшафты от тайги и лесотундры до гор и пустынь, но наиболее обычна она в лесах (кроме глухих сомкнутых участков больших массивов), лесостепи, горных лесах, парках, садах, полезащитных и придорожных лесонасаждениях в степи. В нашей стране она распространена почти везде, за исключением тундры, самых северных окраин тайги, а также наиболее удаленных окраин Дальнего Востока.

В СССР пустельга — перелетная птица. Весной у мест гнездования появляется вскоре после прилета грачей; в европейской части — обычно в середине апреля. Вскоре после прилета можно услышать ее звонкое «ки-ки-ки» или «кли-кли-кли», а где-нибудь над полем увидеть высматривающую добычу птицу, которая на небольшой высоте «трясется» в воздухе на одном месте — несколько опустив к земле хвост и часто взмахивая крыльями.

При прилете на место гнездования каждая пара завладевает определенной территорией. По наблюдениям М. Шрабба (Shrubb, 1982), в Сусексе (Англия) гнездовой участок пары пустельг колеблется от 216 до 420 га, из которых 60—140 га птицы активно защищают от других особей своего вида. Около 70% занятой территории используется как охотничий участок. Непосредственно у гнезда птицы не охотятся, отлетая от него для поисков добычи на несколько сотен метров и собирая пищу исключительно на открытых пространствах: в полях, лугах, на опушках леса, в перелесках и т. п.

Сообразно разнообразию мест обитания пустельга проявляет удивительную пластичность в выборе места для устройства гнезда. Это очень неприхотливая птица: она гнездится на деревьях (даже в дуплах), на скалах, по обрывам, в сооружениях человека и даже в земляных норах. Своего гнезда пустельга обычно не строит. Чаще она занимает старые гнезда (сорок, грачей, ворон и др.), а в нишах, на обрывах, строениях — делает лишь «внутреннюю» выстилку.

Через две недели после прилета начинаются брачные игры, а затем происходит и откладка охристых с ржавчато-бурыми пестринами яиц. В кладке чаще 4—5, но в годы с обильной пищей может быть и до 8 яиц. Насиживает исключительно самка (самец — очень редко; обычно кормит самку на гнезде) почти месяц, а еще месяц родители кормят птенцов в гнезде. Обычно каждый птенец получает в день по 2—3 мышевидных грызуна, но при дожде или сильном ветре может не получить ничего или только одного зверька.

Покинувших гнездо слетков родители докармливают еще три недели, пока молодые птенцы не станут хорошо летать и научатся

самостоятельно добывать себе пищу. После этого вся семья начинает кочевать по открытым пространствам, где птицам легче добывать пропитание.

Охотится пустельга преимущественно на серых полевках, мышей и других мелких грызунов. Ловит она, особенно в годы с низкой численностью мышевидных грызунов, и мелких воробьиных птиц, чаще слетков, ящериц, а также крупных насекомых и даже дождевых червей. В годы средней численности мышевидных грызунов в питании пустельги на втором месте по количеству отлавливаемых экземпляров стоят насекомые (стрекозы, кузнечики, саранчовые, майские, июньские и навозные жуки и т. п.). Обычно пустельга добывает 12—15 зверьков в день. Однако при обилии корма ловит больше, чем может съесть. За летний день птица отлавливает до 28 мелких грызунов, и тогда ее гнездо бывает буквально завалено тушками зверьков, которых птенцы не могут съесть. Часть добычи, когда мышевидные грызуны обильны и охота была удачной, птицы прячут впрок.

Летая над открытыми пространствами, зависая в воздухе в «трепещущем полете» над каким-то местом, пустельга, заметив добычу, бросается вниз... Но лишь менее трети таких бросков заканчивается поимкой добычи. Заметно результативней охота с присады. Поэтому, расставляя среди полей шести-присады для пустельги, можно значительно усилить эффективность истребления ею мышевидных грызунов, вредящих сельскохозяйственным растениям.

Осенью начинается отлет птиц к местам зимовок. Летят они обычно поодиночке. В центре европейской части СССР наиболее интенсивный пролет пустельги наблюдается с начала до середины сентября, но отдельные птицы попадают до середины октября, а некоторые в «мышинные» годы остаются даже зимовать, обычно около деревень, расположенных недалеко от леса. На околицах легче прокормиться. Охотится в это время пустельга исключительно с присады.

Несложные мероприятия по привлечению пустельги (сооружение присад, сохранение старых гнезд врановых птиц и т. п.), прекращение всякого ее преследования человеком позволяет сберечь от мышевидных грызунов немалую часть урожая зерновых культур на сельскохозяйственных угодьях нашей страны.

ВЯХИРЬ

Вяхирь, или, как его еще называют, витютень, — самый крупный из обитающих в нашей стране голубей. Его длина 42—45 см, масса 400—600 г. В окраске оперения преобладают различные оттенки сизого цвета, на спине с примесью буровато-серых тонов, переходя-

щих в серые на задней части спины и поясницы. Шея спереди, зоб и грудь розовато-серые, а брюхо беловато-серое. На боках шеи по беловатому пятну. Радужина глаза бледно-желтая, клюв оранжево-желтый с красноватым основанием. Ноги красные, а когти рогового цвета.

Вяхирь — перелетная (а на юге ареала — оседлая) птица, обитающая главным образом в лиственных, смешанных, хвойных лесах и значительно реже в лесостепи и лиственных лесах гор и предгорий. В нашей стране эти птицы распространены в европейской части (за исключением темных таежных лесов Севера), встречаются в Западной Сибири на северо-восток до Омска и Томска, на Кавказе, а также в горных лесах Средней Азии. Зимуют вяхири на Кавказе, в Крыму, на юге Европы, юго-западной Азии и крайнем северо-западе Африки.

Весной на места гнездования птицы прилетают сравнительно поздно — после того как на открытых местах снег сойдет совсем, и только в густых и темных участках ельников еще лежит нетающей, но уже начавшей оседать, плотной зернистой массой. В средней полосе европейской части СССР первые вяхири появляются обычно в середине апреля, а основная масса — в конце месяца, когда набухают почки лиственных деревьев, которыми они в это время питаются наряду с семенами ели и сосны (они умеют выбирать их из шишек).

Сразу по прилете начинается формирование пар. Токуют вяхири весьма своеобразно. Громко хлопая крыльями, самец взлетает на 15—20 м над вершинами деревьев, а затем, описав над лесом широкий круг, планирует к месту взлета и садится на макушку дерева. Через небольшой промежуток времени оттуда раздается громкое, гудящее, мало похожее на других голубей, воркование.

Гнезда устраивают на деревьях, чаще на высоте от 4—5 до 8—10 м над землей. Небрежная, просвечивающая постройка состоит из сухих прутиков, набросанных на сплетение боковых ветвей дерева, и только лоточек несколько аккуратней (но также рыхло) выстилается тоненькими березовыми веточками. Гнездо сравнительно с птицей очень маленьких размеров: его диаметр всего 30—40 см. Несмотря на простоту гнезда, птицы затрачивают на его постройку несколько дней. Сразу же по завершении строительства в гнезде появляется первое чисто-белое яйцо, а на втором (которое сносится через двое-трое суток) кладка завершается. Насиживают ее самец и самка, попеременно сменяясь, в течение 17—19 дней. Птенцы появляются голыми и совершенно беспомощными, и почти все время их пребывания в гнезде родители кормят их легендарным «птичьим молоком» — творожистым выделением стенок зоба. Когда птенцы немного подрастут, вместе с «молочком» взрослые птицы дают им и размягченные в зобе семена,

и случайных насекомых. К концу пребывания птенцов в гнезде (продолжающимся обычно около четырех недель) родители начинают кормить их семенами травянистых растений и плодами бузины, черники и т. п.

Вылетевших из гнезда слетков родители докармливают еще 7—10 дней в непосредственной близости от гнезда, а нередко птенцы все это время проводят на том же дереве, где было их гнездо. После чего молодые птицы «поднимаются на крыло», но еще несколько дней остаются со взрослыми птицами, которые их подкармливают. Затем семья распадается, птицы начинают кочевать по приопушечной части леса, часто объединяясь с соседними молодыми и негнездящимися взрослыми птицами в небольшие стайки (у некоторой части взрослых птиц бывают вторые кладки), ранними утрами и по вечерам начинают вылетать в смежные с лесом, обычно уже убранные поля, где кормятся падалицей хлебных злаков и семенами сорняков, срывают с дубов желуди, охотно поедают плоды и ягоды лесных растений. Улетают птицы из родных мест в середине осени: в средней полосе отлет начинается в половине сентября и заканчивается в октябре.

Несмотря на крупные размеры, высокие вкусовые качества мяса, стайный образ жизни в осенний период, голуби слабо используются в СССР как объект спортивной охоты.

ОБЫКНОВЕННАЯ КУКУШКА

Птица средней величины. Длина ее около 40 см, а масса около 100 г. Половой диморфизм хорошо выражен. Взрослые самцы темно-серые со спинной стороны; хвост тоже темно-серый. Горло, зоб и грудь светло-серые. Остальная часть оперения брюшной стороны тела белая с темной поперечной полосатостью. Клюв черноватый, слегка загнутый у вершины. Глаза и края век желтые. Ноги короткие, оранжевые; когти черноватые. Самки в отличие от самцов либо буроватые сверху и с охристым налетом на зобе, либо спинная сторона тела и верх головы у них ржавчато-рыжие с широкими черными и узкими белыми поперечными полосами.

На территории Советского Союза кукушка распространена почти повсеместно, за исключением Крайнего Севера. Биотопы, в которых она встречается, чрезвычайно разнообразны, что связано с распределением мест обитания воробьиных птиц, в гнезда которых кукушка подкладывает яйца. Кукушку можно встретить на северной окраине тайги, в лесах, лесостепи, степи, разнообразных по составу зарослях по берегам стоячих или текучих водоемов, в парках и садах, по окраинам населенных пунктов, высоко (почти до 3000 м над ур. м.) в горах

и даже по окраинам пустынь. У нас она только гнездится, а зимовать улетает в тропическую и Южную Африку, на юг Азии.

Весной на юге европейской части СССР кукушки, возвращающиеся с африканских мест зимовки, появляются в начале — середине апреля. Дальше они двигаются в северо-восточном направлении, пролетая за день 70—90 км и достигая северных пределов своего распространения только в конце мая.

Первыми к местам своего гнездования прилетают самцы, а 3—4 дня спустя появляются и самки. Прилетевший самец занимает тот же участок, что занимал и в предыдущий год, — нередко это территория, на которой он вывелся. Первые два-три дня по прилете самцы молчаливы, но потом начинают петь, привлекая на свой участок самку. Пение — очень характерное, часто по многу раз подряд повторяемое звучное и слегка грустное «...ку-ку ... ку-ку ...». Кукует самец, сидя на горизонтальной ветви в верхней части кроны дерева, в степной местности — на кустарнике, а там, где ни древесной, ни кустарниковой растительности нет, — на камне, холмике и т. п. Реже самцы кукуют на лету. Кукование можно слышать и днем, и ночью, но особенно интенсивно поют птицы на утренних и вечерних зорях. На песню самца обычно вскоре прилетает самка; если же самка не подлетает, то самец перелетает на некоторое расстояние и снова начинает куковать. Подлетевшая самка издает громкую трель «кли-кли-кли-кли», а в минуты особенного возбуждения — глухой крик, похожий на приглушенный, слышимый только с близкого расстояния хохот. Куковать самки не умеют.

У кукушек никогда, даже временно, не образуется пар: при одной самке всегда держатся несколько самцов, которые иногда дерутся друг с другом. Каждая самка держится на определенном участке, площадь которого в смешанном лесу средней полосы Европы составляет 1—1,5 км². В зависимости от количества гнезд мелких воробьиных птиц, в которые кукушка подкладывает свои яйца, размеры «гнездового» участка у разных самок сильно колеблются. Они, по-видимому, из года в год, как и самцы, занимают одни и те же участки. Участок самки не совпадает с участками самцов (самцовые участки меньше по размерам), а поэтому они спариваются с разными самками (переходя из «свиты» одной самки в «свиту» к другой).

В течение сезона размножения (в средней полосе с конца апреля — начала мая до середины июля) каждая самка сносит около 20 яиц, откладывая последующие через 1—3 дня после предыдущего. Яйцо кукушки весит около 3 г. Сравнительно с размерами птицы откладываемые ею яйца очень мелкие: они такой же величины или чуть крупнее, чем у мелких воробьиных птиц. Форма кукушачьих яиц и их окраска чрезвычайно разнообразны в целом, но у каждой отдельной самки

они очень похожи на яйца вида-хозяина (или нескольких близких видов). Известно более 150 видов птиц, в гнезда к которым кукушки подкладывают яйца; однако каждая самка, как правило, подбрасывает яйца только в гнезда узкого круга определенных видов птиц, по-видимому, чаще в гнезда того вида, в котором она сама вывелась. Как правило, кукушки подбрасывают яйца исключительно в гнезда мелких воробьиных птиц, но изредка — в гнезда дятлов, куликов и др. Вероятно, у обыкновенной кукушки существуют более или менее экологически изолированные (отличающиеся прежде всего приспособительной окраской яиц) биологические группы, специализированные к паразитированию на разных видах птиц-хозяев.

В европейской части СССР чаще всего встречаются расы кукушек, подкладывающих свои яйца в гнезда белых трясогузок, в гнезда обыкновенных горихвосток, зарянок, дроздовидных камышевок, луговых чеканов, серых мухоловок и различных видов славок. Встречаются также (но реже) кукушки, откладывающие яйца «зябличьего», «сорокопутьего» и других типов.

Ко времени откладки яйца самка облетает свою «гнездовую» территорию и отыскивает подходящее гнездо. Найдя его, она некоторое время следит за ним и его хозяевами, стараясь остаться незамеченной, а затем, улучив удобный момент, когда хозяева гнезда улетели, подкладывает яйцо. При этом кукушка выбрасывает (или съедает) одно яйцо птицы хозяйки, и, таким образом, общее количество яиц в «паразитированной» кладке не изменяется.

В зависимости от обстоятельств, кукушка подкладывает яйца в гнезда по-разному. В тех случаях, когда гнездо открыто сверху и достаточно прочное (например, лесного конька, овсянки или лесной завирушки), кукушка садится на гнездо и прямо в него откладывает яйцо. Когда же гнездо находится в щели или в дупле (гнезда синиц, горихвосток, мухоловок и т. п.) или же оно с боковым входом (гнезда пеночек), она, найдя предварительно подходящее гнездо, откладывает яйцо на землю, а затем в клюве приносит и подкладывает его. Обычно одно яйцо подбрасывается в гнезда с еще незаконченной кладкой, но иногда, очень редко, в гнезде бывает два яйца кукушки. В этом случае они принадлежат разным самкам, «гнездовые» участки которых перекрываются.

Обычно, увидев кукушку у своего гнезда, большинство мелких воробьиных птиц поднимает шум, стараясь отогнать ее прочь. На подложенное в гнездо яйцо кукушки разные птицы реагируют по-разному. Некоторые (крапивник, славки), обнаружив чужое яйцо, обычно бросают даже гнезда с полными кладками. Другие (например, горихвостки) свивают новую подстилку гнезда, прикрыв кладку с яйцом кукушки, приступают к откладыванию яиц заново. Большинство

птиц просто выбрасывает чужое яйцо из гнезда. Однако в некоторых случаях яйцо кукушки по окраске, да и по форме и размерам настолько походит на яйца птиц-хозяев, что подлог оказывается незамеченным. Ряд видов воробьиных птиц (завирушки, зарянки, коньки и др.) даже в тех случаях, когда яйцо кукушки резко отличается от остальной кладки, никак не реагируют на него. В двух последних случаях птицы-хозяева нормально насиживают кладку, в которой обычно первым (птенцы большинства мелких воробьиных птиц вылупляются из яиц на 12—14-й день, а кукушки на 12-й) появляется кукушонок. Он — голый, обычно несколько крупнее других птенцов в гнезде. Растет он очень быстро, особенно первые дни. На следующий день после вылупления у кукушонка начинает проявляться «рефлекс выбрасывания»: все что находится в гнезде, кукушонок старается выкинуть из него. Наиболее активен он при температуре 12—18°C, т. е. тогда, когда птиц-хозяев нет в гнезде, а его «сводные» братья и сестры малоподвижны, так как цепенеют при невысокой температуре. На нижней части спинки кукушонка имеется особое углубление, голая кожа на этом месте, а также на спине и боках очень чувствительна. При прикосновении к ним у кукушонка сразу же проявляется «рефлекс выбрасывания»: он широко расставляет ноги и, опираясь головой о дно гнезда, пытается подлезть под яйцо или птенца. Когда это ему удается, кукушонок несколькими толчками тела продвигает свою жертву на спину. Придерживая яйцо или птенца на широкой несколько вогнутой спине далеко вскинутыми вверх крылышками, кукушонок пятится к борту гнезда. Если по дороге птенец или яйцо не скатится, то, добравшись до внутренней стенки гнезда, он поднимается на вытянутых ногах и резким толчком выбрасывает находящийся на спине предмет через край гнезда. Таким образом, в течение 3—4 дней, на протяжении которых действует «рефлекс выбрасывания», кукушонок обычно избавляется от всех птенцов. На 5-й день жизни кукушонка упомянутый рефлекс угасает и, если к тому времени в гнезде остаются другие птенцы, им не грозит больше опасность быть выкинутыми. Однако выживают они редко: быстро растущий кукушонок перехватывает пищу, приносимую взрослыми птицами, и птенцы чаще погибают от голода.

Обычно кукушонок проводит в гнезде 3 недели, но, покидая гнездо, еще плохо летает — больше перепархивает с ветки на ветку; лишь через неделю он начинает более или менее хорошо летать. В связи с растянутостью яйцекладки у кукушек вылет кукушат из гнезд продолжается почти все лето (бывает даже в августе).

Приемные родители неустанно кормят кукушонка как в гнезде, так и еще в течение 1—1,5 мес после того, как он оставит его. Ест птенец много: обычно он получает корм 200—300 раз в день. Состав

пищевых объектов, приносимых кукушонку, естественно, зависит от того, какие виды птиц его выкармливают: прекрасно развивается кукушонок в гнездах насекомоядных птиц, поедая гусениц и бабочек чешуекрылых, жуков, пауков и других беспозвоночных; неплохо растет и в гнездах растительноядных, питаясь исключительно семенами, ягодами и т. п.

После приобретения самостоятельности кукушата начинают поодиночке кочевать по лесу, все дальше и дальше удаляясь от мест, где они вывелись. Постепенно эти кочевки приобретают направленный характер — незаметно начинается отлет. Сначала (уже с середины июля) поодиночке начинают отлетать старые птицы.

Пищу кукушки добывают исключительно в ветвях деревьев и кустарников, иногда схватывают летающих насекомых в воздухе, изредка спускаются в поисках пищи на землю. Наибольшее значение в питании имеют гусеницы, в особенности волосатые. Волоски мохнатых гусениц впиваются в хитиновую кутикулу стенок желудка (она от этого становится похожа на щетку), которая с застрявшими в ней волосками периодически удаляется из кишечника в виде отрываемых погадок. Очень часто поедают кукушки различных жуков, однако встречаются они в значительно меньшем количестве, чем гусеницы, включают в свой рацион также крупных мух, комаров-долгоножек, перепончатокрылых и иногда прямокрылых.

ВОРОБЬИНЫЙ СЫЧИК

Это одна из самых маленьких сов: ее длина 15—17,5 см. Самка весит около 75 г, более изящный самец — 55 г. Оперение спинной стороны буроватое с округлыми светлыми пятнами, брюшная сторона — белесая с темно-бурыми продольными черточками. Радужина глаз желтая, клюв желтоватый, а когти черные. Распространен воробьиный сычик в СССР до северной границы леса на Кольском п-ове и Архангельска в европейской части, а в Сибири — от севера Байкала на восток до Сахалина. К югу он встречается до Карпат, Смоленской и Рязанской областей, Бугуруслана, Тюмени, Алтая, Саян, Забайкалья, бассейна Усури.

Сычик — оседлая птица, населяющая высокоствольные хвойные леса, где он часто охотится не только ночью, но также и в сумерки, а иногда и днем. Однако увидеть эту почти везде малочисленную птицу удается редко. Зато можно иногда услышать приглушенный и печальный, монотонно повторяющийся, похожий на посвист снегиря, голос воробьиного сычика. Летает он, виртуозно маневрируя среди ветвей, но его стремительный полет обычно недолог — пролетев 20—30 м, птица снова присаживается на ветку. Отсюда и под-

карауливает добычу. Несмотря на свои маленькие размеры, он сильный и энергичный хищник, наиболее активный в сумерках. Основная добыча, которую он ловит не только в лесу, но и на открытых местах и на окраинах населенных пунктов, — мышевидные грызуны. Весной и летом, особенно в период выкармливания сосят, сычики нередко ловят слетков мелких воробьиных птиц, схватывают на гнездах самок открытогнездящихся птиц и дуплогнездящихся, охотятся за землеройками, а также достаточно крупными насекомыми. В годы глубокой депрессии численности мышевидных грызунов $\frac{1}{3}$ рациона взрослых и молодых сычиков составляют птицы: большинство гнезд воробьиных птиц в радиусе 200—300 м от дупла, где поселилась пара сычей, разоряются. Обычно добычей воробьиного сычика оказываются рыжая лесная и другие полевки и реже мыши (они проворнее полевок, а поэтому чаще ускользают от атакующей их маленькой птицы). Осенью и зимой пища сычиков состоит из рыжей лесной и обыкновенной полевок и полевки-экономки, лесной, желтогорлой и домовый мышей, в меньшем количестве из обыкновенной, средней и малой бурозубок. Из птиц зимой они ловят буроголового гаичка, хохлатых синиц, москочков, поползней, снегирей, чечеток, чижей, корольков, воробьев и т. д. Весной состав потребляемых кормов становится более разнообразным — главным образом за счет изредка отлавливаемых появившихся перелетных птиц: мухоловок, славков, горихвостки и др. В процессе поисков пищи сычик отлетает от дупла на 500 м, а иногда и более.

Интересная биологическая особенность воробьиного сычика — запасание добычи, которую он прячет в дупла, а иногда — в искусственные гнездовья (дощатые синичники и дуплянки, скворечники), вывешенные в лесу. Здесь устраиваются настоящие склады: одна кладовая может содержать 10—30 добытых животных, но известны кладовые, содержащие по 80 и более жертв! Например, в Тульских засеках было найдено дупло большого пестрого дятла с запасами воробьиного сычика, содержащими 81 рыжую лесную полевку, 3 обыкновенных полевки, 2 малые бурозубки общей массой 1396 г! Подобные запасы обычно на $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ состоят из мышевидных грызунов, на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ — из землероек и около $\frac{1}{10}$ составляют птицы. Эти запасы служат важным источником дополнительного корма и, как правило, к марту полностью используются. Делаются они исключительно поздней осенью и в начале зимы, когда добыча, по-видимому, наиболее доступна (после опадения листвы на деревьях и кустарниках, полегания побитой заморозками травы), а устанавливающиеся в это время отрицательные или околонулевые температуры обеспечивают сохранность в дупле, как в холодильной камере, складываемых тушек. Однако, вероятно, эти запасы не только расходуются, но и пополня-

ются зимой и весной в случаях удачной охоты. Только этим можно объяснить факты нахождения весной в кладовых сычика свежих тушек перелетных птиц, которые не могли быть запасены поздней осенью (так как эти птицы покидают места гнездования вскоре после выкармливания птенцов). Например, в конце апреля и мае 1957 — 1959 гг. в западном Подмосковье в 11 кладовых было обнаружено 54 рыжие лесные полевки, 6 обыкновенных полевков, 4 лесные мыши, 15 землероек, 1 вертишейка, 1 снегирь, 5 желтоголовых королек, 2 хохлатые синицы, 8 гаичек, 1 большая синица, 6 мухоловок-пеструшек, 2 зарянки, 2 горихвостки, 2 черноголовые славки, 1 чечетка, 1 полевой воробей [37].

Ранней весной, задолго до того, как самка приступит к насиживанию, выполняя давно сложившийся ритуал брачного поведения, самец начинает подкармливать самку, преподнося ей пойманную полевку, мышь или птичку. Гнездится сычик обычно в дуплах большого пестрого дятла, куда прямо на дно откладывает 3—7 белых яиц. Насиживание осуществляется самкой и длится около месяца, в течение которого самец регулярно кормит ее, голосом вызывая самку из дупла и отдавая ей корм. Еще месяц уходит на выкармливание птенцов в гнезде, после чего они вылетают из дупла, рассаживаясь на соседних деревьях. Перемещаясь с места на место, птенцы время от времени протяжным свистом напоминают родителям о себе, и те их кормят. Днем сытые птенцы иногда возвращаются в свое старое дупло или прячутся в ближайшее, но чаще дремлют, примостившись где-нибудь на ветке. Пройдя со временем весь курс совиных наук, а главное — освоив искусство полета и самостоятельного добывания пищи, молодые сычики осенью рассредоточиваются по лесу.

К зиме каждый сычик занимает свой индивидуальный охотничий участок, который, видимо, из-за трудностей добывания в это время пищи очень обширен — до 1,5 — 4 км², т.е. намного больше охотничьего участка пары в летнее время. В пределах зимнего участка каждой птицы находятся дупла-кладовые с запасами, а также дупла-столовые, где всегда валяются недоеденные остатки пищи (шкурки, перья и т. п.), и дупла-спальни, где можно обнаружить погадки [38].

УШАСТАЯ СОВА

Среднего размера птица, ее длина 35—39 см, масса 250—350 г. Самки крупнее самцов, а окрашены сходно: спина бурого цвета с темным мраморным рисунком, брюхо рыжеватое или беловатто-желтоватое с крупными продольными пестринками и тонкими поперечными полосками. Радужина глаза оранжевая, а клюв и когти черные. На голове

(на лбу над глазами) торчат «уши» из длинных (до 6 см) перьев, особенно хорошо заметных днем и когда птица возбуждена.

Обитает ушастая сова в нашей стране как в равнинных, так и в горных лесах к северу до пределов высокоствольного леса, на восток до Охотского побережья и Приморья, на юг до границы СССР, в Средней Азии только в горных лесах. На севере это перелетная птица, в центральных районах — кочующая, а на юге — оседлая. Ушастая сова ведет исключительно ночной образ жизни; встретить ее можно даже в очень темных ельниках, однако сплошных лесных массивов она явно избегает, предпочитая селиться поблизости от опушек, в перелесках, в придорожных лесопосадках и отдельно стоящих группах деревьев среди лугов и полей. Деревья нужны птице для устройства гнезда и отдыха (естественно, деревья должны хорошо укрывать птицу и маскировать гнездо), а открытые места — для сбора корма.

Свои гнездовые участки птицы занимают уже в апреле. В это время можно увидеть зигзагообразный брачный полет совы, сопровождающийся хлопками крыльев, быстро сводимых до соприкосновения под брюхом, и слышать повторяемый через короткие интервалы призывный крик самца — «гу-гуу». Гнездятся ушастые совы в старых гнездах сорок, грачей и других врановых птиц, нередко для этого у ворон отбираются и новые постройки; охотно занимают птицы и старые гнезда дневных хищных птиц (канюка, черного коршуна и др.), а также достаточно просторные дупла. В кладке обычно 4—7 белых яиц, но в особенно благоприятные годы бывает даже и 9—10. При массовом «урожае» грызунов бывает и осеннее размножение.

Около месяца самка насиживает кладку; еще месяц взрослые птицы кормят птенцов в гнезде. Растут соята на обильной мясной диете (за ночь взрослые птицы приносят им по 12—15 полевков, примерно 200 г пищи) очень быстро, увеличивая массу за 16 ночей более чем в 10 раз (однодневный соенок весит менее 20 г). Однако, несмотря на все старания родителей, $\frac{1}{3}$ потомства погибает еще в гнезде даже в благоприятные годы.

Как только птенцы оказываются в состоянии перепорхнуть на соседнюю ветку, они оставляют родное гнездо и рассаживаются на ветвях «своего» или соседних деревьев. Отсюда с вечера раздается свист выпрашивающих пищу соята. Ориентируясь на голоса птенцов, родители находят и кормят их. Летают соята в это время еще плохо и лишь через месяц после оставления гнезда, когда оперение крыльев и хвоста «дорастет до нормы», т. е. более или менее завершится его развитие, становятся способны к продолжительному полету. В начале — середине августа птенцы становятся вполне самостоятельными. После этого молодые совы, беспрестанно перекликаясь, начинают

кочевать вдоль лесных опушек. Осенью такие перемещения приобретают характер направленного отлета, во время которого, в отличие от других видов сов, ушастые держатся обычно группами или небольшими стайками. Из лесов европейской части нашей страны уже в октябре большая часть птиц откочевывает, меньшая — перебирается в высокоствольные еловые леса, где при обилии грызунов и мало-снежья остается до весны, что случается не ежегодно. Пищу ушастой совы составляют исключительно мышевидные грызуны, добываемые преимущественно в перелесках, на лесных полянах, опушках и полях. Охотничьи приемы птиц, в зависимости от условий и времени кормодобывания, чрезвычайно разнообразны. Во время вечерних и утренних зорь (в сумерки) при безветренной погоде совы высматривают добычу, низко летая над землей и сходу бросаясь на замеченную жертву. В наиболее глухую, темную часть ночи, а также при ветре или дожде совы охотятся с присады — устраиваясь на одиноком дереве, пне или стоге сена в 3—4 м над землей где-нибудь у опушки леса, в овраге или около хозяйственных построек у околицы села. Около присад и в местах, где совы отдыхают, скапливается большое количество погадок, состоящих из непереваренных остатков съеденной добычи. Анализ этого массового и легкодоступного материала показывает, что в самых разнообразных условиях Полесья и Карпат, лесов Московской и Воронежской областей, Татарии, Урала, Сибири и горных местностей, например в Заилийском Алатау, пища ушастой совы на 90—100% состоит из полевок и мышей. Птицы (овсянки, зеленушка, домовый и полевой воробьи, лесной конек и др.) встречаются изредка. Например, в собранных за ряд лет в лесах Московской обл. погадках ушастой совы 90—95% кормов составили грызуны (полевки обыкновенная, экономка, рыжая лесная и водяная; мыши лесная и полевая, серая крыса), землеройки — 0,5, птицы (воробьи, лесной конек и др.) — 2—5, насекомые (крупные лесные жуки и ночные бабочки) — до 3—5%.

КОЗОДОИ

Козодой, или, как его еще называют, полуночник, — средней величины птица. Его длина 26—28 см, масса около 75 г. В окраске рыхлого, мягкого оперения птиц (сходный у самца и самки) преобладают темные, серовато-бурые тона, что делает отдыхающего днем козодоя незаметным на ветви дерева (на которой он располагается к тому же, в отличие от других птиц, не поперек, а вдоль) и неотличимым от обломка сухого полусгнившего сучка, лежащего среди прошлогодней листвы, когда он спит на земле. Спинная сторона птицы буровато-сероватая с крупными темно-бурыми продольными пестринами, а на хвосте поперечные рыжеватые полосы. Брюшная сторона охрис-

то-буроватая с тонкими темно-бурыми поперечными полосками. Козодои — сумеречные и ночные птицы, поэтому глаза у них большие; радужина темно-коричневая. Черновато-бурый клюв короткий, но разрез рта очень большой, а, кроме того, по краям усажен щетинками и волосковидными перьями, увеличивающими «ловчую поверхность», — птица представляет нечто вроде летающей ловушки для насекомых. Когти темно-бурые, ноги непропорционально короткие и слабые.

Это перелетная птица, встречающаяся в СССР в лесах, лесостепи, в поросших хотя бы редкой древесно-кустарниковой растительностью горах и предгорьях, в кустарниковых полупустынях и даже по окраинам пустынь. Распространен козодой от западных границ до Забайкалья; но на север — только до Архангельска, Томска и Енисейска.

На местах гнездования козодой появляются довольно поздно, только после того как станут активны и достаточно обильны сумеречные и ночные летающие насекомые. Весной первые козодои появляются, например, в Московской обл. в начале мая, а наиболее массовый их прилет приходится на время распускания листьев дуба, что бывает в середине месяца. Вскоре по прилете птицы занимают участки леса вблизи открытых пространств, необходимых для ловли добычи, или окраины светлых древостоев, разреженные участки среди сплошного леса. В это время (нередко с 21 ч 30 мин по солнечному времени) уже начинаются брачные полеты самцов. Совершенно беззвучно откуда-то из мрака темнеющего леса на поляне возникает черный силуэт острокрылой длиннохвостой птицы. Полет ее, вначале неровный с частыми крутыми виражами, но совершенно бесшумный, вдруг резко преображается. Повернувшись у противоположной стороны поляны, козодой коротко взвизгивает, опуская к земле веером полуразвернутый хвост и резко при каждом взмахе ударяя над спиной крылом о крыло (словно громко хлопая в ладоши), медленно и совершенно прямо, невысоко над землей пересекает открытое пространство. У края поляны тьма поглощает птицу, опустившись на ветвь ближайшего дерева, она плотно прижимается телом к ветке и сразу становится невидимкой. Но через мгновение отсюда раздастся рокочущая трель — урчание козодоя. Длится эта песня без начала и конца иногда несколько минут, затем прерывается на несколько секунд и затягивается вновь.

Трели козодоя продолжают все лето, но наиболее интенсивны они в центре европейской части СССР в июне, когда в сгустившихся сумерках с одного места можно сразу слышать 5—7 урчащих самцов. Этот хор может не смолкать до рассвета.

Примерно через месяц после прилета первых козодоев появляются гнезда. Собственно никаких гнезд у козодоев нет: обычно 2 белых

со светло-серыми и буроватыми пятнами яйца откладываются прямо на землю — на опавшие прошлогодние листья или высохшую смятую траву. Такие «гнезда» козодои часто устраивают в совершенно открытом месте в приопушечной части леса, около лесной полянки или вырубки. Насиживание, в котором принимают участие оба родителя, продолжается 16—18 сут. Днем во время насиживания глаза птицы прищурены, чтобы видеть все вокруг, но не демаскировать себя блестящими, заметно выделяющимися на фоне оперения глазами. Если подойти в это время вплотную — птица «пугает», широко раскрывая огромный ярко-красный рот и шипя.

Вылупляются птенцы с интервалом в сутки, так как насиживание начинается с откладки первого яйца, уже зрячими. Они покрыты густым темным пухом и через 1—2 дня способны передвигаться. Потревоженные (например, при осмотре наблюдателя) птенцы меняют место, перемещаясь в сторону от «гнезда».

Выкармливание продолжается около двадцати ночей. Обычно кормление начинается вечером в сумерках и заканчивается с восходом солнца. Наиболее интенсивно идет кормление в самую глухую часть ночи, часто в кромешной темноте: корм в это время приносится к гнезду через каждые 8—15 мин. Родители кормят птенцов около трех недель, пока они не начнут хорошо летать, но и после этого еще около 10 дней взрослые подкармливают и опекают молодых птиц. После чего семья распадается, и молодые птицы начинают вести самостоятельную жизнь. Отлетают козодои в начале осени (в средней полосе европейской части СССР — в августе и сентябре). В это время у них происходит частичная линька (смена мелкого оперения); полная же линька бывает в декабре — феврале на зимовках (в Африке, Индии).

Свое название — козодой — птицы получили от глупого поверья, будто они в сгущающихся сумерках, когда стадо возвращается с пастбища в деревню, подлетают к козам и коровам и, пользуясь своим огромным ртом как присоской, выдаивают таким образом животных. На самом же деле, носясь в воздухе над открытыми пространствами (по опушкам, лугам, вырубкам, лесным полянам и в редколесье), а также над водой с вечерних сумерек и до рассвета, птицы своим огромным ртом, окруженным длинными щетинками и жесткими перышками, как сачком ловят летающих ночью насекомых. Поэтому козодои залетают в деревни, часто близко подлетают к идущим домашним животным и людям: вспугнутые насекомые взлетают в воздух, где их легко поймать. Естественно, что при таком стиле охоты добычей козодоя чаще всего становятся майский и июньский хрущи, различные усачи и златки, комары-долгоножки, имаго ночных бабочек (совок, древоточцев), а также летающие в сумерки шелкопряды, пяденицы и даже стрекозы.

БОЛЬШОЙ ПЕСТРЫЙ ДЯТЕЛ

Птица средних размеров: длина тела 23—26 см, масса около 100 г. Это довольно красивая, действительно, очень пестрая птица с преобладанием черных и белых тонов. Верх головы и шея, спинная сторона птицы и надхвостье иссиня-черные; плечи, щеки, бока шеи белые; брюхо грязно-белого цвета; подхвостье светло-красное. Маховые перья черные с белыми пятнами, образующими на черном фоне сложенного крыла пять белых поперечных полос. Хвост черный, за исключением двух крайних рулевых перьев белого цвета. Самец отличается от самки красным пятном на темени. Глаза у птиц буровато-красные; клюв свинцово-черного цвета; ноги темно-бурые, а когти серовато-черные. Внешний вид большого пестрого дятла очень характерен, его невозможно спутать с другими птицами: довольно плотное, вальноватое тело, относительно длинная и тонкая шея и большая голова, несущая длинный (около 3 см) долотообразный клюв. Хвост у этого дятла средней длины, но заостренный и очень жесткий, так как служит он главным образом как опора при лазании по стволу дерева. Насколько важна эта опорная роль хвоста, можно судить по тому, что за период до следующей линьки рулевые перья, стираясь, укорачиваются на 1 см и более, а ведь общая длина хвоста — всего 10 см.

Обитает эта птица в лесах, встречаясь у нас в европейской части страны, на Кавказе, в Сибири (кроме северных районов тайги) и Приморье, а также на Камчатке, Сахалине и Курильских о-вах. Ведет дятел оседлый образ жизни, но в холодное время нередко совершает кочевки.

Ранней весной дятлы становятся особенно крикливы (резкое, отрывистое «гик», повторяемое то отдельно, то несколько раз подряд, далеко разносится по лесу) и подвижны. Самцы часто издают «трель». Сидя на стволе, самец быстро ударяет по сухому сучку клювом, и вибрирующий под этими ударами сук издает своеобразный звук — «барабанную дробь» — что-то вроде «тра-та-та-та...». Эта трель заменяет у большого пестрого дятла песню. Слышно ее далеко даже в густом лесу. На эту «песню» прилетает самка и происходит образование пары. Сформировавшаяся пара рьяно защищает свой гнездовой участок, изгоняя из него всех других дятлов. Где-то в середине этого участка птицы устраивают гнездо. Для его устройства выбирается дерево с мягкой или загнивающей древесиной. Наиболее часто используется осина, реже ольха, еще реже береза, дуб и другие породы с твердой древесиной. Обычно на стволе, на высоте 2—8 м от земли, часто под шляпкой гриба-трутовика, дятлы выдалбливают дупло. Попеременно сменяясь, самец и самка без усталости долбят по

дереву, отщепляя кусочки древесины длиной 2—4 см, которые тут же сбрасываются вниз. Когда долбление происходит уже внутри создаваемого дупла, дятлы, постучав немного, подбирают со дна отколотые щепочки, вылезают на поверхность ствола и резким взмахом головы веером разбрасывают их из клюва. На засохшей прошлогодней траве, а если весна поздняя — на снегу, около ствола дерева валяется свежая светлая щепка, по которой без труда можно найти только что выдолбленное дупло. Оно имеет глубину 28—35 см; входное отверстие имеет диаметр 5—5,6 см. В конце апреля — мае происходит кладка, состоящая обычно из 5—7 блестяще-белых яиц. Откладываются они прямо на дно дупла, подстилкой часто служат сильно измельченные кусочки древесины.

Насиживают яйца самец и самка поочередно в течение 12—13 дней. Птенцы вылупляются слепые и совершенно беспомощные. Первые дни жизни они ведут себя тихо, но подросши громко кричат, требуя еду. По этому крику, слышному за 80—100 м, можно безошибочно подойти к гнезду. В выкармливании принимают участие оба родителя: за день обе птицы приносят к гнезду корм до 300 раз. Естественно, что собрать огромное количество насекомых, необходимое для выкармливания птенцов, можно только со значительной площади леса, поэтому охотничий участок пары дятлов составляет около 15 га. В гнезде птенцы проводят три недели. Первые 25—30 дней по вылете из гнезда весь выводок держится вместе, и старые птицы вначале кормят молодых, уже хорошо летающих птенцов. По прошествии этого времени молодые переходят к самостоятельной жизни и начинают широко кочевать.

Летают дятлы хорошо и быстро, но во всех случаях они предпочитают ползать по стволу дерева, пользуясь крыльями лишь при перелете на соседнее дерево. Большую часть времени дятел проводит в поисках пищи. Летом и в начале осени она собирается на деревьях. Обыкновенно дятел садится на ствол у комля и начинает, опираясь на жесткий хвост, прыжками взбираться вверх, делая при этом спиральные обороты вокруг ствола и внимательно осматривая каждую щель, каждую неровность коры. Если птица заметит что-то на боковых толстых ветвях, то осматривает и их, обыкновенно снизу, подвешиваясь при этом спинкой к земле. Осмотрев таким образом ствол и крупные сучья до высоты 12—16 м, а иногда и выше, дятел перелетает на другое дерево. Если, осматривая дерево, он обнаружит живущих под корой насекомых, то пускает в ход клюв: мерное и громкое «тук-тук-тук» далеко разносится по лесу. Сильными ударами дятел разбивает кору или проделывает в ней воронку, обнажая ходы насекомых-подкорников, а липким и очень длинным языком, который легко проникает в эти ходы, извлекает личинок и взрослых на-

секомых и тут же поедает их. Вообще в весенне-летний период дятлы в значительных количествах поедают муравьев. В некоторых желудках добытых птиц находили до 300—500 этих насекомых. Довольно часто дятлы кормятся жуками — короедами, усачами и др.

Осенью стиль добывания пищи у дятла меняется. Теперь птица не осматривает стволы деревьев в поисках насекомых, а срывает с хвойного дерева шишку и летит с ней к какому-нибудь полуусохшему, чаще листовенному дереву. Здесь дятел зажимает шишку в естественную или выдолбленную им нишу в вершине усохшего ствола и с силой ударяет по ней клювом (там, где люди редко посещают лес и не беспокоят дятлов, «кузница» может быть и у самой земли). Ударами клюва дятел раскрывает чешуйки, извлекает и поедает семена. Обычно под такой «кузницей» к концу зимы скапливается целая гора шишек: под отдельными находили по 5—7 тыс. разбитых шишек. Для пропитания в зимний день дятлу требуется около 10 г семян (примерно 2 тыс. семян ели или сосны), поэтому каждая птица уже с осени захватывает индивидуальный участок, площадь которого, в зависимости от урожая семян хвойных пород и числа деревьев на участке, колеблется от 5 до 15 га. На каждом из них бывает несколько десятков «кузниц». Свои индивидуальные участки птицы защищают и не допускают в них других дятлов. Ранней весной дятлы наравне с семенами начинают поедать вышедших с мест зимовок насекомых. В период начала сокодвижения у берез дятел часто делает клювом на стволах и ветвях деревьев горизонтальные ряды пробоин в коре и, подождав пока не появится капля, поочередно прикладывает к каждому отверстию, чтобы напиться сладкого сока.

Выдалбливая дупла, которые сами дятлы повторно обычно не используют, они тем самым обеспечивают «живой фонд» для многих других лесных обитателей, устраивающих гнезда в дуплах, но не способных их создать. Важная для лесного хозяйства особенность экологии дятла — способность извлекать и поедать насекомых-ксилофагов (короедов, усачей и пр.), которых не могут достать другие пернатые. Долбит дятел только зараженные, больные деревья, а поэтому следы этой его деятельности являются сигналами, указывающими, что дерево поражено и его надо срубить. Таким образом, для внимательного лесовода поведение дятлов — чуткий индикатор здоровья древостоя. Недаром в народе говорят «дятел — доктор леса».

КРАПИВНИК

Это очень маленькая (длина всего 10 см, масса около 10 г) плотного телосложения птичка. Почти вертикально вздернутый вверх короткий хвостик, коричневато-бурая окраска мягкого и рыхлого оперения

и ловкость, с которой эта подвижная птица беспрестанно шмыгает между ветвями кустарников, в валежнике или перебегает по земле среди травянистых растений, позволяет даже начинающему натуралисту безошибочно определить в ней крапивника.

В Советском Союзе он встречается в лесах европейской части страны (за исключением темной северной тайги), в Крыму, на Кавказе, в горных лесах Средней Азии, юго-востоке Сибири (Забайкалье, Приамурье, Приморье), Сахалине, Камчатке, Курильских и Командорских о-вах. Из северных районов обитания крапивники на зиму откочевывают в более южные области, но в мягкие зимы некоторые птицы остаются на местах гнездования.

К местам размножения весной крапивники возвращаются очень рано. В лесу еще нет проталин и только в оврагах в теплые дни начинают журчать весенние ручейки, а на проглянувших из-под оседающего в лучах солнца снега кучах валежника уже деловито шныряет крапивник, время от времени оглашая лес своим трескучим позывным криком. Позже, когда в лесу появятся проталины, а на открытых местах снег сойдет уже совсем, у оврага или в сильно захламленном, густо заросшем кустарником и молодым подростом месте можно услышать очень громкое (для такой маленькой птички) пение крапивника (под Москвой это бывает обычно в апреле).

Песня крапивника очень громкая и мелодичная. Состоит она из нескольких звучных, следующих одна за другой, но непохожих одна на друга трелей. Поет ее птичка стоя на пеньке, куче хвороста или перемещаясь в ветвях ели, а окончив песню, тотчас же покидает это возвышение и прячется в заросли. Встретить крапивника можно в разнообразных увлажненных участках леса (или бурелома) с густым кустарниковым подлеском, среди куч валежника, у лесных ручьев, по лесным оврагам, около речек и окраин лесных болот. Селятся они также и в удаленных от воды участках леса с обильным ветровалом, никогда не встречаясь в разреженных лесах со слабо развитым подлеском, даже при наличии сырых участков и воды. Везде крапивники предпочитают такие места, где легко можно спрятаться между сучьями лежащего на земле хвороста, в корнях вывороченного дерева или в чаще кустарника. Здесь птица в безопасности. Благодаря своей темно-бурой окраске, незначительной величине и быстроте движений (птичка положительно не может усидеть на месте и секунды и, задрав хвостик, беспрестанно скачет с ветки на ветку, с пенька на елочку, иногда взлетая на одну из ее верхних веток, но обыкновенно держась низко над землей) крапивник превосходно прячется и даже уследить за ним нелегко.

Самцы, которые у мест гнездования появляются раньше, чем самки, занимают обширные гнездовые участки: обычно это весь бас-

сейн какого-нибудь небольшого лесного оврага, все окрестности лесного болотца или обширная территория бурелома. Площадь таких «владений» — 3—7 га; и весь день самец, беспрестанно облетая границы участка, распевает свою песенку, которой он предупреждает других крапивников, что участок занят. Наверное, поэтому и песня у крапивника такая громкая — участок ведь очень велик!

Как только старый мох, пучки прошлогодней травы, растительная ветошь и прочие «строительные материалы» достаточно просохнут под лучами весеннего солнца, самец в разных местах своего владения выстраивает 5—8 гнезд. Некоторые из них он доводит почти до конца, но не отделяет их внутри; другие же достраивает лишь до половины; у третьих закладывает только их основания. Строительные материалы птичка собирает рядом с будущим сооружением, отчего и зависит большое разнообразие будущих гнезд: в ельниках-зеленомошниках гнезда крапивника бывают сложены из зеленых мхов, а их входное отверстие по бокам оплетено тонкими еловыми прутиками; гнезда, устраиваемые близ зарослей папоротника в лиственном лесу, свиваются из прошлогодних «листьев» папоротника, которыми выкладываются и края летка. Гнезда, выстроенные самцом, служат обычно для ночлега и поэтому называются «спальными» гнездами.

В период сооружения самцом гнезд формируется пара. Присоединившаяся к самцу самка выбирает какое-либо из «спальных» гнезд, обильно выстилает его внутри мхом и перьями, заканчивает отделку и приступает к кладке яиц. Гнезда крапивник помещает обычно невысоко над землей в нижних ветвях маленьких елочек, в зарослях кустарникового подлеска, густых нижних ветвях елей, валежнике, корнях вывороченных деревьев, пустотах под дерновиной в обрывистых берегах лесных ручьев, за отставшей корой на стволах старых деревьев и т. п. Само гнездо — довольно массивная сравнительно с размерами птичек толстостенная шарообразная постройка.

На большей части ареала у крапивника в сезон бывает две кладки: в первой — обычно 6—7 яиц, во второй — чаще 5. Яйца — округлые, белого цвета с нечастыми буровато-красными крапинками. Насиживает кладку только самка в течение 14—16 дней. Самец в это время странствует по участку, охраняя его от вторжения других самцов, часто поет. Иногда он подлетает к гнезду, но пищу самке не приносит, и она ежечасно на 10—20 мин слетает с гнезда, чтобы покормиться. В этот период очень часто, услышав усиленное пение самца, на участок прилетает посторонняя, не вступившая еще в пару (холостая) самка. Она образует с самцом — хозяином участка пару, достраивает одно из «самцовых» гнезд и откладывает в него яйца.

Иногда, но это бывает редко, на территории гнездового участка одного самца выводят птенцов три самки. Следовательно, крапивники — полигамные птицы.

Самец обычно принимает участие в выкармливании всех своих выводков (это не доставляет ему особого труда, так как птенцы в разных гнездах вылупляются одновременно). Однако кормит своих птенцов он реже самки. Видимо, поэтому интенсивность кормления птенцов составляет в среднем 10—15 прилетов родителей к гнезду с кормом в час. Нередко самец принимает участие в выкармливании только какого-нибудь одного выводка. В возрасте 15—16 сут птенцы покидают гнезда, но еще в течение 7—8 дней взрослые докармливают их, в сумерки устраивая на ночь в одно из своих «спальных» гнезд. В возрасте 25—26 сут птенцы приобретают полную самостоятельность и начинают поодиночке кочевать по лесу.

Лазая в валежнике, кучах хвороста, зарослях подлеска и подраста, бегая среди травы по прошлогоднему опаду, крапивник склевывает попадающихся на пути беспозвоночных (клопов, жучков, гусениц, бабочек, тлей и т. п.) и выпавшие на лесную подстилку семена. Осенью к этой пище добавляются плоды кустарничков и ягоды.

ПЕВЧИЙ ДРОЗД

Некрупная воробьиная птица. Его длина 20—25 см, масса около 70 г. Как самец, так и самка имеют оливково-бурую спину и сероватое надхвостье. Брюшная сторона беловатая с желтовато-охристым налетом на груди и боках. По всей нижней стороне тела, кроме горла и подбородка, разбросаны округлые или продолговатые черновато-бурые пятна. Глаза темно-карие. Клюв черно-бурый, а когти черные.

В нашей стране певчий дрозд широко распространен в европейской части, на Кавказе и в Закавказье, а также в Сибири (исключая север таежной зоны) до Байкала. В Советском Союзе он гнездится, а зимовать улетает в Западную и Южную Европу, Северную Африку, Малую Азию.

На местах гнездования певчие дрозды появляются в середине апреля и вскоре занимают для размножения подходящие участки леса, а также рощи и парки. В это время самцы поют почти все светлое время суток, но особенно интенсивно — на утренних и вечерних зорях. Песня — звонкая и громкая, довольно продолжительная. Она состоит из разнообразных низких свистовых слогов. В хоре поющих в апрельском лесу птиц она, пожалуй, самая звучная и замысловатая, недаром певчего дрозда иногда называют соловьем леса. При некотором воображении можно услышать обращенный к кому-то

в песне призыв: «Филип! Филип! ...Иди чай пить, чай пить ...сахарром ...Скккоррей, а то остынет! ...»

Гнездо свое певчий дрозд сооружает на различных деревьях и кустарниках, часто гнезда устраиваются также на кучах валежника, на стволах и среди ветвей поваленных деревьев, на пеньках, но всегда недалеко от опушки, лесной поляны или просто вблизи разреженного древостоя. Помещается гнездо чаще всего в мутовке ветвей у ствола на высоте 1—10 м от земли, но наиболее распространенная в европейских лесах нашей страны высота, на которой можно найти гнездо этого дрозда, — 2—5 м.

Само гнездо — довольно громоздкая чашеобразная постройка, сооруженная из сухих листьев травянистых растений, тонких древесных прутиков, корешков, лишайников и большого количества мха. Строительство гнездового сооружения осуществляется в несколько этапов. Вначале на выбранное место самка натаскивает разнообразный строительный материал: тонкие прутики, клочья лишайников, пучки мха, стебли травянистых растений. Все это складывается в кучу, затем она садится на этот ворох и, поворачивая туловище то в одну, то в другую сторону, делает в груде строительного материала углубление. После того как наметилась форма гнезда, в его сооружении принимает участие и самец, заканчивающий вместе с самкой отделку дна и наружных стенок. Как только эти работы закончатся, обе птицы начинают таскать в клюве грязь с ближайшего лесного родничка или болотца и оштукатуривать гнездо изнутри, а затем древесной трухой, смешанной с пометом и глиной, смачиваемыми приносимой во рту водой, окончательно отделяют внутренние стенки лотка.

Работают певчие дрозды довольно быстро: на постройку самого гнезда пара затрачивает обычно 3 дня, на его штукатурку — 1—2. День гнездо просыхает, после чего самка откладывает в него первое яйцо. Почти повсеместно певчие дрозды имеют две кладки в году: одна бывает в конце апреля — начале мая, а другая — в июне. Первая состоит из 5—6, вторая — из 4—5 голубых яиц с редкими мелкими черно-бурыми пятнышками. Насиживает кладку только самка в течение 12—13 дней, а вылупившихся птенцов кормят оба родителя, прилетая к гнезду с пищей примерно 150 раз в день. На 12—15-й день жизни птенцы покидают гнездо, хотя летать, а тем более самостоятельно кормиться, они еще не могут, и родители долго подкармливают их и учат летать. После того как птенцы подрастут и станут самостоятельными, они объединяются в стайки, которые широко кочуют по лесам и зарослям вдоль рек. Часто их можно встретить в это время и на открытых местах. В конце августа — начале сентября такие кочевки принимают характер направленных мигра-

ций. Начинается пролет, и к началу ноября уже все птицы покидают центральные и северные области своего обитания в СССР.

Как и все дрозды, певчий собирает пищу на земле или склевывает ее с травяного покрова, реже он ловит малоподвижных насекомых в ветвях деревьев и кустарников. Летом взрослые птицы питаются дождевыми червями, многоножками, проволочниками, гусеницами чешуекрылых, личинками пилильщиков и мух, мелкими жуками; реже поедают моллюсков и пауков. Птенцам приносятся, в общем, те же корма, но в них значительно чаще, чем у взрослых, встречаются личинки насекомых. С созреванием в лесу плодов и ягод дрозды в значительной степени переключаются на них: с июля и до отлета птицы клюют плоды черники, брусники, вороники, ягоды земляники, семена осок и березы, а поздней осенью — плоды рябины.

Так как семена многих растений (например, рябины), пройдя через кишечник дроздов, не теряют всхожести — певчий дрозд способствует расселению многих лесных древесно-кустарниковых пород.

ОБЫКНОВЕННЫЙ СОЛОВЕЙ

Соловей (его часто называют восточным) — маленькая, размером лишь немного крупнее воробья, птичка. Его длина 16—19 см, масса около 25 г. Наружность ничем не примечательна. Половой диморфизм не выражен. Окраска спинной стороны тела у птиц оливково-бурая с более рыжеватым хвостом. Брюшная сторона беловатая, с буровато-серыми боками; на зобе пестрое серовато-охристое пятно. Глаза черные, а клюв и когти темно-бурые.

У нас обыкновенный соловей встречается в европейской части страны (за исключением ее северных районов), в центральных и южных районах Западной Сибири. Здесь он гнездится; зимует в южной половине тропической части Восточной Африки.

Весной на своей родине обыкновенные соловьи появляются только в начале мая, занимая по прилете сырые с тенистыми зарослями кустарника места: густые кустарниковые поросли по опушкам леса, ивовые и ольховые заросли по берегам рек, молодые рощи, большие сады и парки с густыми кустарниковыми насаждениями (где преимущественно выбирают наиболее запущенные участки) и т. п. Петь соловьи начинают только через 3—5 дней после прилета, когда покроеся лиственной древесно-кустарниковая растительность. Поет соловей всю ночь от вечерней до утренней заре, а в первые две недели после начала пения — и в светлое время суток, умолкая ненадолго только в середине дня.

Пение соловья очень характерное — богатое свистовыми, щелкающими и рокочущими звуками. С удивительной легкостью нежные

звуки песни сменяются громкими, минорные — мажорными, радостные — печальными... Строфа песни плавно замирает, но неожиданно за небольшой паузой следует новая — отрывистая и громкая... Неторопливый темп песни лишь подчеркивает неповторимую красоту и прелесть соловьиного пения. Слыша пение соловья, всегда приходится изумляться разнообразию, полноте и силе звуков и кажется чудом, что такая маленькая и невзрачная птичка так прекрасно поет. Поет соловей, сидя на какой-нибудь веточке невысоко от земли, несколько сгорбившись и опустив крылья. Вообще, эта птица очень скрытна и осторожна, заметить ее очень трудно; во время же интенсивного пения она забывает об опасности и поет так самозабвенно, что к ней можно подойти почти вплотную. Соловьи довольно склонны к подражанию не только друг другу, но и другим птицам, поэтому чем старше соловей, тем лучше он поет. Молодые певцы учатся своему искусству у старших, подражая им, а потому там, где появляется один хороший певец, вскоре улучшается пение и всех птиц. Там же, где птицеловы выловят хороших певцов, новое поколение птиц поет хуже. Вот почему в одно время своим искусством славились курские соловьи, потом киевские и т. п. У очень хороших певцов в песне бывает до 40 колен; тогда как в песне, например, подмосковных всего около десятка.

Гнезда соловьи устраивают обычно на земле между корнями кустарника или древесной поросли, реже в густых переплетениях стволиков кустарника у самой земли. Само гнездо бывает так углублено в лесную подстилку, что его края оказываются вровень с сухими листьями и мертвым опадом, валяющимся на земле, что делает его совершенно незаметным. Оно сложено довольно грубо — из полуистлевших листьев и сухих стеблей травянистых растений, а иногда и тонких веточек. Лоток выстилается тоненькими стебельками злаков, их размочаленными листьями, тончайшими корешками и изредка конским волосом. Кладка, происходящая в конце мая, состоит из 4—5 оливкового или коричневато-оливкового цвета яиц (а иногда они бывают и темно-шоколадного цвета). Насиживание, которое осуществляет самка, продолжается 13—14 сут; самец в это время охраняет гнездовой участок и подает самке сигнал в случае опасности.

С вылуплением птенцов самец начинает кормить их — на пение уже не остается время. В середине июня в средней полосе европейской части СССР пение соловьев прекращается. Птенцы проводят в гнезде обычно 11—12 дней и покидают его не умея летать. Оставившие гнезда желторотые птенцы (по краям рта у них сохраняются желтые клювные валики), как мышата, ловко шныряют в траве, затаиваясь при малейшей опасности или предостерегающем крике родителей. Первые 4—5 дней по оставлению гнезда птенцы держатся

на земле или на нижних ветвях густых кустов недалеко от места, где вывелись; к концу этого периода они уже могут перепархивать. Однако еще в течение трех-четырех дней, пока слетки не начнут хорошо летать, родители продолжают кормить их. Но и уже хорошо летающие молодые птицы остаются со взрослыми еще в течение 13—15 дней, и лишь после этого семьи распадаются, и соловьи начинают вести одиночную жизнь, кочуя по лесным опушкам, приречным зарослям и по кустарникам полевых оврагов. В августе начинается отлет на зимовки.

Пищу соловьи склевывают в лесной подстилке и в травостое, а также с нижних ветвей и листьев кустарников. Поэтому чаще всего их добычей становятся муравьи, жуки (преимущественно долгоносики, листоеды, щелкуны, жужелицы), клопы, а также гусеницы чешуекрылых, многоножки, мухи, пауки; осенью в небольшом количестве поедаются ягоды и семена. Значительная часть потребляемых беспозвоночных — фитофаги, в той или иной мере вредящие лесному хозяйству; однако неизмеримо больше эстетическое значение соловья — это лучший певец из наших птиц.

ЗАРЯНКА

Не отличающаяся особой красотой оперения, зарянка в целом довольно милостивая птичка. Спина у нее оливково-серого цвета; брюшко серовато-белое. Лоб, горло и верхняя часть груди оранжевые. Половой диморфизм в окраске незначителен: у старых самцов горловое пятно краснее и ярче, чем у самок. Оперение у птиц мягкое и неплотное. Глаза большие карие; клюв черновато-бурый. Красноваторогового цвета ноги слабые и тонкие, отчего небольшая птичка выглядит очень изящной. Длина ее тела 15—16 см, масса 16—18 г. Перья молодых птиц (темно-бурые с охристыми пестринами сверху и желтовато-охристые с бурыми крапинками снизу) распушены, а поэтому кажется, что они значительно крупнее своих родителей.

Гнездятся зарюнки в лесах на европейской территории страны (за исключением северных таежных лесов), в центральных областях Западной Сибири, на Кавказе. Зимуют в Западной Европе, Северной Африке и на юге Азии (от Малой Азии до Пакистана).

На местах гнездования зарюнки появляются очень рано, часто когда на небольших вырубках, просеках, полянах и лесу еще не появились даже проталины. Как будто катится по снегу маленький огненный шарик, прыгает под кронами хвойных деревьев зарянка, собирая опавшие семена сосны и ели, невесть откуда взявшихся редких насекомых. Первыми на родину прилетают самцы и сразу же занимают подходящие для гнездования места в разнообразных, но

всегда тенистых глухих, более или менее сырых и захламленных участках леса с густым подлеском и подростом. Зарянка — птица индивидуалист. Даже на места своего гнездования зарянки прилетают поодиночке; а занятые гнездовые участки самцы защищают так рьяно, что нередко сначала не допускают в их пределы прилетевших позже самок. Другая характерная черта зарянки — ее осторожность: приблизиться к ней трудно даже у ее гнезда.

Когда в лесу появляются проталины, звенящая «как серебряный колокольчик», но немного скрипучая песня зарянки заглушает все остальные лесные голоса. Поют в это время «хором» и местные птицы, и те, которые только остановились ненадолго, чтобы вскоре лететь дальше на север. Обычно поет самец, усевшись на вершину высокой старой ели, почти непрерывно, лишь ненадолго умолкая в самую глухую часть ночи да в середине дня. Но особенно хорошо и много поет зарянка сразу после восхода солнца и после того, как оно зайдет. Видимо, поэтому и называется она «зарянка». Песня ее напоминает скрип несмазанного колеса тащущейся в гору телеги, а заканчивается мелодичным перезвоном серебристого колокольчика. Поет ее зарянка неторопливо, и это придает звукам какой-то торжественный и по-весеннему светлый оттенок. За светлую красоту песни в народе эта птица зовется малиновкой.

Гнездо птицы помещают в выгнивших пустотах между кронами старых пней, под поваленными стволами деревьев, в основании кустарников, углублениях под камнями, реже под кучами валежника и в расположенных у самой земли полудуплах деревьев. Часто гнездо располагается в углублении на земле под прикрытием папоротника или какого-нибудь травянистого растения. Гнездо представляет чашеобразную, довольно рыхлую постройку из сухих древесных листьев и мха, нередко с примесью сухих травинки и корешков. Лоток свит из тонких сухих стебельков, шерсти и конского волоса. В начале мая в средней полосе европейской части СССР происходит кладка, состоящая из 5-7 светло-розовых с ржавчато-бурыми крапинками яиц. Насиживает самка в течение 13—14 дней. Птенцы остаются в гнезде 12 суток, в течение которых их кормят родители, принося им пищу более 300 раз в день (обе птицы). Покинув гнездо, птенцы почти не летают: чаще они ловко бегают в траве, затаиваясь при малейшей опасности. Взрослые птицы кормят их вне гнезда еще около двух недель, предупреждая об опасности протяжным и тихим «тсс...». Когда птенцы приобретут самостоятельность, семейная стайка распадается. Родители приступают ко второй кладке (которая в центральной части гнездового ареала на территории СССР бывает в конце июня — начале июля), а ставшие с приобретением самостоятельности строптивыми и неуживчивыми птенцы поодиночке

начинают кочевать по лесу. В отличие от взрослых птиц, молодые очень любопытны и неосторожны: если идущий в осеннем лесу грибник не будет делать резких движений, то он скоро заметит пестрого бурого первогодка зарянки, который внимательно наблюдает за человеком из-за ближайшего куста, следуя за ним довольно долго.

Отлетать на зимовки зарянки начинают поздно: из европейского центра нашей страны с середины сентября. Пролет идет медленно — последние птицы покидают, например, Подмоскowie только в начале ноября. В отличие от большинства наших певчих птиц, зарянки поют и осенью. Однако пение это намного уступает по красоте и продолжительности весеннему.

Пищу зарянки собирают в нижнем ярусе леса, передвигаясь по земле прыжками. Их корм состоит из жуков (долгоносиков, щелкунов и их личинок, жужелиц), гусениц чешуекрылых и личинок пилильщиков, клопов, двукрылых (особенно личинок мух) и других насекомых, а также пауков, многоножек и сухопутных моллюсков с раковинками. В конце лета и осенью зарянки охотно склеывают плоды различных кустарничков, ягоды и семена травянистых растений, которые поздней осенью становятся основой их пищевого рациона.

Зарянка — один из лучших певцов среди наших пернатых, прекрасное украшение старых тенистых парков (если в них не рыскают кошки и не бегают бездомные собаки, разоряющие наземные гнезда этой беззащитной птички).

МУХОЛОВКА-ПЕСТРУШКА

Эта маленькая птичка: ее длина всего 12,5—14,5 см, масса около 14 г. Мухоловка-пеструшка действительно имеет довольно пестрое оперение. В природе ее легко отличить от других птиц по «сорочьей» окраске, характерному для мухоловок частому потряхиванию крыльями (птица как бы порывается взлететь: быстро, немного раскрывая крылья и тотчас же вновь их складывая) и при этом повода вверх и вниз хвостом. Окраска взрослого самца черно-белая, контрастная. Спинная сторона тела и темя черные; на лбу белое пятно. Поясница серая; хвост буровато-черный с белой каемкой по краям. Брюшная сторона белая. Крыло темно-бурого, почти черного цвета с большим белым пятном. Самки окрашены более тускло: черные тона в оперении заменены серовато-бурыми, белые — грязно-белыми. Радужина глаза у мухоловки-пеструшки коричнево-бурая; клюв и когти черные.

В Советском Союзе эта птица распространена в лесах европейской части страны и в центральных областях Западной Сибири. У нас она — перелетная птица, зимующая в тропической и Северной Африке и, по-видимому, в Юго-Западной Европе.

К местам гнездования птицы возвращаются в конце апреля — начале мая (в центре европейской части СССР), что по времени совпадает с цветением осины и мать-и-мачехи. Самцы прилетают на несколько дней раньше. По прилете они усердно распевают короткую и негромкую песенку, довольно отчетливо выговаривая «ци-кру, ци-кру-ци, ци-кру-ттии», а при приближении врага или в минуты возбуждения довольно звонко повторяя «пик... пик... пик».

Обычно самец поет около старого дупла дятлов, причем защищая его от посягательств других самцов пеструшек. Спустя несколько дней к такому самцу — обладателю дупла присоединяется самка и если оно оказывается подходящим, то через 2—3 недели после прилета пара приступает к устройству гнезда. Птицы гнездятся в лесах самых разнообразных типов, но особенно охотно селятся в осветленных участках с перестойными дуплистыми деревьями; нередко встречаются и в населенных пунктах, если в них есть сады, скверы, парки или хотя бы отдельные деревья. Гнездо устраивается в естественных дуплах ветхих деревьев, старых дуплах дятлов, под крышами деревянных строений. Охотно занимают и искусственные гнездовья самых разных типов. Само гнездо (на постройку которого пара затрачивает 3—10 дней) представляет заполняющую всю нижнюю часть полости дупла кучу, сложенную из сухих травинок, бересты (если гнездо находится в березняке) или пленок коры сосны (если гнездо в сосняке); в небольшом количестве бывают также мох, волосы, различные лубяные волокна. В середине такого вороха сухого растительного материала — углубление лотка, выстланное тонкими сухими листьями, стебельками злаков и других травянистых растений. Кладка начинается спустя 2—3 дня после окончания постройки гнезда и состоит из 4—10, чаще 5—7 голубеньких яиц. Насиживает яйца только самка в течение 11—14 дней; самец в это время караулит гнездо и иногда кормит самку. Вылупившиеся птенцы проводят в гнезде 13—18 дней, в течение которых их кормят оба родителя, делая вместе до 400—500 прилетов с кормом к гнезду за день. После вылета птенцов из гнезда взрослые птицы, докармливая молодых еще в течение 5—7 дней, постепенно уводят их от гнезда. В конце июня в лесах средней полосы можно наблюдать, как семейные стайки, состоящие обычно из 5—6 молодых и 2 старых птиц, перекочевывают с места на место в поисках пищи. Такие кормовые кочевки у мухоловки-пеструшки быстро переходят в направленную миграцию, и уже к концу июля выводки покидают места, где они вывелись, а на их месте оказываются пролетные особи этого же вида из более северных районов гнездования. В сентябре пролет заканчивается.

Пища мухоловки-пеструшки очень разнообразна и состоит, например в смешанных лесах Московской обл., более чем из 200 видов

беспозвоночных, из которых чаще и в большем количестве встречаются перепончатокрылые (преимущественно личинки пилильщиков), двукрылые (главным образом мухи), жесткокрылые (почти 50% которых часто составляют хищные личинки божьих коровок), чешуекрылые (исключительно гусеницы), а также пауки и равнокрылые (различные мелкие цикадки). Как видно, эта мухоловка не вполне оправдывает свое название: более $\frac{2}{3}$ ее добычи не мухи, а малоподвижные беспозвоночные, собираемые с ветвей и листьев деревьев и кустарников, а также в травяном покрове.

Мухоловка-пеструшка весьма неразборчива в выборе пищи: в зависимости от окружающих условий потребляемая пища сильно варьирует. В хвойном лесу птицы питаются преимущественно жуками, растительноядными перепончатокрылыми и некоторыми другими насекомыми, составляющими значительную часть энтомологического населения этого биоценоза. В лиственных насаждениях наряду с перечисленными группами насекомых она уничтожает много личинок божьих коровок, имаго мух-бикасниц, ктырей и т.д.

Благодаря высокой пластичности поведения и легкой приспособляемости к новым условиям мухоловка-пеструшка охотно заселяет подходящие для выведения потомства искусственные гнездовья. Развеской в лесу дуплянок и дощатых синичников можно увеличить плотность населения пеструшки в десятки раз, что делает этот вид важным компонентом биологического метода борьбы с насекомыми — вредителями древостоев.

ХОХЛАТАЯ СИНИЦА

Это маленькая птичка, длина которой 12—13,5 см, масса 10—12 г. Легко отличима от всех других синиц заметным даже на расстоянии хохолком на голове. За этот хохолок ее часто называют «гренадерка». Образующие его удлинненные перья черные с белыми пятнышками. Окраска спинной стороны тела, кроме головы, буровато-серая с малозаметным оливковым оттенком. На горле и по бокам шеи черные пятна; щеки и пространство между глазом и основанием клюва грязновато-белого цвета. Брюшная сторона желтовато-белая. Крылья и хвост темно-бурые. Радужина глаза темно-бурая. Клюв и когти черные.

У нас эта птица обитает в хвойных лесах европейской части страны. Ведет она оседлый образ жизни, лишь осенью и зимой предпринимая кочевки на сравнительно небольшие расстояния. Как в гнездовой период, так и во время кочевек хохлатая синица держится исключительно в хвойных лесах, очень редко встречаясь в смешанных участках и избегая чистых лиственных насаждений. Из всех синиц это наиболее тесно связанный с хвойными породами вид.

В гнездовой период встречается в старых и средневозрастных еловых и сосновых лесах, там, где есть дуплистые деревья. В марте происходит разбивка на пары; в это время самцы поют, сидя где-нибудь на верхушке ели или сосны. Песенка — короткая хрипловатая трель «... ци-трр, ци-трри ...». Гнезда птицы устраивают невысоко над землей в старых дуплах малых пестрых дятлов, прошлогодних дуплах буроголовых гаичек, естественных пустотах стволов деревьев, если входное отверстие дупла не превышает 3 см в диаметре, реже используют старые беличьи гнезда или гнезда хищников, устраиваясь в их нижней части среди сухих сучьев и ветвей. В начале апреля в лесу можно наблюдать, как птички собирают и носят в дупло строительный материал. Основание гнезда строится из мха с примесью лишайника; внутренняя часть и лоток выстилаются шерстью, которая утаптывается птичками и превращается в войлокоподобную массу. В сезон бывает две кладки: первая, состоящая из 5—9 яиц, во второй половине апреля; вторая, из 4—6, в июне. Яйца белые с красновато-коричневыми пятнышками, образующими вокруг тупого конца яйца венчик. Насиживает только самка в течение 13—15 дней; самец в это время занят поисками корма для себя и для нее. Вылупившиеся птенцы остаются в гнезде в течение 20—21 дня. По вылуплении первые 3 дня птенцов и самку, обогревающую их, кормит самец; с 4—5-го дня к нему присоединяется и самка. За день обе взрослые птицы делают до 300 прилетов к гнезду. Первые два дня птенцы выкармливаются соком пауков и гусениц; с 3-го по 7-й — пауками и мелкими гусеницами; более взрослым птенцам приносятся также мелкие бабочки, цикадки, мелкие жуки, двукрылые, пилильщики и т. п.

Вылетевшие из гнезда птенцы в течение недели докармливаются взрослыми птицами; потом самец и самка оставляют их и приступают ко второй кладке (которая бывает не у всех пар), а молодые кочуют поблизости от мест своего рождения. Осенью такие стайки объединяются с выводками других видов синиц, королек и некоторыми другими птицами и вместе кочуют в поисках пищи, оживляя опустевший зимний лес своими голосами. В такой стае хохлатые синицы наряду с буроголовыми гаичками составляют ядро, за которым движутся все остальные птицы. Кочуя по лесу, гренадерки не удаляются обычно далеко от мест своего рождения: в большинстве случаев они зимой откочевывают не более чем на десятки — сотню километров.

Чаще всего хохлатых синиц можно наблюдать на концах тонких, покрытых хвоей веточек или, что бывает реже, на более крупных, не несущих хвою ветвях. Здесь птички быстро, не задерживаясь подолгу на одном месте, осматривают развилки веточек, трещинки коры, пучки хвои, нередко при этом подвешиваясь к ветке вниз спинкой или вниз головой; реже порхают у концов веточек, высматривая добычу

и заметив что-то подозрительное, «останавливаются» в воздухе быстро трепеща крылышками и на лету пытаются склонить свою жертву. Летом и весной птички держатся в кронах больших деревьев, но с наступлением холодов посещают в поисках насекомых подлесок, а часто и землю. С выпадением снега гренадерку часто можно видеть и на снегу, где она собирает опавшие семена и сдутых с ветвей деревьев беспозвоночных.

Питаются хохлатые синицы в летний период исключительно чешуекрылыми (преимущественно гусеницами), жуками (среди которых преобладают долгоносики и листоеды), паучками и равнокрылыми (преимущественно тлями и щитовками); реже в пище встречаются мухи, перепончатокрылые и другие насекомые. Осенью и зимой наряду с беспозвоночными в большом количестве потребляются семена ели, сосны и некоторых других хвойных деревьев.

Чтобы обеспечить себя пищей в холодное зимнее время, гренадерки (особенно на севере своего ареала) в конце лета и осенью запасают пищу впрок. Пойманных насекомых, паучков и семена ели и сосны они прячут в трещины и щели коры, развилки ветвей, зажимают добычу между хвоинками на ветвях. При этом синицы засовывают запасаемый корм с нижней стороны ветвей так, чтобы выпавший снег не закрывал доступ к «кладовым». Зимой и в начале весны гренадерки отыскивают кладовые и поедают находящиеся в них запасы. При этом используют сделанные запасы птички, по-видимому, коллективно, т. е. зимой ищутся и находятся чаще не те объекты, что запасали они сами осенью, а кладовые других индивидов (а вероятно, и других видов синиц).

Проводя все сезоны в наших лесах, хохлатые синицы оказывают заметное влияние на численность ряда обитающих в кронах ели и сосны видов насекомых — фитофагов, которых регулярно потребляют в течение года. Таким образом, эти птицы — важный фактор естественной регуляции численности потенциально опасных для древостоя насекомых. Кроме того, синицы — одни из немногих пернатых обитателей зимнего леса, присутствие которых вдыхает жизнь в его угрюмое безмолвие. В наименьшей степени оживляют синичьи стаи парки и большие скверы зимой, что делает их желанными гостями городских древонасаждений.

ОБЫКНОВЕННАЯ ПИЩУХА

Маленькая изящная птичка. Ее длина всего 12—15 см и при этом половина общей длины приходится на жесткий, двураздельно заостренный ступенчатый хвост (длина которого 5,5—7 см). Масса птички всего 8—9,5 г. Окраска неброская, скромная. Оперение на спинной стороне серовато-бурое с беловатыми крапинками; на поясице и

надхвостье серовато-бурое. Брюшная сторона тела шелковисто-белая. Глаза темно-карие. Клюв относительно размеров птички очень длинный (1,5 см), серповидно изогнутый; буровато-черного цвета, при этом подклювье заметно светлее надклювья. Ноги серовато-бурые, а когти черно-бурые.

В СССР обыкновенная пищуха широко распространена в лесной зоне (за исключением северных пределов тайги), а также в горных лесах Кавказа и Крыма. Это оседлая, отчасти кочующая птица. Сезон размножения начинается очень рано. Уже в конце февраля и марте в лесу (например, в средней полосе европейской части страны) можно услышать незамысловатую, торопливую, но довольно мелодичную трель самца, увидеть дерущихся птичек. В это время происходит разбивка на пары, которые занимают подходящие для гнездования участки в старых лиственных и смешанных лесах, где много дуплистых деревьев и птичкам нетрудно найти подходящее для устройства гнезда место; лишь изредка пищуха гнездится в хвойных лесах. В апреле парочка приступает к постройке гнезда, которое обычно помещается за отставшей корой или в полуразвалившемся дупле дерева всегда невысоко над землей (обычно на высоте 1—2,5 м). На постройку гнезда уходит 8—12 дней. Нижняя его часть представляет рыхлый помост из тонких сухих веточек диаметром 2—3 мм. На этом помосте устраивается собственно гнездо, которое строится из сухих размочаленных травинков, волокон луба, узких листочков лесных злаковых трав попеременно с кусочками коры, древесины, пучками мха и лишайника и скрепляется нитями паутины. Подстилка состоит из большого количества мелких перьев, иногда с примесью шерсти, коконов и паутины насекомых и пауков; случается подстилка отсутствует.

В конце апреля происходит кладка, состоящая обычно из 5—7 белых яиц с красновато-коричневыми пятнышками и точками, сгущающимися у тупого конца. Насиживание продолжается 13—15 дней. Вылупившиеся птенцы остаются в гнезде 15—16 дней, в продолжение которых их кормят взрослые, делая до 260 прилетов с кормом к гнезду в день. В благоприятные годы у части пар в июне бывает вторая кладка, состоящая из 4—6 яиц. После вылета птенцов родители около недели докармливают их невдалеке от гнезда, а затем или приступают к повторному гнездованию, или кочуют вместе с молодыми в поисках пищи по лесу. Однако такие «семейные» кочевки не бывают продолжительными: уже с конца июля — начала августа семья распадается, отдельные ее члены присоединяются к разным синичьим стаям, с которыми и кочуют до весны повсюду, где есть деревья — в лесах, парках, рощах, фруктовых садах, зарослях по берегам рек. Войдите зимой в лес, отыщите стайку синиц, и, если вы не будете делать резких

движений, она подлетит на самое близкое расстояние; тогда-то по шурушанию облетающих под коготками птички чешуек коры где-нибудь на стволе дерева можно увидеть неприметную из-за своей пестро-бурой окраски, тихую, а потому и незаметную пищуху. С необычайным вниманием птичка обшаривает стволы, осматривая растущие на дереве кустики лишайников, используя при поисках всегда один и тот же прием: начав от комля ствола, пищуха поднимается вверх (опираясь при этом на жесткий хвост, а иногда на слегка расставленные крылья и скользя брюшком и грудкой по стволу), делая спиральные обороты вокруг ствола, а поднявшись до 10—17 м, — перелетает на другое дерево, чтобы начать все снова.

Собираемая только со стволов и изредка с ветвей у начала их отхождения от ствола пища довольно однообразна и состоит из мелких жуков (долгоносиков и листоедов), равнокрылых (преимущественно листоблошек и тлей). Значительно реже в пище встречаются пауки, двукрылые, перепончатокрылые, гусеницы чешуекрылых и клопы. Осенью и особенно зимой значительное место в питании занимают семена растений. Уничтожая зимующих в глубоких трещинах и щелях коры, а поэтому недоступных другим птицам мелких насекомых, обыкновенная пищуха является важным фактором регулирования их численности в ненарушенных хозяйственной деятельностью человека лесах.

ЗЯБЛИК

Некрупная выюрковая птица: длина 14—18 см, масса около 23 г. Самцы весной и летом имеют довольно яркую окраску оперения. Крылья и хвост птички черно-бурые, но края хвоста белые, а на крыле (у плеча) белое зеркальце. Голова серо-синяя, лоб черный, спина каштановая, брюшная сторона тела красно-коричневая. Окраска самки значительно более тусклая, в ее оперении преобладают зеленовато-серые тона. Радужина глаза бурого цвета. Крепкий конический клюв у самца в брачный период голубовато-серый; зимой, как и у самки, буровато-роговой; когти темно-бурые.

Зяблик — одна из самых многочисленных птиц лесов умеренной зоны Евразии: он встречается здесь во всех типах леса, в парках и садах и даже (там, где его не беспокоят) в небольших скверах, зажатых между городскими строениями, и дворах жилых домов, если там есть деревья. Зяблик населяет европейскую часть СССР, Кавказ и Западную Сибирь (исключая таежные леса севера) на восток до Томска, Барнаула, Красноярска, а к югу — до лесостепи в Казахстане. На большей части своего ареала в СССР (в северных и центральных областях) зяблик — перелетная птица, но в южных — оседлая, кочующая и зимующая.

К местам гнездования зяблики прилетают, когда в полях и лугах земля начинает освобождаться от снежного покрова; самцы на неделю раньше самок. С прилетом самок интенсивность пения самцов резко усиливается. Начало такого «громкого» пения, например, в Московской обл. падает обычно на первые числа апреля. Сидя где-нибудь в нижней или средней части кроны дерева, самец через небольшие промежутки времени повторяет довольно короткую, но звучную песенку, заканчивающуюся громким полусвистом-полутреском («росчерком» — как обычно говорят знатоки птичьих песен).

Обозначаемый песней, гнездовой участок выбирается обычно среди лесных опушек, у окраины полей, просек, лесных дорог или близ прогалин, в глубине же леса — лишь среди разреженных и осветленных мест с незначительно развитым подлеском и подростом. Загнездившись в каком-то месте, зяблик из года в год каждую весну будет возвращаться сюда. Птицы очень привязаны к родным местам. Не раз приходилось наблюдать, как при вырубке рощи зяблик продолжал гнездиться даже в тех случаях, когда от нее оставалось только 1—2 дерева.

Площадь гнездового участка в смешанных лесах средней полосы составляет примерно 5 тыс. м². Пока лес не покрылся листвой, самец систематически облетает свои владения, яростно защищая их от вторжения других самцов своего вида. Позже, когда лес зазеленеет, «защищаемая площадь» сокращается, а ко времени выкармливания птенцов некоторые зяблики вообще перестают реагировать на присутствие на их участке «посторонних» зябликов.

Через 5—10 дней после прилета самок одна из них, привлеченная песней самца, образует с ним пару. После спаривания она разыскивает в пределах гнездового участка подходящее для устройства гнезда место на дереве и приступает к строительству гнезда, продолжаясь 6—8 дней. Самец мало принимает участия в ее работе и лишь изредка приносит какой-нибудь стебелек, но почти всегда сопровождает самку, поет и яростно изгоняет посторонних самцов со своей гнездовой территории. Остов гнезда состоит из сплетенных между собой стебельков злаков и корешков, в промежутки между ними птица напихивает мох. В созданные таким образом стенки гнезда с наружной стороны при помощи паутинок укрепляются кусочки лишайников и коры с дерева, на котором сооружается гнездо, что обеспечивает его почти идеальную маскировку. Лоточек гнезда птичка выстилает шерстью, волосом диких и домашних животных, мелкими перьями и иногда осиновым или ивовым пухом. Размеры гнезда под стать хозяйке: диаметр — 8,5—10,5 см, высота — 5—9 см.

Обычно в смешанных лесах попадаются гнезда зябликов, устроенные на высоте 2—6 м от земли в молодых елочках или на ветвях ста-

рых елей и сосен в стороне от ствола (из-за плохой маскировки почти все они разоряются хищниками). В действительности же зяблики чаще помещают гнезда между стволом и отходящей ветвью (обычно на березе, ольхе, осине) на значительной высоте (5—15 м), что делает такие гнезда мало заметными.

Через день-два, после того как гнездо закончено, в нем появляется первое голубовато-зеленоватое с буроватыми пятнышками яйцо. Полная кладка, состоящая обычно из 5—6 яиц, насиживается 12—13 сут самкой, лишь иногда самец сменяет ее на время кормления. Вылупившиеся птенцы покрыты густым пухом, особенно длинным (1,1—1,3 см) на спине. Таким образом, птенцы, лежащие в гнезде на своих огромных животиках, как бы покрыты сверху периной, предохраняющей их от охлаждения в период отсутствия в гнезде самки (в мае в лесу по утрам бывают и отрицательные температуры).

Выкармливают птенцов оба родителя в течение 13—14 дней, но первые 5—6 дней самка подолгу обогревает их и поэтому мало участвует в сборе кормов. Обычно к гнезду со средним размером выводка (5 птенцов) за несколько дней до вылета взрослые птицы приносят корм около 150—180 раз в сут. В возрасте 13—14 дней птенцы покидают гнездо, но еще неделю родители докармливают их, обучая находить и склевывать добычу и т. п. По завершении этого первого репродуктивного цикла часть пар (в средней полосе примерно $\frac{1}{5}$) приступает ко второй кладке, а самостоятельные птенцы первой медленно кочуют по опушкам, часто (но не далеко) вылетая для сбора корма на поля и луга, непосредственно прилегающие к лесу. В это время происходит и формирование стай, к которым позже присоединяются и выводки второй кладки, а также и отдельные взрослые птицы. К началу августа в средней полосе зяблики встречаются уже стайками в 20—25 птиц, а позже, в конце августа, — по 40—50. Обычно их стайки вливаются в смешанные скопления славков, пеночек, синиц, корольков и других птиц и широко кочуют по лесам. Со временем перемещения стаяк усиливаются, и начинается массовый отлет (и пролет) зябликов к местам зимовок. Зимуют наши зяблики в Западной Европе, Крыму, на Кавказе.

Хотя места сбора пищи у зябликов довольно строго локализованы (птица собирает корм с земли, кустиков лесных трав, крупных горизонтальных ветвей деревьев, а осенью — часто и в листьях кроны), питание их довольно разнообразно. Весной птицы поедают семена ели, сосны и других деревьев, а также семена различных травянистых растений, перезимовавшие под снегом, изредка склевывают почки и молодые листья, собирают по опушкам с земли и по дорогам прошлогодние зерна злаков. Летом в питании взрослых птиц преобладают беспозвоночные (80%), в основном насекомые и пауки, растительная

пища (обычно семена различных лесных травянистых растений) потребляется значительно реже. Пища птенцов состоит исключительно из пауков, жуков, двукрылых и гусениц чешуекрылых. Значительно реже и в меньших количествах потребляются другие беспозвоночные (перепончатокрылые, стрекозы, наземные моллюски), а также семена.

В конце лета и осенью более половины корма составляют семена (лесных злаков, кислицы и др.); из животной пищи преобладают жуки, гусеницы и редко бабочки чешуекрылых, комары-долгоножки и другие двукрылые, а также нерегулярно встречающиеся в небольших количествах клопы, перепончатокрылые, пауки. Иногда птицы склевывают плоды кустарничков, ягоды.

Красивая, яркая раскраска самцов и их громкая задорная песня в сочетании с нетребовательностью птичек к местам для поселения делают зяблика ценнейшим украшением пригородных лесов, парков, садов и скверов наших городов.

ГЛАВА III



ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ

Птицы — самая многочисленная группа наземных позвоночных животных — распространены практически по всему земному шару. Обязаны они этим в значительной мере способности к полету. По мнению специалистов, сейчас на Земле живет 100 млрд. птиц, принадлежащих примерно к 8600 видам. Но, несмотря на огромную свободу в перемещении в пространстве, птицы заселяют сушу далеко не равномерно: они, как и другие животные, зависят от среды мест обитания (экологических условий).

К числу важнейших факторов, влияющих на распределение птиц, относятся температура, влажность, свет, растительность, обеспеченность подходящей пищей, рельеф, соотношение суши и воды. Однако не каждый фактор в отдельности, а совокупность физико-географических условий той или иной местности определяет состав фауны птиц. Наконец, для правильного понимания характера теперешнего распространения птиц нельзя не учитывать эволюционных процессов, протекающих в растительном и животном мире.

Таким образом, распространение птиц подчиняется определенным закономерностям, обусловленным, с одной стороны, зональным распределением ландшафтов, а с другой — историей развития авифауны той или иной природной зоны.

В последние тысячелетия на Земле появился новый мощный фактор, все в большей степени определяющий пространственное размещение всех ныне живущих организмов, — это деятельность человека. В отдельных случаях она, вызывая нарушение равновесия в окружающей среде, приводила к расширению ареалов некоторых видов птиц, но в большинстве случаев, как об этом пишет К. Уэлти, «...человек оказывался фактором, ограничивающим распространение птиц, и даже причиной гибели многих видов» [34, с. 30].

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПТИЦ, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ ЕСТЕСТВЕННО-ГЕОГРАФИЧЕСКИМИ ПРИЧИНАМИ

Подробный анализ различных факторов, влияющих на птиц, не входит в задачу нашей книги. Однако поскольку каждый из них может быть для данного вида птицы положительным или отрицательным, все они так или иначе влияют на распространение птиц, определяя в конечном итоге возможность (или невозможность) существования тех или иных из них в данном месте. Одновременно следует иметь в виду, что действие любого из параметров окружающей птицу среды (например, температуры) влияет на жизнедеятельность ее организма строго определенным образом. Минимальное или максимальное значение фактора (в данном случае — слишком высокие или слишком низкие для определенного вида температуры) губительно для организма, а следовательно, ограничивает распространение животного, не способного его выдержать (тогда как другие виды, имеющие, например, более густое оперение, могут жить и в местах с более низкими температурами). В интервале между максимальным и минимальным значениями экологического фактора лежит зона оптимума, т. е. наиболее благоприятного его значения для данного вида птицы. Но в естественных условиях на птицу одновременно действуют сразу все факторы среды, сложное сочетание влияний которых и обуславливает в конечном итоге распространение птиц, их обилие и разнообразие в каждом конкретном месте.

В естественных условиях на организм птицы одновременно влияют несколько факторов и при этом действие каждого из них зависит от уровня действия других: но ни один из необходимых для жизни организма факторов не может быть полностью заменен другим. Иными словами, компенсация влияния какого-то фактора суммарным действием других происходит лишь в определенных, ограниченных пределах (нехолодная дневная погода, отсутствие ветра, наличие надежно защищенных от ночных морозов мест отдыха снижают потребность в пище зимующих птиц, но, конечно, не могут заменить ее совсем). Поэтому в разных условиях среды жизнедеятельность вида ограничивается тем фактором, значение которого сильнее других уклоняется от оптимума (эта зависимость называется правилом минимума). Например, неурожай хвойных пород исключает размножение клестов (несмотря на наличие оптимального сочетания других условий в данном лесном массиве).

Таким образом, обычно на распространение животных, и в частности птиц, влияет какой-то один фактор, значение которого в среде ниже определенного минимума, необходимого для жизни того или

иного вида (хотя значение других экологических факторов может быть и оптимальным). Иногда распространение некоторых видов птиц определяют малосущественные на первый взгляд факторы среды. Так, выбор места гнездования у крапивника в лесах центра европейской части нашей страны явно связан с наличием зарослей папоротника-орляка, ваями которого, как правило, отделяется леток и фасад гнезда, а у тростниковой камышевки (в значительной мере и у дроздовидной) — с зарослями тростника по берегам пресноводных водоемов, на стеблях которого и устраивается гнездо.

Существенное значение для современного распространения птиц имели исторические факторы. Прежде всего это геологическая история нашей планеты, определявшая в прошлом экологические факторы, которые способствовали распространению одних видов птиц, но препятствовали другим; история взаимоотношений (в прошлом) и эволюция отдельных комплексов птиц, населявших ту или иную территорию.

Только некоторые виды птиц полностью зависят от определенных, очень узких условий среды, а поэтому встречаются в подходящих им лесах определенной зоны. Так, сибирская кедровка связана в своем распространении исключительно с сибирской кедровой сосной (сибирским кедром), клест-сосновник — с обыкновенной сосной, а белокрылый клест — с лиственницами. Поэтому они не встречаются в лиственных лесах. Связанная же исключительно с дубом сойка избегает хвойных древостоев. Но большинство видов птиц, обладая большей или меньшей экологической пластичностью, могут селиться в самых различных древостоях (от лесотундры до лесостепи), в которых пребывание тех или иных видов птиц будет лишь преимущественным, определяемым степенью соответствия условий в том или ином типе леса. Таким образом, в пределах ареала плотность населения каждого вида оказывается неодинакова. Наконец, надо иметь в виду, что и сами ареалы птиц не остаются постоянными, неизменными.

Когда примерно 2,5 тыс. лет тому назад климат Восточной Европы стал более холодным и влажным (чем до этого), в средней полосе нашей страны создались благоприятные условия для таежной растительности. Вследствие чего здесь широко распространилась ель, занявшая огромные территории, тогда как площади, занятые дубом, липой и другими широколиственными породами, значительно сократились. И хотя еще в XVII—XVIII вв. дуб и входил в состав зональных ассоциаций средней полосы, образуя вместе с елью на водораздельных пространствах елово-широколиственные леса, а в южных районах Московской обл. и сопредельных территорий даже чистые широколиственные насаждения, лишь местами с незначительной при-

месью хвойных пород, все же почти повсеместно дуб стал вытесняться елью. Процесс этот повлек изменения в авифауне средней полосы: таежные птицы стали ее характерными видами. Некоторые из них (глухарь, рябчик, черный дятел, ястребиная сова) продвинулись далеко к югу в пределы, занимаемые теперь лесостепью. В дальнейшем, однако, воздействие антропогенных факторов (сведение лесов, животноводство, земледелие), резко усилившихся с развитием промышленности и горнодобывающих предприятий, ростом народонаселения, строительством коммуникаций и городов, достигших своего апогея в последнее столетие, оказало и продолжает оказывать на растительный и животный мир этих мест превалярующее влияние. В итоге все расширяющейся человеческой деятельности на местах многих лесных площадей вследствие трансформации их в луга, пашни и поселения человека возник новый антропогенный ландшафт, что вызвало существенные перестройки в составе и структуре авифауны. Южные границы таежных видов птиц вследствие

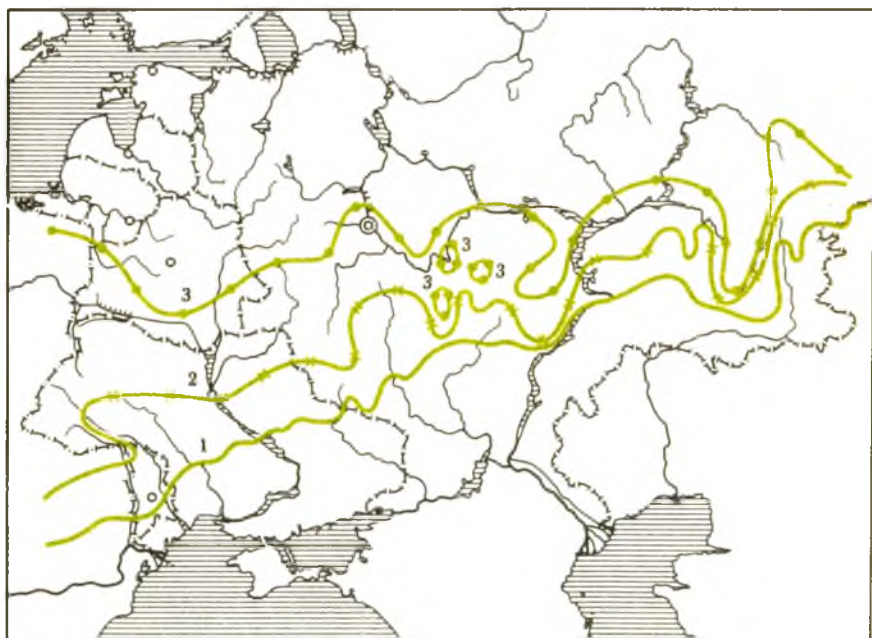


Рис. 1. Южная граница ареала глухаря в европейской части СССР:
1 — в 1790—1810 гг.; 2 — в 1840—1850 гг.; 3 — в 1960—1965 гг.

сведения значительных лесных площадей и рубки высокоствольных насаждений стали сдвигаться к северу. Это было прослежено у некоторых куриных, сов, дятлов и др. (рис. 1, 2, 3). Наряду с этим происходит и проникновение некоторых видов на новые территории, расширение их ареалов. Так, в начале прошлого столетия, двигаясь с востока, в центре европейской части России стала расселяться овсянка-дубровник. Затем также в востока проникла и продолжает расселяться на запад чечевича, а вслед за ней энергично распространяются таежная зеленая пеночка и желтоголовая трясогузка (рис. 4).

Понимание причин, обуславливающих закономерности распространения птиц, знание их ареалов имеют не только теоретическое

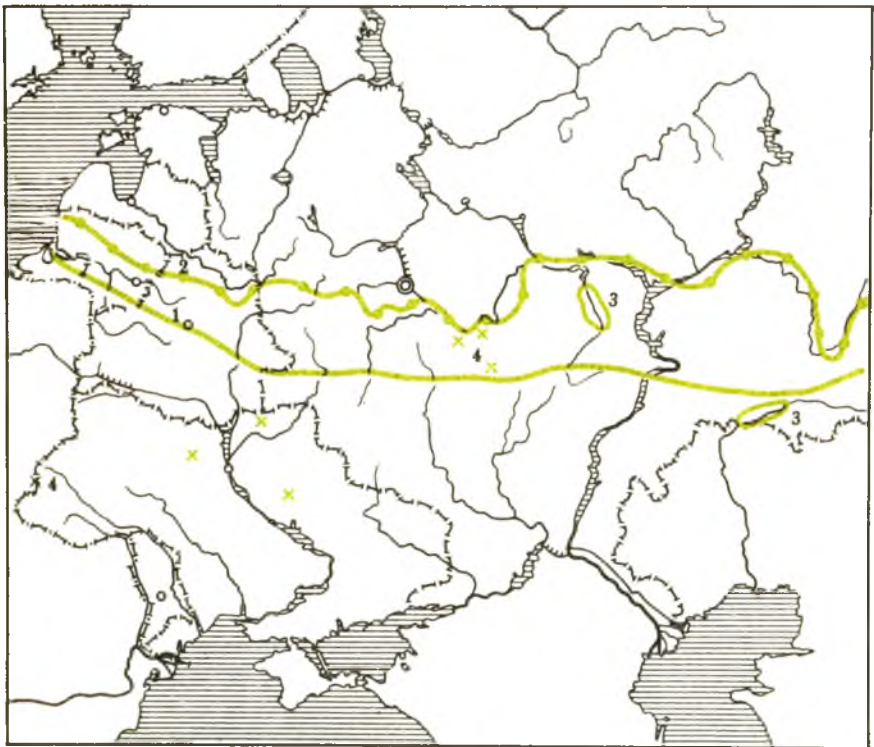


Рис. 2. Южная граница распространения дрозда-белобровника в европейской части СССР:

1 — в 1900—1910 гг.; 2 — в 1950—1954 гг.; 3 — изолированные места гнездования в 1950—1954 гг.; 4 — места неежегодного гнездования

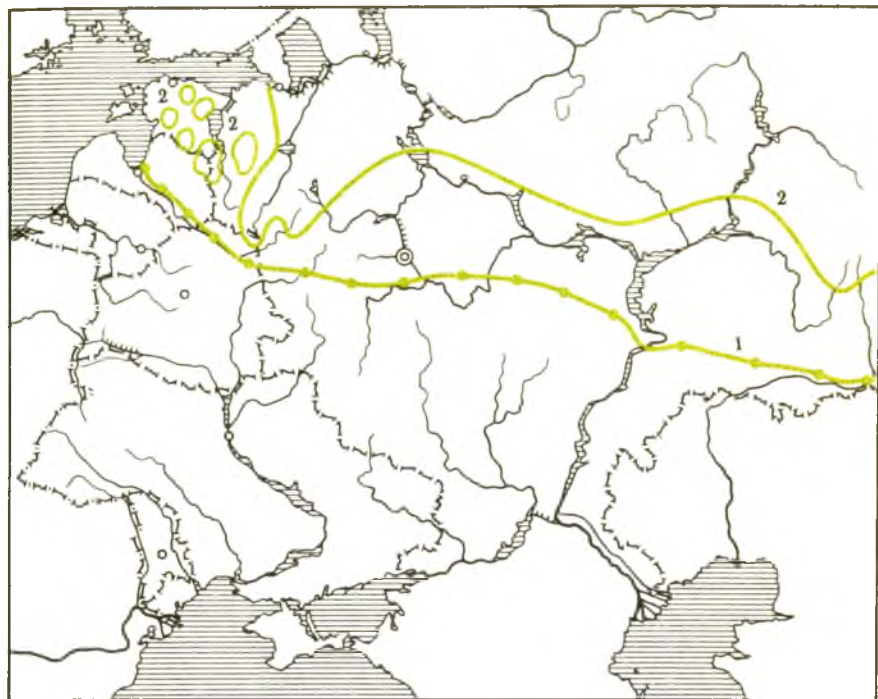


Рис. 3. Южная граница распространения кукши в европейской части СССР:
1 — в 1980—1900 гг.; 2 — в 1960—1965 гг.

значение, позволяющее познать историю развития и формирования авифаун, но и существенное прикладное, определяемое практической важностью решения задач, связанных с реаклиматизацией исчезнувших в местах своего бывшего распространения видов, с планированием мероприятий по преобразованию фауны, рациональному использованию и охране входящих в нее видов.

Из природных зон, представленных на территории Советского Союза, лесные занимают большую ее часть (рис. 5). Соответственно велико и разнообразие здесь авифауны. Если в тундре встречается 100 видов птиц, в степях — 250 (не считая связанных с интразональным и антропогенным ландшафтами), а в пустынях — лишь немногим более 200, то в лесах нашей страны — около 450 видов. Подавляющее большинство птиц, встречающихся в тайге, смешанных и широколиственных лесах — прочно связано с древесно-кустарни-

ковой растительностью. Например, в Московской обл. за двухвековое изучение ее фауны встречено около 300 видов и форм птиц, из которых примерно 180 гнездятся. Из этого числа гнездящихся птиц 110 (более 60%) всесторонне используют для размножения (постройки гнезда, укрытия и т.п.) структурные особенности лесной среды.

В целом подавляющее число видов птиц, встречающееся на огромном пространстве нашей страны от границы тундры на севере до степей на юге, а также в лесном поясе гор, так или иначе связано с древесно-кустарниковой растительностью. Тем не менее видовой состав и население птиц в разных лесах существенно отличаются, подчиняясь определенным закономерностям.

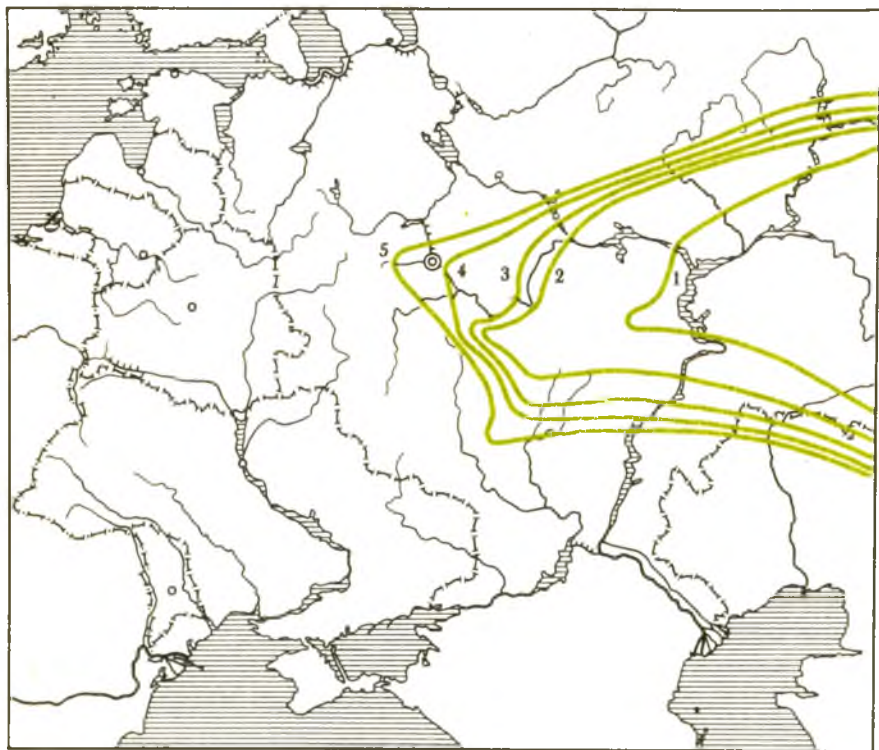


Рис. 4. Расселение по европейской части СССР желтоголовой трясогузки:
1 — граница ареала в 1870—1890 гг.; 2 — в 1915—1920 гг.; 3 — в 1950 г.; 4 — в 1956—1959 гг.;
5 — в 1963 г.



Рис. 5. Природные зоны СССР:

1 — арктическая пустыня; 2 — тундра; 3 — тайга; 4 — европейский смешанный лес; 5 — лесостепь; 6 — хвойно-широколиственные леса Дальнего Востока; 7 — степь; 8 — полупустыня и пустыня; 9 — области высотной поясности; 10 — субтропики

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЗОНАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПТИЦ

Каждой географической зоне свойственны свои флора и фауна, широтная характеристика распределения птиц, основанная на общих зоогеографических принципах, отражает основные ландшафтные различия условий существования и историю происхождения авифауны. Лесотундра, тайга, смешанный лес европейской части СССР, лесостепь и широколиственные леса Дальнего Востока характеризуются вполне определенными особенностями, однако переходы между ними (как и границы между другими природными зонами) обычно не бывают резкими. Растительность и особенно животные часто довольно далеко проникают в пределы смежной зоны.

Самый северный предел, где еще может существовать древесная растительность, занимает *лесотундра*. Это неширокая полоса чахлого, разреженного, низкорослого леса (высота его уродливых полуусохших деревьев не превышает 4—6 м), окаймляющая тундру с юга, — переходная зона между тундрой и тайгой. Наличие вечной мерзлоты и незначительное испарение влаги с поверхности обуславливают сильную заболоченность лесотундры. В таких условиях деревья оказываются сильно угнетены, стволы большинства из них искривлены, кроны развиты неравномерно; часто встречаются стланиковые формы. Криволесье, как еще называют лесотундру, населено почти всеми типичными для тундры птицами (белой совой, кречетом, белой куропаткой, лапландским подорожником и др.), но здесь встречаются и исконные таежные обитатели — большой пестрый дятел, глухарь, рябчик.

Огромная часть территории Советского Союза покрыта хвойным лесом — *тайгой*. Суров и однообразен таежный пейзаж: на многие сотни километров простирается то негустой, стелющийся по топким заболоченным низинам, то состоящий из торчащих над сфагновым мхом бесконечных торфяных болот, редких и тоненьких сосен, елей и осин, то высокий и сомкнутый на холмах и горах лес. Мрачно в тайге. Лиственница, ель, сосна, кедр и пихта — вот и все разнообразие основных пород деревьев в лесу. Иногда хмурые краски хвойных лесов разнообразят светлые участки березняков; изредка к хвойным породам примешиваются осина и ольха. Но там, где на сухих местах с песчаными почвами растут сосновые боры, золотистая кора на стволах деревьев и изумрудная негустая хвоя молодых побегов заметно оживляют лес, стряхивая с него вековую печать унылости и дикости, царящей в тайге. Довольно много света и в лиственничной тайге: нечасто стоящие деревья одеты прозрачными кронами, состоящими из негустых ветвей, покрытых бледно-зеленой

хвоей, под пологом леса — сплошной зеленый моховой ковер, местами прерываемый валежником. В горах Сибири значительные пространства занимают непролазные заросли кедрового стланика — низкорослого кустообразного деревца 1—3 м высотой. Настоящий же кедровый лес, состоящий из могучих, стройных, лишенных ветвей в нижней половине огромных стволов деревьев, обычно увенчивает горную тайгу, но высоко в горах кедровые редуют, а на очень высоких местах попадаются лишь единичные экземпляры — отсюда начинается зона гольцов. Значительные пространства в тайге заняты гарями; немало теперь стало и вырубок.

Тайга характеризуется определенным комплексом птиц. Например, таежным хвойным лесам европейской части СССР свойственны глухарь, рябчик, мохноногий и воробьиный сычи, ястребиная сова, длиннохвостая неясыть, трехпалый дятел, желна, буроголовая гаичка и московка, желтоголовый королек, клесты, снегирь, кукушка и др.

На крайнем юго-западе своего распространения тайга постепенно переходит в *смешанный лес*, в котором, однако, дальше к западу и югу хвойные деревья вытесняются широколиственными породами (дубом, кленом, липой, ясенем, вязом). Южнее линии Ленинград — Казань и до границы лесостепи раскинулись просторы смешанных и широколиственных лесов, довольно светлых, богатых кустарниками. Большие участки однородного древостоя встречаются здесь нечасто — обычно же лес представляет пеструю смесь различных пород. Глубоко вдающиеся в лес поля с сельскохозяйственными культурами и многочисленные лесные поляны еще больше увеличивают разнообразие условий для жизни самых различных организмов.

Много веков назад вся территория зон широколиственных и смешанных лесов была сплошь покрыта дремучими лесами. И лишь многолетняя беспрестанная «война» людей с «дикой» природой (уничтожение леса под пашню и сенокос, строительство поселений) превратила некогда сомкнутые на огромном пространстве древостои в разрозненные массивы, занимающие теперь около $\frac{1}{3}$ площади.

Леса этих зон (особенно лиственные) населяют серая неясыть, вяхирь, клинтух, зеленый, седой и белоспинный дятлы, обыкновенный соловей, пеночки, черный дрозд, зеленая пересмешка, обыкновенная иволга, лазоревка, зяблик и др.

Полоса островных лесов, простирающаяся между более или менее сплошными древостоями на севере и безлесными пространствами, покрытыми травянистой растительностью, на юге, — *лесостепь*. В европейской части страны она представлена островными дубравами со значительной примесью ясеня и липы, в Сибири — березовыми колками. Очень разнообразят европейскую лесостепь немногочисленные сосновые боры, растущие на песках.

Лесостепь — переходная зона, населенная преимущественно степными животными, условия для жизни которых здесь весьма благоприятны: в лесу звери и птицы находят надежные укрытия, а в открытых пространствах — обильную пищу. Авифауна здесь имеет переходный характер: встречаются как виды характерные для древесно-кустарниковой растительности, так и коренные обитатели степных просторов. Из видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью, характерны балобан, обыкновенная пустельга, орел-могильник, орел-карлик, сизоворонка, удог, лесной жаворонок, садовая овсянка, серая славка, в известной мере и серая куропатка; а там, где лесная растительность совсем отсутствует — степной орел, степной лунь, журавль-красавка, жаворонки, перепел и др.

В горах, которым свойственна высотная поясность, даже далеко на юге, где у их подножья простирается степь или пустыня, на определенной высоте вновь вместе с лесом встречается характерная лесная авифауна.

На самом юге европейской части нашей страны на западе Кавказа находятся *субтропические леса*. Они занимают узкую полосу земли между Кавказскими горами (начинающимися на западе рядами невысоких холмов) и Черным морем. От Анапы примерно до Туапсе тянутся сухие субтропики. Здесь склоны невысоких холмов и гор вверху одеты широколиственными лесами из дубов пушистого и скального; средние и нижние части их покрыты осветленными лесами (обычно мелколесьем, состоящим из грабинника, дуба, кизила) и редколесьями из древовидных можжевельников, фисташки, держидерева с низкорослым жасмином, образующим густые заросли на открытых местах, и другими засухоустойчивыми растениями — ксерофитами. В своеобразии этих ксерофитных лесов наиболее выражены на территории нашей страны черты средиземноморской природы.

Южнее Туапсе начинаются влажные субтропики. Леса здесь чрезвычайно разнообразны. В нижней части склона гор наиболее характерные древесные породы — каштаны и бук. Каштановые, буковые, буково-каштановые и буково-пихтовые леса занимают тут значительные пространства. Деревья в лесу перевиты пышно разросшимися лианами, в подлеске вечнозеленые лавровишня, тис, самшит.

Животными и, в частности, птицами эти леса населены слабо. Наиболее характерные представители авифауны сухих субтропических лесов в основном подвиды, частью эндемичные для Кавказа, — серая неясыть, средний пестрый дятел, черный дрозд, черноголовая и серая славки, зеленая лазоревка, зяблик, черноголовая сойка; по опушкам и на лесных полянах — жулан, чернолобый сорокопуд и

горная овсянка (среди каменистых осыпей и разреженных зарослей грабинника на крутых склонах), а в зарослях около ручьев, бегущих по дну неглубоких ущелий, — южный соловей и длиннохвостая синица. Для лесов влажных субтропиков характерны московка, обыкновенный и черноголовый поползни, короткопалая пищуха, крапивник, зарянка, лесная завирушка и др.

Совершенно своеобразные, резко отличающиеся от европейских, широколиственные леса Дальнего Востока занимают обширные территории среднего течения Амура и южное Приморье. Растительность этих лесов очень разнообразна: например, на юге Приморского края в лесах встречаются более 60 видов деревьев и около 80 видов кустарников. Здесь попеременно растут дубы, клены, бархат, липы амурская и маньчжурская, ясень, тополь, граб, маньчжурский орех, тис и т. д. Встречаются и хвойные — ель, пихта, лиственница, кедр корейский и др. Богатый густой подлесок состоит из элутерококка, черемухи, аралии маньчжурской, сирени амурской, лещины маньчжурской, перца дикого. Деревья и кустарники оплетены многочисленными вьющимися стеблями винограда, лимонника, актинидии и других лиан, делающих лес непроходимым. Необычайно пышная растительность создает превосходные условия для птиц (в том числе и для разнообразных субтропических птиц, прилетающих сюда весной и во множестве гнездящихся летом). Своеобразие дальневосточных широколиственных лесов обуславливает и своеобразие фауны. Авифауне этих мест свойственны такие птицы, как утка-мандаринка, ястребиный канюк, рыбный филин, иглоногая сова, буробокая белоглазка, а также индийская кукушка, черноголовая иволга, широкорот, голубая сорока, серый и малый скворцы, черноголовый дубонос, личинкоед, райские мухоловки и многие другие.

Авифауна разных природных зон отличается не только составом, но и количеством входящих видов. При этом чем больше запас растительной массы в естественном сообществе, разнообразнее растительность (чем больше представлено в ней видов деревьев и кустарников, а следовательно, и сложнее расчленена среда в биоценозе) и выше продуктивность фитоценоза, тем больше видов птиц можно здесь встретить (рис. 6).

Указанная зависимость лучше всего заметна в меридианальном направлении. При движении с севера на юг нашей страны закономерно изменяются обилие и разнообразие птиц: наблюдается увеличение видового богатства и общей численности [2]. Вместе с этим Ю. Г. Пузаченко (1967) выявлена четкая корреляция между обилием

птиц и продолжительностью безморозного периода, очевидно, осуществляемая через изменение обеспеченности птиц кормами, прежде всего насекомыми (численность, количество генераций и в значительной мере видовое разнообразие насекомых — наиболее часто употребляемого большинством лесных птиц корма — зависят непосредственно от суммы положительных температур за вегетационный период).

Приведем в качестве примера некоторые данные об изменении плотности населения птиц (при движении вдоль меридиана) от таежных лесов Кольского п-ова и Архангельской обл. до субтропических лесов западного причерноморья Кавказа. Здесь, в приспевающих и зрелых еловых лесах западной части Кольского п-ова (68°с. ш.), на 1 га гнездится 0,6 пары птиц; в ельниках Архангельской обл. (64°с. ш.) — 1,8 пары, а в хвойно-мелколиственных лесах — 2,5; в ельниках Карелии (62°с. ш.) — 2,9 пары, а в елово-лиственных лесах — около 4; в ельниках черничных Ленинградской обл. (60°с. ш.) — 2,4—3,7 пары; в еловых лесах Калининской обл. (57°с. ш.) — 2,5—3,5 пары, в березняках — от 1,5 до 2,2 пары; в ельниках Московской обл. (56°с. ш.) — 2,8—3,9, но в сложных ельниках, в которых разновозрастный высоко-

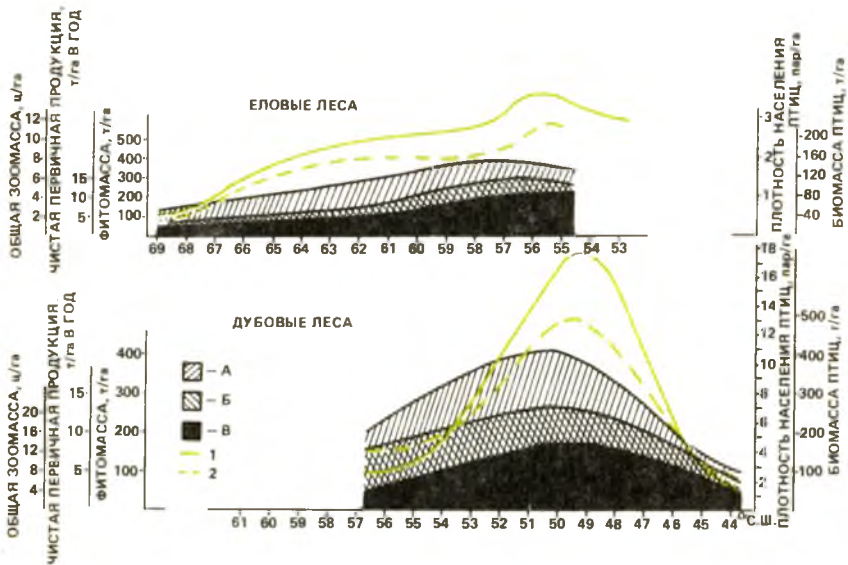


Рис. 6. Общая тенденция изменения разнообразия и плотности населения гнездящихся птиц в лесах «серединых регионов» (от Кольского п-ова и Архангельской обл. до Западного и Северного Кавказа) европейской части СССР:

A — фитомасса; Б — чистая первичная продукция; В — общая зоомасса; 1 — плотность населения птиц; 2 — биомасса птиц (без учета птенцов)

ствольный древостой разрежен прогалинами — до 4,9—5,1 пары; в хвойно-лиственном лесу — от 2,5 до 3,8—4 пар; в смешанном лесу Горьковской обл. (56°с. ш.) — 5,1 пары; в еловом лесу восточной части Брянской обл. (53°с. ш.) — 2,8—4,1, а в елово-дубовом лесу — 2,9—4,5 пары; в дубравах Тульской обл. (54°с. ш.) — 5,9—6,9 пары; в дубовых лесах Воронежской обл. (51°с. ш.) — от 9 пар до 14—23; в нагорной островной дубраве заповедника «Лес на Ворскле» в Белгородской обл. (50°с. ш.) — 7—33 пары; в дубовом лесу Харьковской обл. (50°с. ш.) — 13,7—22,3 пары; в байрачных дубовых лесах Луганской обл. (49°с. ш.)—9,8—20,1 пары на 1 га [2, 17, 26; 27, 37]. Но уже в байрачных лесах и нагорных дубравах Северного Кавказа (45°с. ш.) плотность населения гнездящихся птиц составляет 2,6—2,9 пары на 1 га, падая в низменных местах Северо-Западного Кавказа ($\approx 44^\circ$ с. ш.) до 1,1—2,1 пары в дубово-грабинниковых лесах на склонах гор в Новороссийском р-не и составляя 4,4 пары в дубово-грабовых лесах Адлеровского р-на.

Следовательно, невысокой оказалась населенность птицами самых южных наших лесов, несмотря на, казалось бы, благоприятные здесь для них температурные и другие климатические условия. При этом минимально обилие птиц в ксерофитных лесах средиземноморского типа — шибляках, занимающих довольно значительные пространства на юго-западе Краснодарского края. Столь незначительная сравнительно с лесостепными древостоями населенность лесов наших сухих субтропиков, по-видимому, обусловлена небольшим видовым богатством древесно-кустарниковой растительности, связанной с этим упрощенной структурой фитоценоза (небольшой высотой древесного полога, слабовыраженной ярусностью и т. д.) и невысокой его биомассой и продуктивностью.

Из приведенных данных следует, что плотность населения лесных птиц связана с характером древесно-кустарниковой растительности. Сравнение фауны и населения птиц, обитающих в разных по составу древесно-кустарниковой растительности лесах, также свидетельствует об определяющем влиянии лесного фитоценоза на видовое разнообразие и численность птиц.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ХАРАКТЕРА ЛЕСНОГО ФИТОЦЕНОЗА

Каждый вид характеризуется определенными экологическими требованиями, отличающими его от всех других. Чтобы выжить, каждый вид должен использовать экологическую нишу (набор кормов, места их сбора, место для устройства гнезда и т. п.), хотя бы незначительно, но отличающуюся от ниши его соседей. Так, при поисках и добывании на стволах деревьев насекомых большой и малый пестрый дятлы, поползень используют сходные приемы, но распределяются при этом по лесу так, что каждый занимает «свое» место, выбирая для поисков определенные деревья или определенные их части (рис. 7). Древесные породы (и деревья с разным физиологическим состоянием) рассредоточены в лесу неравномерно, а в зависимости от микрорельефа местности, увлажнения почвы и т. п., поэтому в пределах каждого достаточно обширного лесного мас-

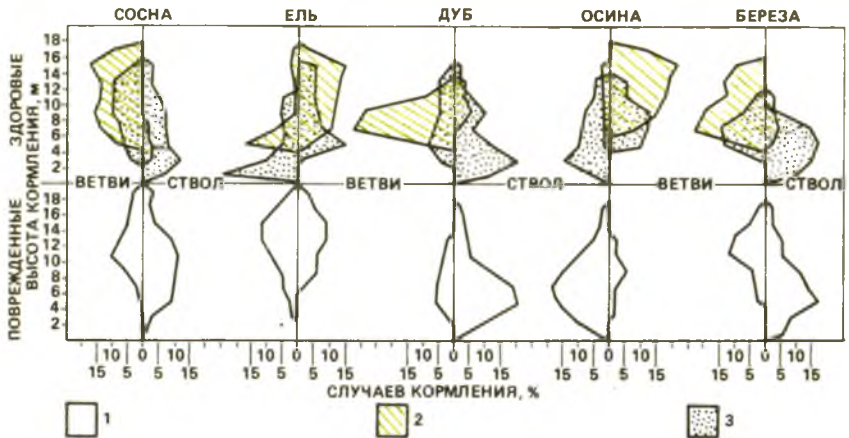


Рис. 7. Распределение мест сбора насекомых в смешанных лесах Московской обл.: 1 — большой пестрый дятел; 2 — малый пестрый дятел; 3 — поползень

сива реально существуют отличающиеся своими экологическими условиями однородные участки — биотопы. Многие мелкие виды птиц целые периоды своей жизни (например, размножение и выкармливание потомства) не покидают биотоп, в котором поселились. Их местообитание ограничено пределами одного, предпочитаемого по каким-то причинам, биотопа. У других видов биотоп составляет лишь часть местообитания (птицы преимущественно селятся в каком-либо одном, но залетают и в другие). Например, мухоловка-пеструшка в гнездовой период не вылетает обычно за пределы биотопа, где находится ее гнездо. Местообитание ворона включает не только лес, но и прилегающие луга, побережья водоемов, и т. п.

Поскольку разные типы леса включают соответствующие группы биотопов, каждому типу леса свойственен и определенный набор птиц. Его ядро составляют тесно связанные с основными лесобразующими породами данного типа леса виды птиц. Таким образом, каждому лесному растительному сообществу соответствует определенный комплекс птиц — орнитоценоз. Его структура (а структура любой интеграции — это закономерности в соотношении и связях слагающих ее частей) многопланова. Видовая структура (т. е. разнообразие видов птиц в сообществе и соотношение их численности или биомассы), экологическая (т. е. соотношение экологических групп¹ птиц), пространственная (т. е. соотношение между группами

¹ Например, насекомоядные, хищные, зерноядные, всеядные птицы.

птиц, классифицируемыми по признаку определенной связанности с ярусностью¹ или мозаичностью² лесной среды) — разные аспекты, которые можно выделить при изучении и описании структуры орнитоценоза (см. рис. 7). Следует иметь в виду, что естественные группировки птиц в лесах различаются в большинстве случаев не только качественными, но и количественными отношениями, а структура их зависит от структуры леса, так как орнитоценозы параллельны лесной дифференцировке и «накладываются» на нее [11]. Поэтому орнитоценозы столь же разнообразны, как и растительные сообщества, и их такое же количество. Однако их рационально рассматривать лишь по отношению к укрупненным типам леса, например, таким, как предложенные В. Н. Сукачевым (1945) «группы типов леса».

Из встречающихся в лесах центра европейской части СССР птиц (гнездящиеся, пролетные, зимующие и залетные) наибольшее значение для выяснения биоценологических связей популяций имеет категория «гнездящихся» (которые составляют более 60% отмеченных здесь видов). Поэтому рассмотрим, как изменяются фауна и население гнездящихся птиц в разных лесах Московской обл. Из 110 видов птиц, гнездящихся в зрелых ельниках (сюда включены все типы произрастающих в области ельников — сфагновый, долгомошный, зеленомошный, разнотравный, черничный, брусничный, кисличный и сложный), чаще всего встречаются 75 видов (зяблик, желтоголовый королек, буроголовая гаичка, зарянка и др.) со средней плотностью населения 275 — 390 гнездящихся пар на 1 км² (рис. 8). Орнитоценозы различных типов ельников имеют различную плотность популяций отдельных видов птиц. Наибольшее количество гнездящихся пар (до 490—510 на 1 км²) свойственно сложным ельникам, в которых разновозрастной высокоствольный древостой разрежен прогалинами и в которых лесная дифференцировка наиболее выражена [24, 37].

При этом отмечается определенная закономерность: с усложнением структуры леса качественно усложняется и структура орнитоценоза, возрастает количество входящих в него видов птиц. Вместе с тем с увеличением числа компонентов в орнитоценозе уменьшается плотность популяций многих из них (число пар на 1 км²). Другими словами, «емкость» фитоценоза (в данном случае сложного ельника)

¹ В данном случае — зависящая от вертикальной расчлененности среды приуроченность тех или иных видов птиц к определенному ярусу лесной растительности (где собирается корм, строятся гнезда и т. п.).

² В данном случае — зависящая от горизонтальной неравномерности (обуславливаемой неоднородностью микрорельефа, почв и т. п.) распределения растительности — приуроченность тех или иных видов птиц к определенному участку площади леса.

в отношении населенности птицами остается более или менее постоянной.

В зрелых сосняках (сюда включены различные типы боров: угнетенные и строевые сфагновые сосняки, боры-верещатники, беломошнине, зеленомошные, травянистые и сложные сосняки и пр.) обычны 60 видов птиц (зяблик, пеночка-весничка, лесной конек, буроголовая гаичка, пеночка-трещотка и др.), составляющие в среднем около 220 гнездящихся пар на 1 км².

В березовых лесах (сюда входят различные типы березняков: угнетенные, сфагновые, травяные, черничные, сложные, прирубьевые и пр.) встречается в среднем до 53 видов птиц (зяблик, лесной

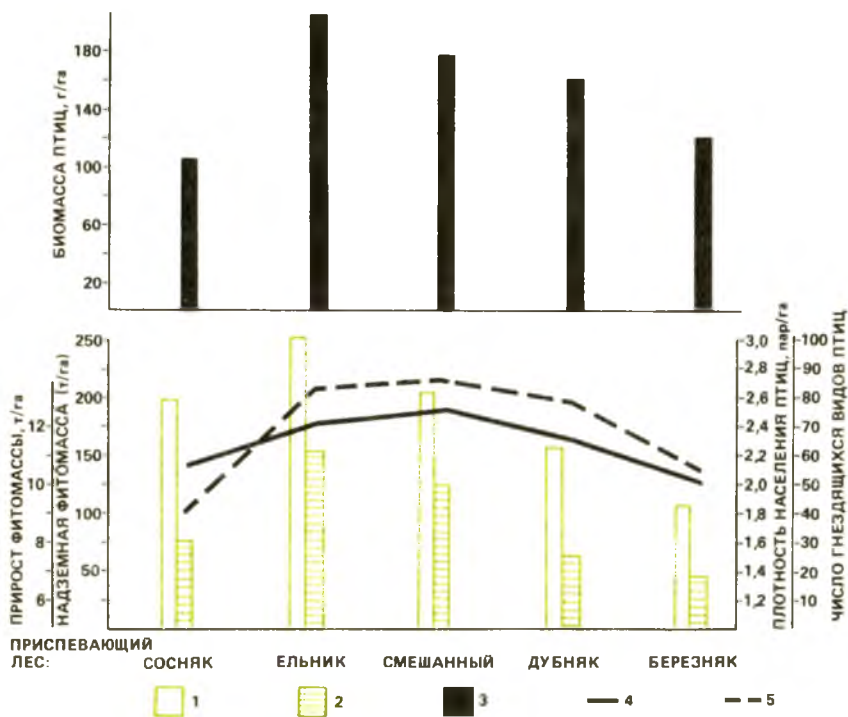


Рис. 8. Структура орнитоценозов разных лесных растительных сообществ центра европейской части СССР в гнездовой период:

1 — надземная фитомасса; 2 — общий годичный прирост надземной фитомассы; 3 — биомасса взрослых птиц; 4 — число обычно гнездящихся видов; 5 — плотность населения птиц

поиск, зарянка, пеночки-весничка, трещотка и теньковка, мухоловка-пеструшка и др.), составляющих до 360—370 пар на 1 км².

Дубовые леса (это лучше сохранившиеся в южных районах области небольшие по площади древостои по окраинам больших или меньших смешанных массивов) встречается 66 видов птиц (зяблик, пеночки-трещотка и весничка, лесной конек, зарянка, мухоловка-пеструшка, большая синица и др.), составляющие до 590 пар на 1 км².

В смешанных лесах (сюда включены различные по сочетанию основных лесообразующих пород зрелые хвойно-лиственные древостои: дубово-еловые, елово-березовые, елово-сосново-мелколиственные и т. д.) в среднем — 76 видов птиц (зяблик, пеночки-трещотка и весничка, королек, буроголовая гаичка, лесной конек, зарянка, певчий дрозд и др.), составляющих в среднем 270—330 гнездящихся пар на 1 км², но в некоторых наиболее благоприятных условиях (например, в хвойно-широколиственных лесах) достигающих 450—500 пар.

В ольшаниках (различных типах ольховых зарослей вдоль ручьев и речек, в понижениях леса, где грунтовые воды близки к поверхности, и т. п.), где они хорошо выражены, встречаются до 36—40 видов птиц (зяблик, крапивник, буроголовая гаичка, мухоловка-пеструшка, садовая славка и др.), составляющих до 380 гнездящихся пар на 1 км². Ольшаники обычно представлены небольшими участками, вытянутыми неширокими полосами. Высокая плотность населения птиц в них — результат, так называемого, пограничного (краевого) эффекта.

На зарастающих вырубках (проходящих «кустарниковую стадию» развития) бывает около 25 видов птиц (состав которых очень изменчив и определяется типом восстанавливающегося древостоя), образующих (в зависимости от возраста вырубки) до 250 гнездящихся пар на 1 км².

В кустарниковых зарослях (ивняки песчаных побережий рек и озер, заболоченные ивняки и т. п.) чаще живет 20 видов птиц (желтая трясогузка, камышевка-барсучок, камышевая овсянка и др.), составляющих 67—69 гнездящихся пар на 1 км².

Если сопоставить приведенные данные по фауне и населению птиц с некоторыми параметрами соответствующего фитоценоза, то выяснится, что обилие и разнообразие птиц в зрелом лесу хорошо согласуется с общей биомассой растительности, до известной степени отражающей дифференцировку среды, и размерами первичной продуктивности (см. рис. 8).

В конечном итоге вертикальная и горизонтальная неоднородность лесной среды, создаваемая неравномерным распределением расти-

тельности и ее ярусным строением, обуславливает дополнительные возможности для поселения животных: чем сильнее развита древесно-кустарниковая растительность и чем больше расчленена, тем большее количество видов и особей птиц она может вместить. Участки леса, отличающиеся пестротой экологических условий, лучше заселены птицами. По данным В. И. Бичера (Becher, 1942), количество гнездящихся птиц закономерно возрастает с увеличением числа растительных сообществ в пределах одинаковых по размерам пробных площадок на 0,25 акра (1012 м²). Так, при наличии одного фитоценоза по 0,25 акра гнездились 0,6 пары птиц, при двух — 1,25, при трех — 1,8, при четырех растительных сообществах — 2,5. Детальные исследования Джеймса и Воме (James, Wamer, 1982) связи между сообществами птиц и структурой растительности в лесах умеренной зоны североамериканского континента убедительно показали, что богатство древесной растительности, а также высота древесного полога и плотность древостоя более всего влияют на видовое разнообразие и плотность населения птиц. Таким образом, в пределах лесного массива обилие и разнообразие птиц в отдельных его участках находятся в прямой зависимости от характера древесно-кустарниковой растительности. Чем сложнее ее структура, разнообразнее она по составу пород, пышнее в фитоценозе развита растительность всех ярусов и выше его продуктивность, тем больше здесь живет разных птиц и выше плотность их населения.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАЗМЕЩЕНИИ ПТИЦ

В широтах с холодным и умеренным климатом хорошо выражены сезонные явления в природе. В течение года здесь резко изменяются продолжительность светлой части суток и интенсивность освещения, температура и влажность, существенно меняются разнообразие и количество пищи, возможность ее добывания. Таким образом, жизнь птиц протекает в условиях периодически меняющейся обстановки. Периодические изменения среды (погоды, защитных условий, обеспеченности кормами и т. п.) определяют ритм, закономерно следующих друг за другом состояний организма птицы. Эта периодичность формирует сезонные изменения уровня и характера метаболизма, поведения, складывающихся в годовой цикл жизни. Вся жизнь птиц подчинена сезонным закономерностям. Однако время начала, продолжительность и формы проявления отдельных фаз цикла неодинаковы как у разных видов (что зависит от пищевой специализации, продолжительности инкубации яиц и роста птенцов и других экологических особенностей), так и у особей одного вида, находящихся в разных географических районах или отличных друг от друга местообитаниях.

В годовом жизненном цикле можно выделить следующие основные периоды: подготовка к размножению (приходящаяся у наших птиц на весну), размножение (конец весны, лето), подготовка к зиме (осень), зимовка. Только в период размножения, когда птицы заняты охраной своих гнездовых участков, постройкой гнезд, откладкой и насиживанием яиц, выкармливанием птенцов, и колониальные, и одиночногнездящиеся виды прочно связаны с определенной территорией. В это время каждая пара держится в одном месте, а все птичье население, подчиняясь строгим правилам территориальных отношений, более или менее равномерно рассредоточено по площади леса. Птиц в это время нетрудно сосчитать, пройдя несколько раз по определенному маршруту и отмечая встреченные особи на плане участка. Однако этот период «иммобильности» птиц завершается, когда полностью оперенные, приобретшие способность к полету молодые птицы начинают самостоятельную жизнь. Связи между взрослыми и молодыми птицами в это время прерываются (за редкими исключениями) и, сбившись в стаи или поодиночке, они начинают перемещаться по лесам, постепенно все дальше и дальше удаляясь от родных мест. Такие послегнездовые перемещения обычно совпадают с сезонными (осенними) изменениями среды обитания. Сокращение продолжительности светлой части суток, уменьшение интенсивности дневного света, понижение температуры воздуха заметно ухудшают возможности птиц в отыскании корма; эти же причины обуславливают прекращение роста и вегетации большинства растений, их постепенный переход в состояние покоя, «уход» на зимовку насекомых и других беспозвоночных. Таким образом, резко сокращается и имевшаяся до этого кормовая база птиц: огрубевшие листья и стебли, засохшие цветы теряют свое кормовое значение; спрятавшиеся в почву, под мох и в другие места беспозвоночные становятся недоступными для большинства птиц, а кладки насекомых (чешуекрылых и многих других, которые к концу лета заканчивают цикл своего развития и, отложив яйца, погибают) из-за большой рассредоточенности в пространстве и мелких размеров яиц — энергетически малоценная пища. В этих условиях (когда к тому же уменьшившаяся длина дня сокращает продолжительность поисков корма в течение суток) возможности для обеспечения пищей в пределах гнездового участка у птиц заметно снижаются, что и побуждает их расширить поиски корма за пределами своей территории. Определенное значение имеет, по-видимому, и сокращение в пределах ограниченного участка запасов корма за счет его «выведания» в течение длительного периода от постройки гнезда до вылета из него птенцов. Так начинаются сезонные миграции, по характеру которых птиц принято подразделять на оседлых, кочующих и перелетных.

К оседлым лесным птицам относятся рябчики, глухари, тетерева и некоторые другие, как правило, хорошо обеспеченные зимними кормами.

Эти птицы после размножения довольно широко перемещаются в поисках пищи и укрытий, не удаляясь, однако, на большое расстояние от «родных» мест. Например, в лесах центра европейской части нашей страны рябчик кочует на ограниченном пространстве, достигающем до 800 км²; тетерев отлетает осенью и зимой на 50 — 60 км от мест своего гнездования; глухарь отлетает от мест вывода на более чем на 100—120 км. Серая ворона здесь оседла лишь частично (не считая городских популяций, которые теперь гнездятся в самом городе и по его окраине). Отдельные старые особи остаются у населенных пунктов невдалеке от своих гнезд, большинство же молодых птиц, как показывает кольцевание, откочевывают далеко в юго-западном направлении, их замещают особи, прилетевшие с севера и северо-востока.

Кочующие — это птицы, которые покидают места, где гнездились, и в поисках пищи, доступные запасы которой резко сокращаются с наступлением холодов, а особенно после выпадения снега, беспрерывно перемещаются, оказываясь часто в нехарактерных для них биотопах леса, вылетая на луга, поля, околицы деревень и т. п., удаляясь от своих гнездовий на сотни километров. К кочующим птицам относятся некоторые виды синиц, отчасти обыкновенная пищуха и обыкновенный поползень, клесты, снегирь, свиристель, сойка и многие др.

Перемещение оседлых птиц и довольно далекие миграции кочующих — приспособление для расширения добывания пищи. Однако в конце лета и осенью количество доступных кормов (в частности, насекомых) сокращается так сильно, что очень многие перелетные виды переходят на питание становящимися обильными в осенне-зимний период ягодами, семенами, а также вегетативной пищей (почками, хвоей и т. п.).

Таким образом, на смену преобладавшим в летний период в питании птиц животным кормам приходят растительные, которые в осенне-зимнее время наиболее обильны и доступны для оседлых и кочующих в наших лесах в это время года птиц (рис. 9).

Сделанные подсчеты показывают, что большинство видов лесных птиц, способных менять состав кормов, ведет оседлый и полуоседлый образ жизни или предпринимает кочевки, как правило, не выходящие за пределы лесной зоны нашей страны. Например, среди птиц, гнездящихся на северо-западе Московской обл., смена кормов свойственна 100% видов оседлых птиц, 86% полуоседлых, 64% кочующих и только лишь 18% перелетных [23].

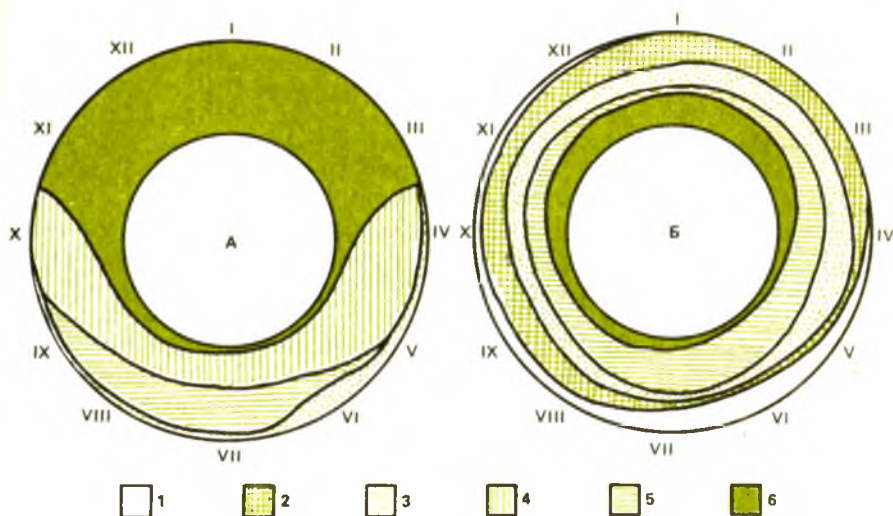


Рис. 9. Сезонная изменчивость питания большого пестрого дятла (А) и обыкновенной пищухи (Б) в смешанных лесах центра европейской части СССР:

1 — пауки; 2 — равнокрылые; 3 — жуки; 4 — муравьи; 5 — прочие насекомые; 6 — семена

В поисках семян и других растительных кормов птицы перемещаются в те леса, где в осенне-зимний период эта пища более обильна: происходит перераспределение птиц по местам обитания.

К *перелетным* относится большая часть лесных птиц нашей страны: голуби, кукушка, козодой, лесной конек, горихвостка, соловей, зарянка, пеночки, камышовки, славки и многие другие птицы, которые в зимнее время оказываются неспособными ни добывать характерные корма (обычно насекомых) в местах летнего обитания, ни переключиться на другую пищу. После размножения такие птицы покидают родину и совершают длительный, измеряемый сотнями, а иногда и тысячами километров перелет (обычно в южном направлении) к местам зимовок. На местах зимовок перелетные птицы проводят всю зиму, не предпринимая более или менее значительных перемещений, и лишь весной пускаются в обратный путь на север — к местам гнездовий.

Защитные и кормовые условия для птиц в лесу значительно лучше и разнообразнее, чем на открытых пространствах, а поэтому, несмотря на отлет на юг перелетных птиц, в зимнем лесу разнообразие и обилие птиц сравнительно велико (рис. 10). Однако и в

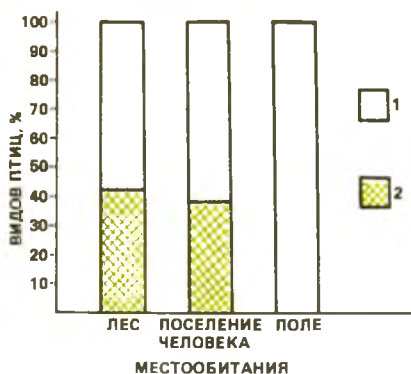


Рис. 10. Соотношение в разных местообитаниях птиц по характеру их сезонных миграций:

1 — перелетные птицы; 2 — оседлые и кочующие птицы

участках древостоя. По мере листопада разнообразие и обилие птиц в лиственных лесах сокращается параллельно ухудшению кормовых и защитных условий. Такая неравномерность размещения птиц, например, в лесах Московской и Калининской областей становится заметна уже в конце июля.

В наиболее кормных, с хорошими защитными условиями местах перемещающиеся по соседнему лесу выводки птиц начинают встречаться еще в конце июня — начале июля, в конечном итоге возникают стаи. Жизнь в стае дает несомненные преимущества: сообще легче находить пищу и избегать врагов. Птица, которая держится вне стаи, больше времени тратит на наблюдение за окрестностями, но все равно хищнику легче напасть на нее, чем незамеченным приблизиться к стае. Поэтому одиночные птицы меньше кормятся и менее упитаны, чем особи в стаях. Четочки, снегири, свистели, дрозды, синицы и многие другие виды, составляющие подавляющую часть птичьего населения леса в осенне-зимнее время, встречаются исключительно стаями.

Стайный образ жизни основной части птиц обуславливает неравномерное — пятнистое (конгрегационное) размещение их в лесу начиная с конца лета. Особенно заметной такая пятнистость становится зимой: можно пройти не один километр по заснеженному лесу и не увидеть ни одной птицы, а потом встретить большую синичью стайку и услышать, как перекликаются в ней буроголовые гайчики и хохлатые синицы, попискивают королики, шуршит, перебираясь вверх по стволу, пищуха, увидеть мелькнувшего в кроне сосны малого пестрого дятла, подвесившуюся на конце еловой лапы московку или шествующего вниз головой поползня.

лесах видовой состав и плотность населения птиц существенно изменяются по сезонам года.

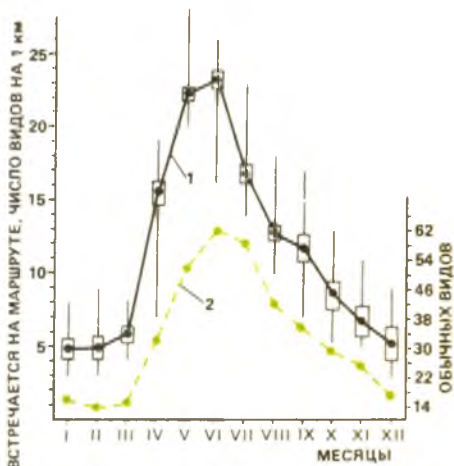
Смена кормов (переход на растительную пищу) в осенне-зимний период ведет к перемене способов добывания пищи и в конечном итоге, к перемещению птиц из биотопов, где они держались летом, в более кормные осенью и зимой участки леса. В это время птицы часто посещают места, где в летнее время их не было из-за отсутствия подходящих для гнездования условий.

Осенью больше всего птиц встречается в кустарниковых зарослях, по опушкам, в смешанном лесу, особенно у полян, вдоль просек и лесных дорог, в разреженных

С конца лета и всю осень идет пролет на юг гнездившихся севернее птиц. В лесах средней полосы европейской части СССР многие из этих мигрантов нередко подолгу задерживаются в подходящих местах. Поскольку летят они не все сразу, «волна», состоящая из раньше покидающих места гнездования видов, сменяется «волнами» более поздних мигрантов, осенью разнообразие и обилие птиц в лесах претерпевают постоянные и быстрые изменения. Одновременно с пролетом начинается массовый отлет местных перелетных птиц. Лишь в конце осени — начале зимы, когда в лесах, например, центра европейской части нашей страны станут регулярно попадаться прикочевавшие сюда из более северных мест своего ареала синицы-московки, снегири, чечетки, свиристели — говорят, что установлен зимний аспект авифауны (рис. 11).

Только в середине ноября — в начале декабря устанавливается зимний аспект авифауны в Московской обл. Из почти трехсот видов и форм птиц, зарегистрированных в этом регионе, зимой встречаются 92 (около 32%), из которых всего 27 попадают здесь ежегодно. Это (в порядке убывания численности) — сизый голубь, домовый и полевой воробей, серая ворона, буроголовая гаичка, желтоголовый королек, снегирь, хохлатая синица, обыкновенная чечетка, чиж, большая и длиннохвостая синицы, обыкновенная овсянка, обыкновенный поползень, галка, большой пестрый дятел, сойка, сорока, обыкновенная пищуха, рябчик, воробьиный сычик, ястреб-перепелятник, малый пестрый дятел, серый сорокопут, тетерев и глухарь, мохноногий сыч. Большинство видов зимней авифауны — птицы древесно-кустарниковых насаждений. С установлением зимнего аспекта авифауны в лесах соотношение населения отдельных видов (до весны, когда начинается миграция птиц к местам гнездования) остается более или менее постоянным (рис. 12). Происхо-

Рис. 11. Сезонные изменения разнообразия птиц в полновозрастном смешанном лесу западного Подмосквья: 1 — среднее число видов, встречающихся в 1957—1959 гг. на постоянном учетном маршруте в 1 км (показано среднее арифметическое, возможная ошибка, крайние значения); повторность — 8—12 учетов в месяц); 2 — количество регистрируемых обычных видов (среднее многолетнее) в лесном массиве



дит лишь некоторое снижение общей численности птиц, обусловленное в основном их повышенной смертностью в этот период. Однако непериодические появления в огромных количествах таких «бродячих» видов, как клесты, московка, дрозд-рябинник, а также чечетка, чиж и другие, вносят резкие изменения в обычное соотношение населения отдельных видов птиц, зимующих в лесах Московской обл. Иногда уже в октябре численность клестов в ельниках превышает 10% всего птичьего населения; в ноябре численность московки в хвойных лесах соответственно может составить 8—12%. В такие годы доля населения «бродячих» видов зимой бывает очень высокой: в 1958 г. в западном Подмоскowie, например, в январе—феврале чечетки составляли 50—70% населения мелколиственного леса, клесты — 25—40% в хвойном лесу (50% — в зрелых ельниках).

Обычно в таежных и смешанных лесах основная часть зимующих птиц — виды растительноядные и со смешанным питанием;

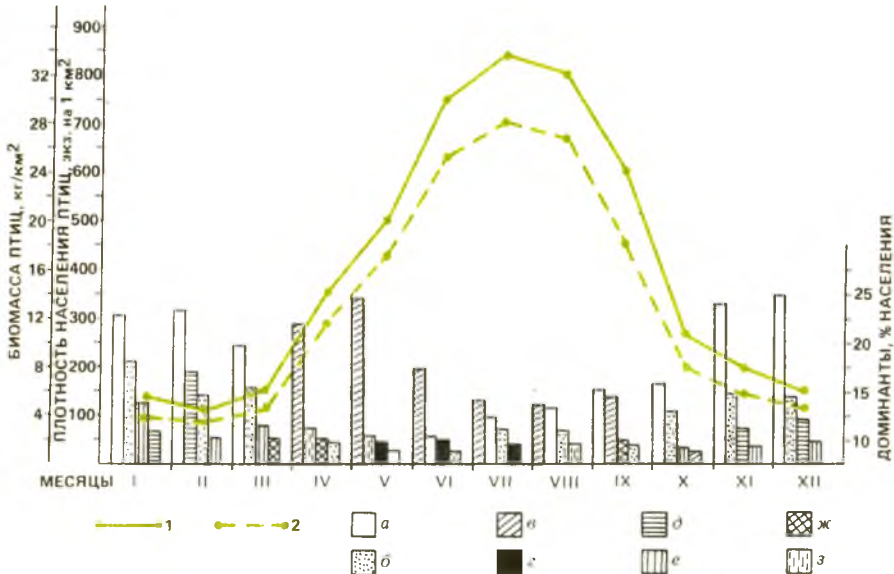


Рис. 12. Сезонные изменения фауны и населения птиц полновозрастного смешанного леса в западном Подмоскowie:

1 — плотность населения птиц (рассчитана на основании данных 355 км учетных маршрутов в 1957—1959 гг. и около 100 км контрольных учетов в тех же местах в 1960—1964 гг.); 2 — биомасса (сезонные изменения массы тела птиц не учитывались); доминирующие виды (доля вида в общем населении птиц): а — буроголовая гаичка; б — королек; в — зяблик; г — пеночка-трещотка; д — снегирь; е — хохлатая синица; ж — большая синица; з — зарянка

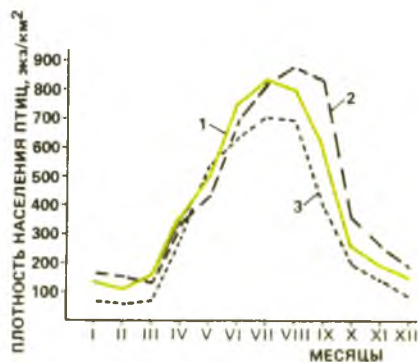
насекомоядные составляют менее четверти авифауны. Однако в лесах и парковых древостоях, примыкающих к населенным пунктам, где птицам легче прокормиться, видов, остающихся зимовать, значительно больше. В парках и древостоях на окраинах Москвы, Ленинграда, Калинин и других городов средней полосы регулярно зимуют грач, обыкновенный скворец и даже майна [21]. В таких местах численность птиц и зимой бывает очень высокой. По наблюдениям М. Г. Сорокина, в высокоствольном разреженном сосняке пригорода Калинин, где посещающие лес жители систематически подкармливают животных, плотность населения птиц зимой (368—407 экз/км²) только немного ниже, чем в гнездовой период (432 экз/км²), хотя видовой состав значительно беднее (соответственно 14 и 35 видов).

Кроме перечисленных сезонных изменений, происходит и перераспределение птиц между разными по составу древостоя лесами. Если в гнездовой период мелколиственные леса немного уступают хвойным по обилию птиц (а в широколиственных лесах, особенно дубравах, обилие птиц в весенне-летнее время заметно выше, чем в хвойных), то зимой плотность птичьего населения хвойных лесов примерно вдвое больше, чем в лиственных. Таким образом, большая часть птичьего населения лесов зимой концентрируется в хвойных древостоях (особенно в ельниках), создающих максимум кормовых и защитных условий для большинства видов птиц (рис. 13). Таким образом, сезонные изменения пернатого мира в лесу очень глубоки и имеют качественный характер.

В конце зимы небольшие перемещения (от мест ночевки к местам кормежки) перелетных птиц и ненаправленные передвижения кочующих птиц постепенно перерастают в направленные миграции к местам размножения. В конце зимы и весной, например, в лесах средней полосы СССР можно видеть, как постепенно исчезают прикочевавшие с севера (зимовавшие) птицы и появляются пролетные и гнездящиеся.

Рис. 13. Различия в сезонных изменениях населения птиц в разных по составу полновозрастных древостоях западного Подмосковья:

1 — плотность населения птиц в смешанном (4Е, 2С, 2Б, 2Ос) лесу; 2 — плотность населения птиц в хвойном (6Е, 4С) лесу; 3 — плотность населения птиц в мелколиственном (5Б, 5Ос + Д) лесу



Общие закономерности сезонных изменений размещения и численности птиц хорошо иллюстрируют подробные наблюдения, сделанные в Центрально-Черноземной зоне [1]. Из 269 видов птиц, зарегистрированных на территории Среднего Подонья, зимуют около 60 (22,3%). Это живущие оседло и кочующие зимой, а также прилетевшие с севера виды (большой и малый пестрые дятлы, обыкновенная пищуха, большая и длиннохвостая синицы). Большинство видов зимней авифауны — птицы древесно-кустарниковых насаждений. Однако далеко не все типы леса могут обеспечить условия для существования птиц зимой.

Сосняки (особенно молодые) Среднего Подонья очень слабо заселены птицами. Зимой здесь обычны лишь кочующие стайки синиц (в основном больших и гаичек), желтоголовый королек, обыкновенная пищуха, большой пестрый дятел. Иногда встречаются клесты-еловики, а по широким просекам — мелкие стайки обыкновенных овсянок, юрков, чечеток.

В противоположность чистым соснякам смешанный лес наиболее богат птицами в течение всей зимы. Кроме видов, встречающихся в сосняках, здесь обычны ястреба, обыкновенная неясыть, обыкновенный поползень, москковка и крапивник. Почти всегда можно встретить чечеток и чижей, снегирей, а у опушек — серого сорокопута. В чистом лиственном лесу попадают те же виды, что и в смешанном, но численность их значительно ниже. Корольки и клесты избегают эти древостои, а длиннохвостые синицы их предпочитают.

В зарослях по берегам лесных рек постоянно держатся снегيري, чижи и чечетки. Здесь обычны седоголовый, белоспинный и малый пестрый дятлы, а также зеленая лазаревка; чаще, чем в других местах, зимой встречаются ястреба, неясыть и серый сорокопут. На незамерзающих участках рек в некоторые годы зимуют утки.

Весной, еще задолго до прилета первых грачей, по поведению зимующих птиц можно уловить признаки наступающего оживления природы. Морозными февральскими ночами в старом лесу раздаются брачные крики филинов и неясытей, а безветренными солнечными днями далеко слышно пение больших синиц, барабанная дробь большого пестрого дятла. В первой декаде марта начинают отлетать на север пуночки и лапландские подорожники, а вслед за ними пускаются в путь на север стаи зимовавших чижей, снегирей, чечеток. Резко меняется поведение длиннохвостых синиц — они, как и другие зимовавшие птицы, начинают готовиться к периоду размножения. В это время «поют» сойки и сороки, издавая тихое неторопливое шebetание и другие звуки, совершенно не вяжущиеся с их обычными грубыми криками. В середине — конце марта в Среднее Подонье прилетают скворцы, коноплянки, а немного позже жаворонки, ушастая сова, обыкновенная пустельга и другие дневные хищные птицы; начинается прилет водоплавающих птиц, концентрирующихся в поймах лесных рек. Здесь на полузаотпеленных половодьем деревьях останавливаются на отдых стаи пролетных рябинников и других дроздов, скворцов. В лесу в это время еще много снега, но склоны поймы уже свободны от него, поэтому именно по берегам лесных рек и озер можно услышать на вечерних зорях первые песни зарянок, черного и певчего дроздов, увидеть первую тягу вальдшнепов. На лесных болотах слышны голоса серых журавлей, а над водой с криками носятся кулики-черныши. Пойменный лес уже полон звонкими трелями зябликов, песнями обыкновенной овсянки и зеленушки, а в прибрежных зарослях подстерегают свою добычу ястребы — тетеревиатник и перепелятник. В середине апреля такое тяготение лесных птиц к поймам затухает. В глубине леса уже слышна звонкая капель пеньочки-теньковки, у полян и в разреженных участках древостоя — пение лесных коньков, а по опушкам в кустарниках шмыгает огромное

количество пеночек-весничек. В лесу в это время встречается масса пролетных дроздов-белобровиков, вертишейек.

В конце апреля прекращается пролет водоплавающих птиц, убывает количество мигрирующих на север куликов; начинается пролет мелких лесных насекомоядных птиц (мухоловок, пеночки-трешотки и др.), продолжается массовый полет теньковки, веснички, появляются соловей, садовая овсянка. Временами похолодание приостанавливает их дальнейшее перемещение к местам размножения, и тогда в садах, байрачных лесах, полезащитных лесополосах на одну-две недели скапливается огромное количество птиц. Но проходит ненастье, и масса пернатых странников покидает свои временные пристанища, которые кажутся тогда опустевшими, несмотря на значительное количество оставшихся на своих гнездовых местах птиц.

В начале мая в лесах Среднего Подонья появляются горлица, кобчик, козодой, кукушка. Характерно почти полное отсутствие пролетных, не гнездящихся на территории края видов птиц. Последними, ко времени полного облиствения деревьев и кустарников, пышного развития травянистой растительности (дающих приют ранним насекомым, которыми питаются большинство прилетающих в первой половине мая птиц), появляются сплюшка, иволга, чечевица, сорокопуть, славки, камышевки, береговая ласточка.

К концу пролета (вторая декада мая) гнездовая фауна Среднего Подонья бывает уже почти полностью сформировавшейся: у большинства видов идет насиживание, у части — выкармливание птенцов, а у некоторых — появляются слетки. Наступает непродолжительный период относительной стабильности состава авифауны, длящейся до второй декады июня. В этот период все гнездящиеся птицы прочно привязаны к местам размножения. Видовой состав птиц по сравнению с зимним периодом гораздо разнообразнее. Но уже в первой половине июня замолкают многие певчие птицы, а лес наполняется тревожными криками взрослых птиц, беспокоящихся за своих еще едва перепархивающих птенцов, и писком самих птенцов, выпрашивающих пищу у взрослых.

У многих видов птиц привязанность к местам гнездования частично или полностью утрачивается уже через несколько дней после вылета молодняка. Например, скворцы покидают дровостои, где гнездились, и переселяются в поймы рек, возвращаясь в ближайшие насаждения только для ночевки; грачи днем широко кочуют по полям, возвращаясь в свои грачевники только на ночь. Другие птицы (синицы), после того как птенцы покинут гнездо, еще долго держатся вблизи гнездовых мест. А такие поздно гнездящиеся виды, как чечевица, жулан, чернолобый сорокопуть, садовая овсянка, начинают откочевывать к югу вскоре после вылета молодняка. Во второй половине июня в поймах лесных рек попадают выводки дубоноса, питающиеся плодами в зарослях черемухи. Немного позже (в июле) здесь появляются кочующие выводки уток, зимородков. В конце июля по лесным опушкам, дорогам, просекам можно встретить стаи яблчиков и маленькие стайки щеглов.

Осенний аспект авифауны Среднего Подонья, характеризующийся коренной ее перестройкой, в некоторой мере схож с весенним. Оба они формируются за счет летующих, оседлых, пролетных и зимующих видов; весной и осенью ярко выражены динамизм видового состава авифауны, существенные изменения, происходящие за короткие сроки в населении птиц. Но между осенним и весенним аспектами авифауны есть и заметные отличия.

Период осеннего отлета и пролета более растянут, чем период весеннего пролета и прилета, и происходит в порядке, обратном тому, который бывает весной: первыми

обычно покидают Среднее Подонье те виды птиц, которые весной прибыли в числе последних. Однако в этом нет столь четкой последовательности, наблюдавшейся весной. По разному реагируют весной и осенью пролетные птицы на изменение погоды: если весеннее похолодание задерживает пролет, то осенние холода ускоряют, заставляя птиц сокращать остановки. Влияют погодные условия осенью и на размещение птиц. Например, в пасмурную теплую погоду малая мухоловка, горихвостка, зарянка, пеночка-весничка и некоторые другие лесные птицы кормятся в лесу, а в

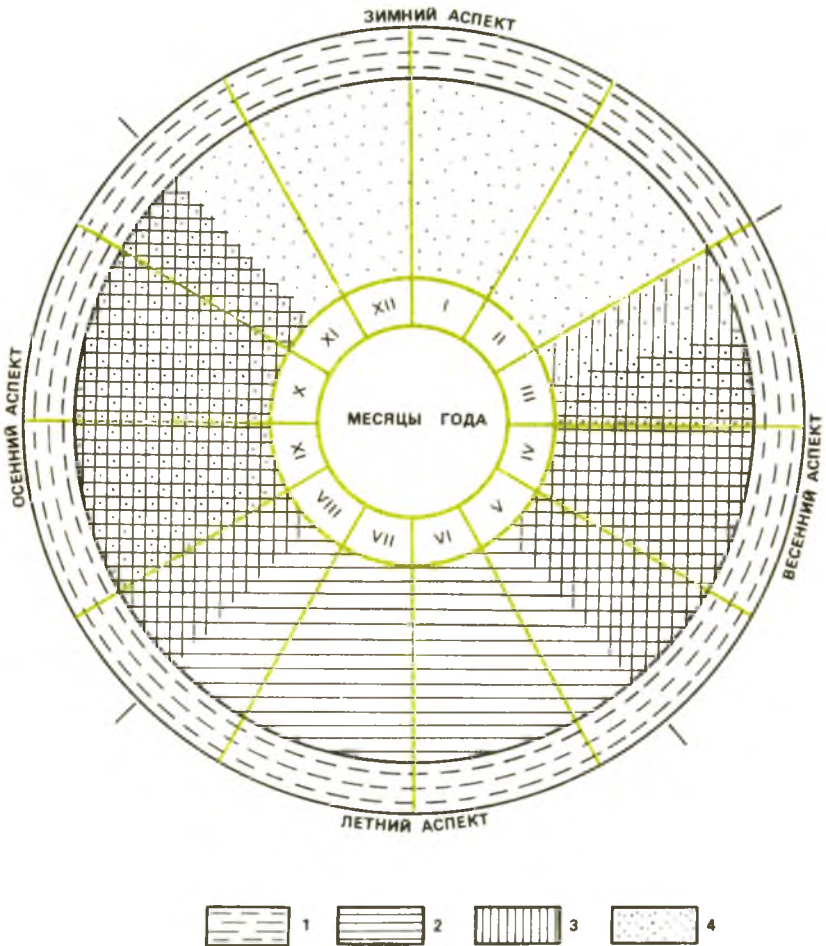


Рис. 14. Сезонные аспекты авифауны Среднего Подонья:

1 — оседлые птицы; 2 — пролетные птицы; 3 — летующие птицы; 4 — зимующие птицы

ясные солнечные дни после ночных заморозков эти же птицы собирают пищу исключительно на освещенных солнцем опушках, где повышенная температура обуславливает более высокую и длительную активность насекомых.

В сентябре интенсивность пролета птиц через Среднее Подонье достигает своего максимума и заметно снижается в октябре, когда начинают прибывать зимующие здесь виды — снегирь, чечетка, желтоголовый королек, серый сорокопут, свистель и др. В это же время за счет появления мигрантов из более северных территорий возрастает численность таких «оседлых» видов, как длиннохвостая синица, пищуха, поползень, серая ворона. В середине ноября заканчивается пролет последних летующих птиц: гусиных, дроздов, грачей; начинается откочевка к югу обыкновенной овсянки, полевого воробья [1]. И снова авифауна вступает в период длительной относительной стабилизации, характерной для зимы (рис. 14).

Таким образом, сезонные явления в природе, приводя к изменению состояния и активности птиц, обуславливают в конечном итоге количественные соотношения между отдельными группами видов на одной и той же территории в разные периоды года.

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАЗМЕЩЕНИИ ПТИЦ

В пределах каждой ограниченной территории, кроме сезонных изменений разнообразия и обилия лесных птиц, определяемых циклическими колебаниями состояния среды, существует многолетняя изменчивость фауны и населения птиц, проявляющаяся в форме годовых флуктуаций и сукцессий.

Годовые колебания фауны и населения птиц конкретной территории вызываются изменениями численности отдельных видов в пределах их ареалов, которые обуславливаются варьирующими по годам метеорологическими условиями (особенно до и в период размножения, например, размеры весеннего половодья), многолетней периодичностью плодоношения основных лесообразующих пород (ели, кедра), повторяющимися вспышками массового размножения животных — основных кормовых объектов (насекомых, грызунов), колеблющимся из года в год обилием врагов и конкурентов и т. п. В конечном итоге многолетние изменения орнитоценозов имеют тенденцию повторяться вслед за местными изменениями обилия кормов и оптимальности абиотических условий, зависящих от локального климата, определяемого общей циркуляцией атмосферы, которая, в свою очередь, обусловлена периодичностью солнечной активности. Однако именно из-за такой сложной многостепенной зависимости изменения, происходящие в орнитоценозах, непрямо отражают ритмику колебаний радиации солнца.

Межгодовые колебания численности отдельных видов птиц даже в незатронутых или слабозатронутых хозяйственной деятельностью

человека древостоях, где процессы биогеоценотического развития протекают с естественной скоростью, т. е. не убыстряются или замедляются различными антропогенными воздействиями, бывают очень велики. Например, живущие в хвойных лесах клесты отличаются крайним непостоянством своего пребывания в том или ином месте. В одни годы клест-еловик в лесах центра европейской части нашей страны многочислен и гнездится, в другие — его вообще не бывает. В годы высокого урожая хвойных (в первую очередь ели) в лесах Московской обл. клестов-еловиков было много зимой 1949/50 г., 1952/53 г.; летом, осенью и зимой 1957/58 г., весной 1958 г.; летом и осенью 1965 г. и т. д. Численность этих птиц изменяется беспрестанно. В течение осени 1957 г. в хвойных лесах Истринско-Москворецкого водораздела количество клестов увеличилось с 40 особей, встреченных в сентябре на маршруте длиной в 10 км, до 400 в ноябре. В декабре у птиц начались брачные игры, а в начале января 1958 г. они строили гнезда, из которых в феврале уже вылетели птенцы. После вылета птенцов началась откочевка птиц, которая была хорошо заметна в марте: в течение весны и лета количество клестов уменьшалось и уже в сентябре 1958 г. на 10-километровом маршруте встречалось не более десятка птиц.

Велики годовые колебания численности и у ряда других (преимущественно зависящих от резких колебаний урожая основных кормов) птиц: большого пестрого дятла, чечетки, чижа, кедровки, сойки и т. д.

Однако у большинства лесных птиц (это главным образом насекомоядные и насекомосемяноядные виды) численность не колеблется по годам значительно: максимальная плотность населения такого вида превышает минимальную в 2—3 раза, редко в 4—5. Например, на 10 км лесных опушек правобережья р. Москвы около Звенигорода в начале июня приходилось: в 1948 г. — 300—360 поющих самцов зяблика, в 1956 г. — 225—240, в 1961 г. — 230—260, в 1968 г. — 310—350. На одном и том же опытном участке леса площадью в 7 га около Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.) в 1948 г. гнездилось 7 пар пеночки-трещотки и держались 3 холостых самца; в 1954 г. здесь были гнезда только 3 пар трещоток; в 1956 г. здесь гнездилось 7 пар и держались 2 холостых самца трещотки. На 10 км постоянного маршрута, проходящего по лесному массиву, в июне 1936 г. встречалось в среднем 10 поющих самцов пересмешки, в 1949 — 14,3, в 1956 — 15,7 [37].

В западном Подмосковье весной 1956/57 г. гнездилось 15—20 пар дроздов-белоборовиков на 1 км² смешанного леса, в 1963 г. — около 10, а в 1976 г. — 14 пар. Плотность гнездящейся популяции буроголовой гаички в этом же районе в спелых и приспевающих

ельниках составляла в 1957 г. 13 пар на 1 км², а в 1960 г. — 9, в 1964 г. — 12, в 1967 г. — 21. Крайние значения плотности гнездящейся популяции зарянки в хвойных лесах окрестностей пос. Павловская Слобода (Московская обл.) колебались от 11 до 29 пар на 1 км², пеночки-теньковки в спелых сосняках — от 6 до 16, длиннохвостой синицы в березняках — от 0,1 до 0,2, а лазоревки — от 1 до 4 (за период ежегодных наблюдений с 1956 по 1967 г.).

Из сказанного можно заключить, что потенциальные масштабы колебания всего птичьего населения той или иной местности довольно ограничены. Реальная же амплитуда — ничтожна, так как каждый вид чем-то отличается в своих потребностях от другого, даже очень близкого; неодинакова у разных птиц и реакция на изменения, происходящие в окружающей среде. Наконец, неодинаковая скорость реакции различных видов растений, насекомых, птиц и других животных на изменения экологических факторов абиотической среды (при наличии сложной системы трофических, топических и других связей между компонентами биоценоза) сильно уменьшает прямолинейность влияния этих факторов на одни виды птиц, инвертирует их влияние на другие виды и лишь у части видов вызывает более или менее прямые ответные реакции. Так, в лесостепных древостоях засушливая погода, угнетая деревья, снижает их устойчивость по отношению к насекомым-фитофагам и в конечном итоге часто ведет к их массовому размножению (например, чешуекрылых, чьи гусеницы наносят существенный ущерб фотосинтезирующему аппарату древесно-кустарниковых пород). Массовое размножение чешуекрылых обуславливает повышение численности ряда видов насекомоядных птиц, для которых именно размножившиеся вредители — прекрасный корм. Повреждаемые в очаге массового размножения насекомых-вредителей деревья и кустарники частично или полностью прекращают плодоношение, что влечет за собой уменьшение численности семено-ядных птиц. Кроме этого, зоогенная дефолиация (уничтожение листьев животными) влечет ухудшение защитных свойств лесной среды, неблагоприятное для гнездования некоторых типичных лесных птиц (таких скрытных, как зарянка, обыкновенный соловей), а осветленность оголенного леса позволяет проникать в его глубину видам, в обычных условиях придерживающихся опушек. Соответственно в поврежденном насекомыми лесу численность первых падает, а вторых возрастает.

В результате такого сочетания различно направленных изменений численности разных видов птиц в пределах определенной территории масштаб многолетних колебаний всего населения бывает значительно меньшим, чем амплитуды колебаний численности отдельных видов. Например, по данным маршрутных учетов, плотность

населения птиц средневозрастных смешанных лесов окрестностей пос. Павловская Слобода (Московская обл.) составила в середине мая 1957 г. 250 пар на 1 км² (на утренних учетах обычно регистрировалось 22 вида), в 1958 г. — 280 пар (24 вида), в 1959 — 290 (23 вида). Соответственно в дубово-грабичниковых лесах юго-западного склона горы Мысхако на высоте 60—200 м над ур. м. (Краснодарский край) плотность населения птиц в конце мая была: в 1973 г. — 116 пар на 1 км² (всего отмечено 26 видов), в 1974 г. — 214 пар (29 видов), в 1982 г. — 127 пар (27 видов), в 1983 г. — 106 пар (25 видов), в 1984 г. — 165 пар (26 видов). Во всех вышеприведенных случаях межгодовые колебания авифауны в каждом конкретном лесу заключались в непериодических появлениях и исчезновении некоторых, обычно малочисленных птиц: основное ядро ($\frac{3}{4}$ встречавшихся видов) сохранялось ежегодно.

Эти данные показывают, что в незатронутых или слабозатронутых хозяйственной деятельностью человека древостоях, где процессы биогеоценотического развития протекают с естественной скоростью (не убыстряются или замедляются различными антропогенными воздействиями), изменения разнообразия и обилия птиц в целом невелики и имеют характер неправильных колебаний около каких-то более или менее постоянных средних своих значений. При этом чем сложнее и разнообразнее тот или иной лесной фитоценоз, тем меньше амплитуда межгодовых колебаний разнообразия и обилия птиц. Так, в западном Подмоскowie крайние значения гнездившихся в одних и тех же древостоях группировок птиц колебались (за период систематических наблюдений с 1956 по 1968 г.): в березняке — от 170 до 350 пар на 1 км² (от 23 до 35 видов), в сосновом лесу — от 150 до 300 пар (от 24 до 37 видов), а в елово-сосново-мелколиственном лесу — от 220 до 390 пар (от 31 до 42 видов).

Из приведенных примеров следует, что существует некое соответствие между «орнитологической» емкостью фитоценоза (зависящей от его сложности) и степенью постоянства населяющего его в определенный период (в данном случае в период размножения) орнитоценоза. Степень стабильности орнитоценоза, очевидно, обуславливается размерами разнообразия биоценотических регуляторных механизмов, приводящих уровень обилия и разнообразия птиц в соответствие с «емкостью» того или иного участка леса.

Сукцессия птиц в лесах, не затронутых или слабо затронутых хозяйственной деятельностью человека, обычно бывает обусловлена постепенной последовательной сменой лесных растительных сообществ, преимущественная причина которых — естественные процессы изменения среды биоценозом. В других случаях исходной причиной бывает гибель леса от пожара, нашествия вредителей или иных внешних по отношению к лесному биоценозу факторов, вызывающих восстановительные смены, ведущие к возрождению в конечном итоге прежнего состава сообщества.

Многочисленные наблюдения за сукцессиями в лесах показывают, что многие свойства биоценозов (в том числе и параметры орнитоценоза как неотъемлемой их части) изменяются сходным образом независимо от причин, давших начало закономерному ряду их последовательных смен. Так, самопроизвольная эволюция растительности приводит на севере центра европейской части СССР к образованию таежных еловых лесов с характерной для них авифауной.

В настоящее время деятельность человека — самый мощный и самый важный фактор развития биоценозов. Вырубка лесов, пожары, намеренная или случайная интродукция новых видов растений и животных, применение гербицидов и дефолиантов — лишь некоторые примеры антропогенных воздействий на лес, способные вызывать последовательные смены лесных растительных сообществ, определяющих, в свою очередь, сукцессию птиц.

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ

Лесные биоценозы сформировались в процессе длительной сопряженной эволюции входящих в них видов растений и животных, поэтому их компоненты в высшей степени приспособлены друг к другу и к среде их обитания, а все биотическое сообщество леса очень устойчиво к внешним воздействиям. И если только эти воздействия не носят катастрофический характер, лес со всеми его обитателями возрождается на прежнем месте вновь. Однако деятельность людей вносит настолько сильные и разнообразные нарушения в природу, что изменения, происходящие в лесной среде того или иного региона, подвергнувшегося антропогенному воздействию, часто становятся необратимыми (во многих случаях люди и стремятся к таким необратимым изменениям). Например, быстрый прогресс промышленного производства, развитие сельского хозяйства и интенсивная урбанизация обусловили огромные сдвиги в структуре и функционировании биогеоценозов европейской части Советского Союза. Значительные изменения, вносимые человеческой деятельностью в природу, привели к тому, что в настоящее время лесная зона центра европейской части СССР представляет мозаику агробиогеоценозов, урбанизированных (города, поселки, деревни с обширной сетью коммуникаций между ними) и техногеннопреобразованных (карьеры торфоразработок, площади, занятые промышленными отвалами, мусором и отходами производства и т. п.) территорий, а также лесов, в разной степени деградированных рубками и интенсивным рекреационным использованием. Леса эти, некогда покрывавшие всю территорию, теперь занимают менее $\frac{1}{3}$ площади (лесистость Тульской обл. составляет около 19%, Рязанской — 21, Смоленской — 22, Калининской — 28, Московской — 38, Владимирской — 42%).

В зависимости от характера, направленности и силы воздействия, антропогенные факторы вызывают неодинаковые изменения в лесном

биоценозе (и в населяющем его сообществе птиц, в частности). Даже сплошные рубки в конечном итоге обычно становятся лишь началом серии восстановительных смен лесной растительности и соответствующей сукцессии птиц; тогда как в случае постройки плотины на реке происходит не только гибель затопляемого леса и распадение всего лесного биоценоза, но и необратимые изменения биоты в смежных участках леса, вызываемые нарушением сложившегося гидрологического режима местности. В других случаях, сажая лес в степи, возводя полевозащитные и придорожные лесополосы, выращивая древесно-кустарниковую растительность на берегах рукотворных водоемов и водотоков, люди искусственно создают и поддерживают лесную среду там, где ее никогда не было. Естественно, что такая природопреобразовательная деятельность людей, изменяя среду, кардинальным образом влияет на растительный и животный мир. Без прогнозирования этих изменений невозможно оптимальное сочетание интересов лесного, сельского и охотничьего хозяйства с задачами охраны и рационального использования лесов и обитающих в них животных. Для соответствующего прогнозирования необходимо знать закономерности изменений, происходящих в биоценозах в зависимости от характера воздействия на них хозяйственной деятельности людей.

ВЛИЯНИЕ НА ПТИЦ ОБРАТИМЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЛЕСНОЙ СРЕДЫ

Сукцессию птиц в лесу обуславливает преимущественно последовательная смена лесных растительных сообществ, главной причиной которых в настоящее время являются антропогенные факторы (лесохозяйственная деятельность, мелиорация прилегающих к лесу сельскохозяйственных угодий и т. п.).

Проводимые на значительных площадях рубки деревьев коренным образом изменяют среду обитания животных. На месте векового древостоя с его сложной многоярусной структурой, дающей птицам надежные укрытия, удобные места для устройства гнезд и т. д., возникают открытые пространства, непригодные для их жизни. Для большинства видов птиц, обитающих в лесах и приспособленных к жизни среди древесно-кустарниковой растительности (дендрофильные птицы), такое внезапное изменение экологической обстановки губительно. С вырубленной территории исчезают голуби, дятлы, лесные куриные птицы, дрозды, синицы, врановые и др. Лишь немногие лесные птицы, связанные с опушками и разреженными участками древостоев (лесной конек, обыкновенная овсянка), селятся на вновь образовавшейся вырубке. В то же время свежая вырубка — удобное место для гнездования птиц открытых пространств. В средней полосе

европейской части СССР там охотно селятся полевой и лесной жаворонки, белая и желтая трясогузки, луговой чекан, садовая овсянка, перепел, серая куропатка, а некоторые птицы прилетают сюда кормиться.

Начинающаяся вслед за вырубкой последовательная смена биоценозов (если не происходит заболачивание вырубки или сплошное задернение ее злаками, что препятствует возобновлению древесно-кустарниковой растительности и останавливает вторичную сукцессию) обычно ведет к восстановлению леса со всеми его обитателями. Например, в европейской части СССР восстановление вырубленного ельника и обусловленная этим сукцессия птиц происходят следующим образом.

С течением времени, по мере того как развившаяся в первые 2—3 года после вырубки леса травянистая растительность сменяется зарослями кустарников, вытесняемых затем (через 9—11 лет) молодым подростом березы, осины, серой ольхи и других лиственных пород, птицы открытых пространств (жаворонки, серая куропатка, перепел и т. п.) постепенно сменяются на обитателей кустарников. Многочисленными становятся чечевича, появляются славки (в первую очередь серая), пеночки, в некоторых случаях садовая камышевка и сорокопут-жулан, дрозд-белобровик, вальдшнеп. Общая плотность населения птиц вначале быстро возрастает (от 0,5—0,8 гнездящейся пары на 2—3-летней вырубке до 1,5—2 — на десятилетней), а затем (в загущенных мелколиственных молодняках) снижается до 1—1,3 пары на 1 га (рис. 15). Такова самая общая картина первоначального заселения освобожденных от леса пространств, свойственная таежной зоне нашей страны [8, 9, 27]. Однако набор сменяющихся в процессе сукцессии видов птиц в разных регионах неодинаков.

Первыми на освободившиеся от елового леса пространства в Московской обл. проникают гнездящиеся на земле у края опушек юла, лесной конек, обыкновенная овсянка; затем обитатели открытых пространств — луговой чекан, каменка и некоторые другие, а также дуплогнездники, использующие для устройства гнезд пни, — горихвостки, белая трясогузка. Через несколько лет, когда разрастутся кустарники, появятся заросли малины и поднимется древесная поросль, эти виды начнут исчезать, на смену им придут виды, строящие гнезда на кустарниках — славки, камышевки, жулан, чечевича, дрозды, а в месте с ними кукушка и зарянка. Позже (это зависит от того, как сохранился во время рубки леса подросток и подрост, насколько быстро они развиваются и т. п.), когда поднимается молодая поросль, а сомкнутость крон березок и осинок заметно возрастет, численность многих птиц-кустарничников сильно умень-

шится, а зарянка, не снижающая плотность своего населения и занимающая пни, станет наиболее обычной из птиц, населявших до этого вырубку. Относительно чаще попадаетея и гнездящийся в кронах мелколиственных молодняков зяблик; начинают гнездиться и новые для вырубki виды птиц. В этот период на вырубке, заросшей кустарниками и еще невысокой порослью мелколиственных деревьев (обычно

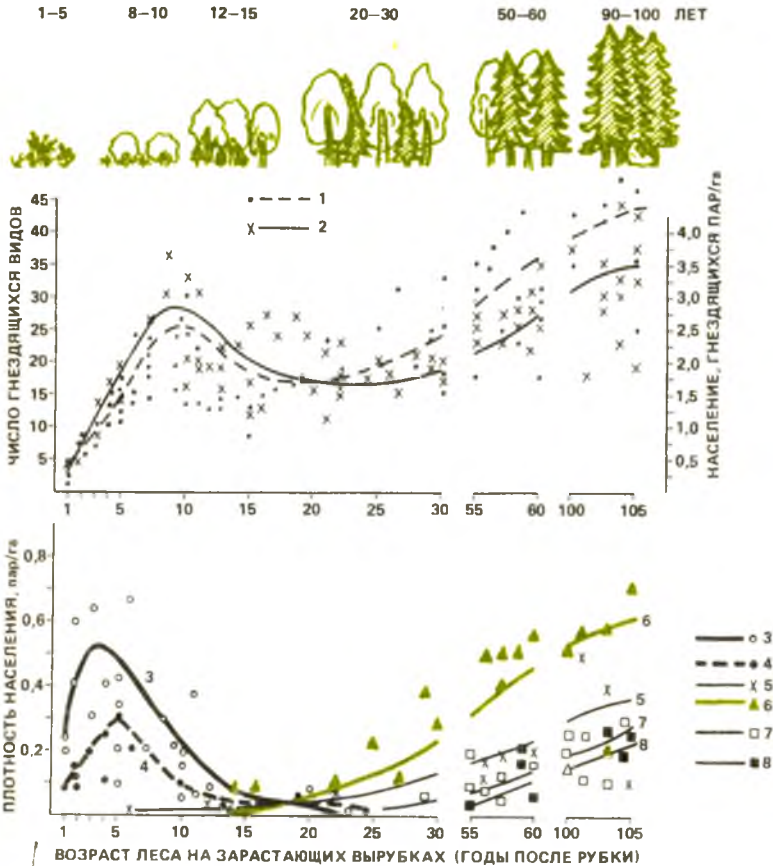


Рис. 15. Сукцессия птиц в ходе восстановительной смены растительности (на месте сведенных ельников) в подзоне южной тайги европейской части СССР:

1 — число гнездящихся видов; 2 — плотность населения гнездящихся птиц; 3 — численность гнездящихся лесных коньков; 4 — обыкновенных овсянок; 5 — зарянок; 6 — зябликов; 7 — буроголовых гаичек; 8 — желтоголовых королек.

Символы — отдельные данные, кривые — нивелированные средние

березы и осины), в центре европейской части СССР гнездится до 25 видов птиц, население которых составляет примерно 2—2,5 пары на 1 га.

В 10—12-летнем загущенном жердняке численность этих птиц снижается. Подрастающий молодой древостой довольно беден птицами: обитатели открытых пространств здесь уже не живут, а для настоящих лесных птиц молодые деревья не создают подходящих мест для устройства гнезд, надежных укрытий. По-видимому, недостаточно и подходящей пищи — насекомых, семян. Чаще всего здесь можно встретить зяблика, пеночек, дроздов, славок черноголовую, садовую и серую, камышовок, коноплянку, чечевицу и других птиц, преимущественно связанных с кустарниковыми зарослями.

Со временем сомкнутость крон берез и осин сильно увеличивается, возрастает густота кустарников, что приводит к дальнейшему снижению численности и разнообразия птиц. В дальнейшем (к 25—30 годам) на месте вырубki развивается мелколиственный лес, в котором ель, еще 15—20 лет назад ютившаяся под пологом молодых берез и осин, составляет второй ярус древостоя. В нем появляются лазоревка, пересмешка, малый пестрый дятел, вертишейка, славказавирушка. Орнитоценоз приобретает лесной облик, хотя в нем сохраняются и некоторые характерные для зарастающих вырубок особенности: обедненность видового состава и относительно невысокая плотность населения — 1,5—2,0 пар/га.

Спустя еще 20—25 лет (через 50—60 лет после рубки) ель входит в первый ярус, достигая по высоте до берез и осин, и лес становится смешанным. Орнитоценоз к этому времени еще более обогащается видами: возрастает и плотность населения гнездящихся в елово-мелколиственном лесу птиц. Позже поднимающиеся над мелколиственными породами ели начинают затенять и «глушить» их: через столетие на месте вырубленного восстанавливается типичный ельник со свойственной ему фауной и населением птиц (см. рис. 15).

В спелом еловом лесу птицы заселяют все ярусы: есть виды, гнездящиеся на земле, некоторые устраивают гнезда на кустарниковом подлеске, поваленных деревьях или валежнике, многие — в дуплах стволов и пней, кронах деревьев. Последние ярусы характерны именно для лесной среды — к ним и приурочены типичные лесные птицы: клесты, желтоголовый королек, синицы, дятлы, поползень, пищуха, чиж, зеленушка, снегирь, малый мухолов, совы, ястреба, лесная завирушка, врановые и др. Всего же в старых ельниках, например, Московской обл. гнездится до 75 видов птиц с населением до 3,9 пар/га.

Сходным образом происходит сукцессия птиц при восстановлении после рубки соснового леса. По двухлетним наблюдениям

Н. Н. Данилова на Среднем Урале на вырубке до 10 лет гнездились 0,41—0,85 пары птиц на 1 га; в 10—20 лет — 1,41—1,36; в 20—30 лет — 2,08—1,28; в 30—50 лет — 1,28—1,60; в спелом сосняке — 1,60—1,92 пары.

Аналогично, но значительно медленнее происходит восстановление вырубленных дубовых лесов, а параллельно закономерной смене растительности протекает и сукцессия птиц: появляющиеся на месте сведенного леса немногочисленные представители авифауны открытых пространств вытесняются по мере зарастания вырубки кустарниковыми птицами, а в дальнейшем вместе с ростом древостоя увеличивается разнообразие и количество в нем настоящих лесных (дендрофильных) видов (табл. 2).

2. Изменение обилия и разнообразия птиц в разного возраста дубравах Белгородской области [26]

| Биотопы | Возраст, лет | Число видов птиц | Плотность гнездящихся птиц, пар/га |
|---|--------------|------------------|------------------------------------|
| Свежая лесосека | 1—3 | 3 | 0,5—1 |
| Молодая поросль и молодые посадки | 4—6 | 9 | 1,6—2 |
| Сплошные заросли кустарников, поросли и подрост | 8—10 | 16 | 4—5 |
| Дубовый жердняк | 30—50 | 23 | 5—6 |
| Приспевающий низкоствольный дубовый лес | 90—110 | 51 | 8—18 |
| Спелый высокоствольный дубовый лес | 120—150 | 78 | 20—24 |
| Перестойная дубрава | 200—250 | 50 | 27—35 |

Имеющиеся данные позволяют сделать заключение, что в более мягких климатических условиях при восстановлении разнообразных по составу основных образующих пород лесов Европы (в основном листопадных) сукцессия птиц на зарастающих вырубках протекает более плавно, тогда как при восстановлении однообразных по составу (исключительно хвойных) лесов Сибири происходит резкое падение разнообразия и плотности населения птиц в загущенных молодняках, длительное время потом характеризующихся бедностью авифауны и населения птиц.

Такова в общем сукцессия птиц зарастающих вырубок, заключающаяся в постепенной смене небогатого видами и довольно однообразного по потребностям каждого компонента сообщества птиц открытых пространств разнообразным и сложным орнитоценозом зрелого леса. Скорость этих смен определяется не только характе-

ром преобразующихся фитоценозов, но и состоянием территории (почвенного покрова, наличием или отсутствием порубочных остатков и т. п.) после сведения леса.

Сходным образом протекает сукцессия птиц и на гаях. Но здесь при одинаковых климатических и почвенных условиях с вырубкой развитие растительности, особенно на первых этапах, проходит медленнее: там, где на лесосеке через 3—5 лет пышно развивается травянистая и кустарниковая растительность, на гари еще пусто, а такого же характера (что и на 3—5-летней вырубке) растительность устанавливается лишь через 6—10 лет после пожара. Сохранившиеся на гаях пни и полуобгоревшие стволы погибших деревьев обуславливают поселение в первые годы после пожара в некоторых местах довольно разнообразных дуплогнезdnиков (желны, большого пестрого и трехпалого дятлов, буроголовой гаички, горихвостки, поползня, серой и малой мухоловок). Кроме того, на гаях создаются лучшие условия для произрастания определенных видов деревьев. Соответственно всему сказанному замедленная на стадии открытого пространства сукцессия птиц «на гари» отличается и некоторой спецификой в наборе видов птиц и их численности, сменяющихся в процессе восстановления леса. Однако конечный результат тот же: обычно восстанавливается исходный фитоценоз и соответствующее ему сообщество лесных птиц.

Антропогенные факторы не только дают начало закономерным восстановительным сменам растительности и связанному с ней животному миру (после сплошных рубок, сильных пожаров), но часто оказывают влияние на протекание этих процессов. Так, благодаря осуществляемым в нашей стране крупномасштабным мероприятиям по искусственному возобновлению лесов после рубок и на гаях не только значительно ускоряется процесс восстановления лесной растительности, но на месте одного типа сведенного древостоя создается насаждение иного вида, состоящее из определенных древесно-кустарниковых пород, — обычно наиболее ценных для промышленных нужд. Естественно, что формирование и смена орнитоценозов в таких лесных посадках отличаются от соответствующих процессов, происходящих при естественном зарастании открытого пространства лесной растительностью, ускоренным темпом их протекания и возникновением в конечном итоге нередко иного, чем до рубки, сообщества птиц, определяемого введенной человеком новой основной лесообразующей породой.

Кроме упомянутых видов антропогенного воздействия, немаловажны для обитателей леса и другие формы лесохозяйственной

деятельности человека в лесу. Их масштабы достаточно велики: если рубками главного пользования в СССР ежегодно бывает охвачено 2,5 млн. га лесов, то другими их видами (рубки ухода, санитарные и т. д.) — около 4,5 млн. га. При таких рубках среда жизни животных (и, в частности, птиц) тоже существенно изменяется, однако не столь кардинально, как при сплошных рубках, когда на значительных пространствах лес сводится полностью. При рубках промежуточного пользования (ухода, санитарные и т. д.) и прочих рубках (при прокладке дорог, просек и т. п.) обычно возникают относительно небольшие участки открытого пространства, чередующиеся с большими или меньшими массивами древостоев. В ряде случаев это создает лучшие условия для жизни многих птиц, так как увеличившаяся дифференцировка среды позволяет уживаться здесь значительно более разнообразному и обильному миру животных.

Многочисленные наблюдения, проведенные в последние годы, показали, что лесохозяйственная деятельность людей, если только она не влечет за собой катастрофические последствия, коренным образом изменяет характер среды (сведение леса на больших пространствах, сильные пожары, вызванные неосторожным обращением с огнем и т. п.), нарушая однообразие сплошных лесных массивов (особенно в бедных по породному составу деревьях таежных лесах), значительно увеличивает экологическое разнообразие условий существования животных, вследствие чего в авифауне такого леса появляются новые птицы и она становится разнообразнее, а население составляющих ее видов — обильнее. Так, в сплошном массиве старого хвойного леса со значительной примесью осины и березы, находящемся на территории Калининской обл., рябчик и тетерев попадались вдвое реже, чем на маршруте такой же протяженности, пролежавшем через участок, где недавно (2—3 года назад) производились рубки промежуточного пользования. В Рязанской обл. в средневозрастном березовом лесу, на имевшем следы лесохозяйственной деятельности (здесь были две старые лесные дороги, кучи валежника, поленицы заготовленных дров) участке площадью в 4 га, граничившем с небольшой (0,5 га) вырубкой и гарью (3 га), обитало 15—17 видов птиц, составлявших 6,5—7,4 гнездящихся пар на 1 га; а на таком же участке, но расположенном в глубине лесного массива (и не имевшем выраженных следов лесохозяйственной деятельности), держалось 9—13 видов, составлявших 4,7—5,5 пар/га. Аналогичным образом происходит увеличение видового разнообразия птиц при рубке леса небольшими делянками, кулисных рубках и т. п.

В то же время некоторые формы антропогенного воздействия (сенокосение, выпас скота, рекреация) даже при очень умеренных дозах приводят к существенным изменениям видового состава и

численности птиц в лесу. Определяется это, по-видимому, систематичностью и однообразным характером действия на протяжении длительных периодов времени перечисленных факторов. Когда их действие прекращается, соответствующий орнитоценоз иногда восстанавливается через больший или меньший промежуток времени. Однако обычно начавшееся сенокосение, выпас скота, рекреация со временем лишь прогрессируют. Постоянное и при этом усиливающееся влияние такого рода факторов ведет к постепенному упрощению структуры фитоценоза и всего биоценоза в целом. В ходе возникающих при этом дигрессионных смен сообществ обедняется разнообразие, уменьшается обилие птиц. В конечном итоге в лесу, где систематически пасется скот или отдыхают люди, вытаптывается травяной покров, вначале изреживается, а потом полностью погибает подлесок и подрост. Изреживание подлесочного яруса и нарушение напочвенного покрова резко снижают кормовые ресурсы и условия для гнездования птиц в таком насаждении. Например, в интенсивно рекреационно используемой парковой зоне защитного лесного пояса Москвы для подавляющего большинства птиц почти не осталось подходящих мест для устройства гнезд и укрытия выводков: число гнездящихся видов значительно меньше, чем в отдаленной от города лесной зоне. По данным Б. Л. Самойлова, в сосняке лесной зоны регулярно гнездятся 18 видов птиц, а в парковой — 6; в ельниках соответственно 19 и 9. Примерно вдвое ниже, чем в лесной зоне, в хвойных древостоях парковой зоны и численность гнездящихся птиц. И хотя изменения в орнитоценозе березового леса сравнительно невелики (что определяется заметно большей устойчивостью лиственных насаждений), общее количество обитающих в защитном лесном поясе Москвы видов птиц существенно уменьшается (с 74 до 31) по мере приближения к городу и увеличению рекреационных нагрузок.

Помимо вреда, наносимого фитоценозу (и, таким образом, косвенно влияющего на птиц), выпас скота в лесу и рекреация ведут к гибели многих птиц. Очень часто домашние животные, проходя мимо кустарников и молодого подростка, сбивают или повреждают непрочные гнезда славков, чечевицы, лесной завирушки, сорокопуга-жулана и других птиц; или от сотрясения из неглубоких гнезд вываливаются яйца и птенцы. Часто гибнут расположенные на земле гнезда лесных коньков, овсянок, пеночек. И не только от того, что бывают раздавлены, а из-за того, что нарушенный проходящими травянистый покров и поврежденные кустарники перестают служить защитой, не скрывают более гнезд от ворон, кошек и других врагов.

Особо следует остановиться на факторе беспокойства. Регулярное и длительное пребывание в весенне-летний период в лесу людей и

домашних животных (во время сбора ягод и грибов, сенокосения, прогулок, пастьбы скота и т. п.) угнетает нормальную активность птиц в период размножения, нарушает естественную ритмику насиживания и выкармливания птенцов, затрудняет взрослым птицам воспитание подросшего, но еще не вполне самостоятельного молодняка. Именно этот фактор приводит к большой гибели кладок и молодняка тетерева и увеличению количества холостующих тетерок. При прекращении выпаса скота в лесу, где держатся глухари, численность этих птиц возрастает в 3—4 раза.

Известно, что частое испугивание выводков тетеревиных птиц приводит к полной их гибели. Дело в том, что при неожиданной опасности (появление собирающего ягоды или грибы человека) самка, например рябчика, громким хлопаньем крыльев, шумными перебежками привлекает к себе внимание источника опасности, а затем начинает «отводить», обычно слегка волоча крыло («притворяясь» раненой). Ее поведение — сигнал птенцам, которые моментально разбегаются и затаиваются. Через некоторое время самка возвращается на прежнее место и голосом собирает птенцов. Однако кой-кого она уже «не досчитает». Десяток таких встреч — и от выводка ничего не остается. Именно беспокойство от большого количества людей в лесном поясе вокруг Москвы объясняет низкую численность здесь боровой дичи.

По подсчетам М. Д. Мерзленко, близ пос. Внуково, где интенсивность рекреационной нагрузки в лесу составляет 1,5 чел. на 1 га в день, птицы бросают примерно 30% гнезд (в том числе практически все тетеревиные). Сенокос или выпас, проводимые в местах, где держатся выводки дичи, до того, как молодые птицы научатся хорошо летать, оказывают на численность глухаря, тетерева и рябчика губительное действие.

ВЛИЯНИЕ НА ЛЕСНЫХ ПТИЦ НЕОБРАТИМЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СРЕДЫ

Сведение крупных участков леса с последующей распашкой освободившейся территории и превращением ее в поле, засеянное культурными растениями, так же, как и создание на месте некогда обширных древостоев водохранилищ, естественно лишает лесных птиц привычной среды, с которой они эволюционно связаны и к которой в высшей степени приспособлены. Поэтому дендрофильные птицы из таких мест навсегда исчезают, но некоторые виды (обитатели опушек, лесных полян и т. п.) нередко находят и в новых «безлесных» условиях подходящие для жизни места. Тем более, что на берегах водохранилищ часто сохраняется кой-какая древесно-кустарниковая растительность; остается она и в виде небольших

островков на непригодных для обработки участках земли, разбросанных среди возделываемых полей.

Уменьшение лесистости и все более и более усиливающееся влияние неблагоприятных условий существования обусловили резкое уменьшение в последние 100 лет численности черного аиста, скопы, орлана-белохвоста, беркута, змеяеда, филина, кукушки, кедровки и некоторых других лесных птиц. Из многих древостоев европейской части СССР они совсем исчезли.

Одновременно сплошные рубки, вклиниваясь в лесные дебри, способствовали проникновению в глубь таежных лесов многих типичных обитателей открытых пространств. Таким образом, и сейчас продолжается расселение на север юлы, перепела, тетерева и некоторых других птиц.

Наконец, для целой группы лесных птиц (и видов, собирающих корм на открытых пространствах, но зависящих в своем гнездовании от наличия подходящей древесно-кустарниковой растительности) значительное разнообразие условий антропогенного ландшафта, где возделываемые поля чередуются с сохранившимися участками леса, садами и поселками, а также улучшившаяся в результате хозяйственной деятельности людей кормовая база (наличие кухонных отбросов и различных съедобных отходов, перерабатывающих сельскохозяйственную продукцию отраслей промышленности, повышенная численность на сельскохозяйственных угодьях насекомых и мышевидных грызунов и т. д.) создало превосходные возможности для благоденствия и непрерывного увеличения численности. Так, за три десятилетия (1935—1965 гг.) численность скворца в Московской обл. возросла в 5—6 раз (главную роль в этом играло систематическое развешивание скворечников в садах, по опушкам леса и на окраинах населенных пунктов), грача — в 4—5, серой вороны — в 3—4, а белой трясогузки — в 2—3 раза. Значительно повысилась и плотность населения мухоловки-пеструшки, чему способствовало благоприятное для этого вида изреживание густых древостоев рубками промежуточного пользования, а также привлечение этого дуплогнездника развеской искусственных гнездовий, широко практикующейся в лесах европейского центра нашей страны с середины текущего столетия.

Возведение плотин и создание на реках водохранилищ, строительство прудов и каналов существенно изменяют условия жизни обитающих здесь птиц. Затопленную зону лесные птицы вынуждены покидать и, таким образом, некогда занятая лесом территория нередко полностью исключается из их жизненного пространства. Зна-

чительные изменения экологической обстановки происходят и за пределами зоны непосредственного затопления: обычно прилегающие участки леса из-за повышения уровня грунтовых вод подтопляются, а иногда и заболачиваются. Естественно, что в таких лесах резко ухудшаются условия для размножения наземногнездящихся видов и они (тетерев, рябчик, пеночки, зарянка, обыкновенная овсянка и др.) становятся малочисленными или совсем исчезают. Резко ухудшаются и кормовые условия для видов, собирающих насекомых на лесной подстилке и в травяном покрове, — лесного конька, дроздов и др. Со временем в таких зонах подтопления гибнут не выносящие подобного гидрологического режима древесные и кустарниковые породы, а параллельно этому процессу изменяется авифауна и численность составляющих ее видов. Гибнущие деревья привлекают полчища питающихся на ослабленных деревьях насекомых (прежде всего, ксилофагов: короедов, усачей, долгоносиков и др.), что заметно улучшает кормовую базу некоторых насекомоядных птиц. Поэтому в таких местах заметно возрастает численность дятлов, синиц, пищухи. Например, при затоплении ложа Рыбинского водохранилища (что было сделано без предварительной вырубki леса) на мелководных местах возникшего водоема остались стоять отдельные группы больших деревьев, на них стали гнездиться грачи, вороны, утки и некоторые другие птицы. В зоне затопления возросла численность водоплавающих и болотных птиц. Однако для большинства лесных птиц возникшие изменения были крайне неблагоприятны, и они покинули окрестные леса, например хищные птицы, из-за резкого ухудшения кормовой базы — в окрестностях водохранилища сократилась численность мелких мышевидных грызунов.

Многообразные и очень большие изменения в фауне и населении птиц повлекли за собой создание Новосибирского водохранилища. Это водохранилище, занимающее 1070 км², заполнялось поэтапно: в 1957 г. уровень воды был поднят на 12 м, в 1958 г. — еще приблизительно на 4 м, а весной 1959 г. доведен до нормы. В результате колебаний уровня водохранилища (повышение весной с последующим падением, резко выразившихся в период заполнения) в заливаемой зоне гибло много кладок журавлей, уток, трясогузок, овсянок, варакуши и других птиц. Если до создания водохранилища в пойме Оби гнездились 150 видов, то в 1972 г. лишь 79. Большинство птиц после заполнения ложа водохранилища переселилось в ближайшие окрестности, где их численность в первые годы была резко повышенной. В районе водохранилища и его ближайших окрестностях перестали гнездиться 12 видов птиц (рябчик, белая лазоревка, длиннохвостая синица, обыкновенный соловей и др.), но

появились 6 новых (серый гусь, красноголовый нырок, гоголь и др.). Вызванные созданием водохранилища существенные изменения среды сказались на экологии почти всех местных птиц: в связи с возникшей разобщенностью удобных для гнездования мест и кормных угодий у ряда видов (серого журавля, ворона) возникли суточные миграции, водоплавающие стали гнездиться в сосновом бору, многие одиночногнездящиеся виды из-за ограниченности удобных мест стали селиться концентрированными разновидовыми группами, напоминающими колонии, участились случаи общественной защиты таких гнездовий. В целом создание Новосибирского водохранилища очень сильно сказалось на исторически сложившихся здесь группировках птиц, привело к перераспределению видов [8].

Серьезное и все увеличивающееся влияние на распространение лесных птиц приобретает такое лесохозяйственное мероприятие, как химический уход за лесом. Применяемые сейчас в наших лесах, и особенно широко на европейской их части, гербициды, арборициды, зооциды неизбежно в большей или меньшей степени отрицательно влияют на животных вообще и на птиц в частности. Из 78 ядохимикатов, применявшихся в сельском и лесном хозяйствах СССР в 1970 г., 44 были токсичны для птиц. Однако, как было признано на VIII Международном конгрессе по защите растений (1975 г.), все ядохимикаты в той или иной степени вредны для живых организмов в любой концентрации. Поэтому для химических веществ, применяемых для уничтожения живых организмов, не существует «пороговой дозы», ниже которой отрицательных последствий для биоценоза нет.

В результате отравления зооцидами, содержащимися, например, в приманках, предназначенных для мышевидных грызунов, гибли тетерева, голуби, утки, воробьиные и другие птицы. Особенно пагубно влияет на птиц распыление используемых против насекомых ядохимикатов сразу на больших площадях. По наблюдениям Дж. Дж. Хикки и Л. Б. Ханта (Hickey J. J., Haut L. B., 1960, 1961), сделанным в начале шестидесятых годов нашего века в лесах севера США, весеннее опыление еще не выгнавших листву деревьев инсектицидом ДДТ обуславливало высокую смертность зарянок (86 — 88% через 1 — 2 недели после обработки) и других мелких воробьиных птиц (смертность разных видов — от 30 до 90%). Общее количество размножившихся в это лето птиц было на том или ином участке древостоя тем меньше, чем большее количество ДДТ распылялось здесь весной. А на участках, не подвергавшихся обработке, плотность населения размножившихся птиц была в несколько раз выше, чем на опылявшихся ДДТ. Обработка ДДТ отдельных участков тайги приводила в период гнездования птиц к полной гибели гнезд, так как взрослые птицы на много дней покидали обработанный

участок. Лишь через неделю на обработанных участках регистрировались первые появившиеся птицы; зато уже через день-два после обработки обнаруживались погибшие тетерева, рябчики, голуби, мелкие воробьиные (лесной конек, славка-завирушка, рябинник, белобровик и певчий дрозды, синий соловей). Обработанные ДДТ участки леса и на следующий год слабо заселялись птицами. Так, в кедровом массиве, обрабатывавшемся 4 года подряд, насчитывалось всего 50—80 пар птиц на 1 км², тогда как на необрабатывавшемся ДДТ участке — 400—800 пар/км² [8].

Велико косвенное влияние инсектицидов и других ядохимикатов на птиц, в частности на хищных (особенно соколов и ястребов), реализуемое через воздействие на плодовитость и уровень гибели эмбрионов в яйце. Инсектициды (как и другие яды, действующее вещество которых — хлорированные углеводороды), накапливаясь в организме птиц, питающихся отравленным кормом (насекомыми, мышевидными грызунами и т. п., съевшими яд), препятствуют нормальному образованию яичной скорлупы. Поэтому тонкая скорлупа яиц, отложенных такими птицами, ломается под тяжестью наседки или от малейшего движения еще недостаточно развившегося в яйце птенца. Таким образом, неопасные для жизни взрослой птицы малые дозы яда оказываются губельны для целых популяций птиц.

Однако некоторым видам птиц (и их не так уж мало — это хищники — эврифаги, ряд растительноядных и насекомоядных видов, всеядные врановые) свойственна определенная резистентность к ядам, основанная на детоксикации чуждых химических включений в организме. Соответственно степень токсичности, побочные эффекты действия ядохимикатов на разных птиц неодинаковы, а поэтому их применение приводит к тому, что некоторые виды совсем покидают обработанные участки леса, некоторые не меняют своих территорий и поведения без всякого видимого ущерба для себя, у других на необработанные территории смещаются только кормовые участки, случается и гибель птиц. Таким образом, использование в лесу ядохимикатов приводит к нарушению сложившейся структуры орнитоценоза. Например, многократное весеннее опрыскивание инсектицидами садов вызывает резкое снижение и последующую устойчивую депрессию численности птиц.

Меньше изучено действие на птиц гербицидов и арборицидов. Имеются наблюдения, показывающие, что в обработанных химикатами участках леса несколько увеличивается смертность гнездовых птенцов, а в дальнейшем они оказываются слабее заселены птицами. Так, после обработки в 1966 г. гербицидом растительности в пойме р. Шегарки (Томская обл.) плотность населения птиц снизилась до 280 — 370 пар на 1 км², тогда как до обработки в 1954 — 1955 гг.

здесь насчитывалось 600—900 пар/км² [8]. Даже проведенная поздней осенью, когда гнездившиеся птицы уже улетели, обработка растительности незначительными дозами гербицида (0,5 — 0,7 кг препарата на 1 га), не уничтожившая кустарников, против которых велась химическая борьба, а лишь приостановившая фотосинтез растений в следующую после обработки вегетацию, обусловила, как показали наблюдения Д. Л. Бивера (Beaver D. L., 1976), заметное снижение численности птиц на следующий год. Исследования, проведенные на территории Ленинградской обл., показали, что интенсивная обработка арборицидами молодых хвойно-мелколиственных лесонасаждений, вызывающая полное усыхание деревьев и образование чистых хвойных молодняков со значительно сниженной сомкнутостью, ведет к обеднению орнитоценоза. В таких насаждениях и через 3 — 6 лет после обработки авифауна вдвое беднее, а плотность населения гнездящихся птиц в 3—5 раз меньше, чем на необработанных участках молодняков соответствующего возраста. Усыхание лиственных пород ведет к исчезновению из обработанных арборицидами участков птиц, связанных с лиственными древесно-кустарниковыми зарослями: славков, дроздов, вяхиря, соловья. Вместе со снижением сомкнутости молодняков в них возрастает разнообразие и обилие птиц открытых пространств. Таким образом, химическая обработка леса независимо от того, с какими целями она производилась, изменяет экологические условия жизни животных и тем обуславливает в определенных пределах размещение и численность лесных птиц.

Для защиты сельскохозяйственных земель от эрозии и иссушения, улучшения на них микроклиматических условий, предотвращения роста оврагов, защиты берегов водоемов и водотоков, охраны дорог от заносов в лесостепной, степной, пустынной и полупустынной зонах нашей страны широко развернуто защитное лесоразведение. В настоящее время в Советском Союзе защитные лесонасаждения занимают 5,5 млн. га. Это полезащитные и придорожные посадки, посадки деревьев и кустарников в верховьях оврагов и балок, древесно-кустарниковая растительность по ранее безлесным берегам рек и созданных человеком каналов и прудов, пескоукрепительные насаждения и отдельные рукотворные лесные массивы в безлесных территориях. Кроме этого, в СССР на песках пустынь и других бедных землях на площади почти в 10 млн. га сейчас создаются пастбищные древесно-кустарниковые насаждения. Быстрыми темпами вокруг городов и поселков, расположенных в степных и пустынных местностях, возникают древесно-кустарниковые насаждения рекреационного назначения.

Такие посадки древесно-кустарниковой растительности в безлесных пространствах представляют совершенно новую для местных условий открытого ландшафта среду обитания для животных. Заселение молодых посадок птицами начинается почти сразу после их создания и, если не изменяется специальными мероприятиями по интродукции и привлечению на гнездование отдельных видов птиц (например, развеской искусственных гнездовий, передержкой перелетных птиц, завозом яиц лесных птиц из других мест с последующей их подкладкой в гнезда местных птиц — «наседок» для инкубации и выкармливания птенцов), протекает довольно медленно.

В только что посаженных в степи (европейской части СССР) полезащитных лесополосах в первые годы (пока производится обработка междурядий, а кустарниковый подлесок еще не развит) птицы обычно не гнездятся. В 3 — 5-летних посадках, когда разовьется низкорослый кустарник, но насаждение еще очень разрежено, поселяются птицы — обитатели зарослей бурьяна (луговой чекан, садовая овсянка, а местами серая куропатка, овсянка-просянка и др.). Позже, когда кустарниковый подлесок станет гуще, а деревца немного подрастут, в молодых посадках концентрируются серые куропатки, садовые овсянки и некоторые другие наземногнездящиеся птицы, становится многочисленной выющая гнезда на кустах серая славка. Значительно позднее — ко времени смыкания крон молодых деревьев — количество гнездящихся птиц становится больше: появляются сорокопуть — жулан и чернолобый, сорока, горлица, садовая и ястребиная славки, иволга, пеночка-весничка, а за ними кукушка. Но некоторые птицы (полевой конек, овсянка-просянка) к этому времени перестают гнездиться в самих полосах и переселяются на их опушки. В полосах среднего возраста (15 — 20 лет), достигающих 6 — 8 м высоты, кроме перечисленных видов, гнездятся зяблик, серая ворона, щегол, а иногда черноголовая славка. В еще более старых лесных полосах (особенно широких), достигающих в высоту 8 м и более, в освободившихся сорочьих постройках гнездятся пустельга и кобчик, создаются колонии грачей, начинают более или менее регулярно гнездиться даже такие типичные для лесных массивов виды, как черноголовая славка. В 25—30-летних и более старых широких с густым подлеском лесополосах начинают гнездиться черный коршун, сарыч, увеличивается численность зябликов, становится обычной, а местами и многочисленной черноголовая славка, регулярно гнездятся вяхирь и сплюшка [3, 35, 41, 42, 45].

Как видно, по мере подрастания в степи полезащитной лесной полосы количество гнездящихся в ней видов птиц постепенно увеличивается, а авифауна приобретает все более и более дендрофильный характер. Однако типичные для леса птицы-дуплогнезники появля-

ются в лесных полосах сравнительно поздно: дятлы начинают гнездиться лишь после того, как деревья достигнут таких размеров, когда в стволе можно будет выдолбить дупло, достаточно вместительное для насиживания яиц и выросших птенцов. После дятлов появляются в лесополосе и другие дуплогнездники — большая синица, лазоревка, поползень, пищуха, вертишейка. В этом отношении показательна история заселения птицами полезащитных лесных полос и островного лесного массива близ г. Камышина. В 1937 г., когда наиболее старым посадкам было 35 лет, здесь было отмечено 25 видов птиц, связанных с лесом, в том числе только 2 дуплогнездника — большая синица и вертишейка [22]. С 1946 — 1947 гг. здесь были уже большие пестрые дятлы, с осени 1948 г. отмечалась парочка пищух; с 1949 г. (когда посадки достигли 47-летнего возраста) в значительных количествах появились лазоревки и впервые был отмечен зеленый дятел [45].

Наиболее старые широкие лесополосы населены типичными лесными птицами, однако авифауна их все же значительно обеднена сравнительно с естественными лесами. На гнездовании в различных степных полезащитных лесополосах всего отмечено 70 видов птиц, но обычные лишь 20—30. Если говорить об одной конкретной полосе, то, как правило, в ней гнездится менее десятка видов. При этом чем шире полоса, тем больше гнездящихся видов здесь можно встретить. Максимальное разнообразие птиц отмечается в широких полосах, где есть дуб и хорошо развиты подлесок и подрост. Плотность населения гнездящихся птиц в лесополосах (как в широких, так и в узких) довольно высока. Это обусловлено тем, что сама полоса обычно используется только как место для гнездования, тогда как корм собирается на прилегающих полях. Так, в достигших полного развития (возраст 26 — 50 лет), с хорошо выраженной ярусностью полезащитных лесополосах Волгоградской, Куйбышевской, Саратовской областей и юго-востока Украины плотность населения птиц составляет 15 — 31 пару, тогда как в молодых (6 — 9-летних) — менее 5 пар на 1 га [20, 35, 45].

Аналогичным описанному образом происходит и заселение птицами искусственных лесных массивов. Однако при заселении изолированных массивов леса в степи гнездовой консерватизм птиц нередко препятствует освоению лесными видами этих вновь образовавшихся удобных местообитаний. Так было, например, в Аскании-Нова. Здесь в течение почти 30 лет (с 1880 г., когда уже были молодые посадки леса) большие синицы и лазоревки во время осенних кочевок регулярно посещали степные лесопарки, но не гнездились в них. И только в 1919 г. выпущенная из клетки парочка больших синиц устроила в дупле первое гнездо. К осени 1922 г. в древостоях дер-

жалось 90 местных синиц. Таким же образом здесь появились и зеленушки: в 1890 г., когда древесная растительность была еще бедна, в одно из насаждений была выпущена пара птичек со слегка подрезанными маховыми перьями на крыльях. Летом они начали гнездиться, а в 1922 г., по подсчетам Н. И. Дергунова, их гнездились уже 40 пар. Зато серая славка, иволга, сорокопуты и некоторые другие воробьиные птицы из числа тех, что широко распространены в лесостепи (и которым для гнездования не обязательны условия среды, создаваемые типичной лесной растительностью), быстро заселили древостой.

В конечном итоге старые искусственные лесные массивы (Велико-Анадольский лес на юго-востоке Украины, Ленинский и Манычский в Ростовской обл. и т. п.) оказываются населены типичными лесными птицами. Например, старейший из искусственных степных лесов нашей страны — Велико-Анадольский — был заложен в 1843 г. Древесно-кустарниковая растительность этого лесного массива разнообразна: она представлена многочисленными посадками различных времен, иллюстрирующими длительный поиск наиболее подходящего для степных условий подбора пород и их соотношения в насаждениях. Сейчас в древостоях преобладают дуб, ясень, клены и ильмовые породы; в хорошо развитом подлеске, а местами и очень густом — бирючина, татарская жимолость, карагана древовидная, боярышник, бересклеты и другие кустарники. Там, где насаждения находятся в хорошем состоянии, высота деревьев первого яруса достигает 23—25 м (клен остролистный) и даже 30—32 м (дуб). Площадь этого массива — более 4 тыс. га. К нему непосредственно примыкает система полевых полос и небольших лесных участков Мариупольской агролесомелиоративной опытной станции.

Разнообразие древесно-кустарниковой растительности, возраста и состояния разных участков лесного массива, а также наличие ручья и прудов со старыми дуплистыми вязами обусловили значительное разнообразие условий обитания для животных. Поэтому и авифауна здесь относительно богата — в ней насчитывается 46 гнездящихся видов птиц, в той или иной мере связанных с древесными или кустарниковыми насаждениями [42]. Плотность населения гнездящихся птиц составляет в спелых насаждениях Велико-Анадольского леса 22—23 пар/га [35].

Однако богатство авифауны Велико-Анадольского лесного массива, по-видимому, результат относительной близости естественных (байрачных) лесов. Кроме того, из 46 гнездящихся видов более десятка (вертишейка, ушастая сова, чеглок, сойка, ястребиная славка и др.) встречаются очень редко. В целом же авифауна искусственных лесных массивов заметно беднее, чем в естественных лесах, где име-

ются все виды, встречающиеся в искусственных насаждениях. Именно ближайшие естественные леса или «аналогичные искусственным насаждениям биотопы» играют существенную роль в формировании авифауны созданных древесно-кустарниковых посадок, являясь источником их заселения птицами. Искусственные лесопосадки, отдаленные от естественных лесов, заселяются труднее. Даже в Велико-Анадольском лесном массиве большой пестрый дятел и вертишейка появились лишь после 1915 г., а сойка и черный дрозд — после 1939 г.; в парках Аскании-Нова, окруженной совершенно безлесными местами, почти до середины текущего столетия некоторые лесные птицы (например, зяблик) не смогли прочно обосноваться [42].

На состав авифауны искусственных лесных насаждений и плотность их заселения птицами существенно влияют также подбор основных образующих насаждение древесных пород, состав и степень развития кустарникового подлеска, наличие в насаждении (или в непосредственной близости от него) водоемов, а также проводимые в нем лесокультурные мероприятия (прочистки и рубки ухода, посадка новых деревьев и кустарников и т. п.). Как показали исследования и наблюдения, проведенные в безлесных территориях нашей страны, для искусственных лесных массивов, полезащитных лесополос, посадок вдоль трасс путей сообщения и т. п. специфических видов птиц нет. Заселение их происходит из соседних естественных лесов. При этом в пределах одного и того же ландшафта авифауна искусственного лесного массива беднее, чем естественных лесов, а авифауна лесополос — беднее, чем искусственных лесных массивов.

Всего на территории искусственных лесонасаждений степного ландшафта встречается 120 видов птиц [35]. Плотность населения птиц в посадках значительна. Дело в том, что в лесополосах, как и в островных массивах леса, очевидно, проявляется так называемый «опушечный» или «пограничный» эффект — возрастание численности птиц в области экотона (резкой границы между двумя биотопами).

Искусственные лесные массивы и полосы древесно-кустарниковых посадок, тянущихся с севера на юг среди безлесных пространств, привлекают весной и осенью многочисленные стаи разнообразных кочующих и перелетных птиц. Некоторые из них, находя среди древесно-кустарниковой растительности обильные в это время корма (плоды и семена, перебравшихся с полей на зимовку в насаждения насекомых и т. п.), надолго задерживаются. Не покидают искусственные посадки, пока не съедят подходящие для них плоды или семена, дрозды, свиристели, снегири, чечетки, синицы, дятлы, пищухи. Всего во внегнездовой период в степных лесопосадках встречается более 100 видов птиц (включая и тех, что гнездились здесь или посещали насаждения в поисках пищи в летнее время). В отдельные пери-

оды пролета численность птиц в посадках бывает очень высокой (до 300 особей на 1 га), особенно в тех местах, где среди искусственных насаждений или рядом с ними имеются водоемы, на которых концентрируются водные и околоводные птицы.

Перемещаясь из естественных лесов в глубь безлесных территорий по цепям защитных полос и других искусственных насаждений древесно-кустарниковой растительности, лесные птицы проникают в несвойственные для них новые места. На основной части территории СССР лесополосы заселяются европейскими птицами-дендрофилами из расположенных севернее лесов; на Северном Кавказе — выходцами из кавказских лесов. При этом проникновение в искусственные насаждения каждого вида достаточно специфично. Например, заселение взрослых лесополос Северного Кавказа птицами-дуплогнездниками и кронниками осуществляется разными путями. Как установил Б. А. Казаков, часть птиц проникает из лесов долин рек (большой пестрый дятел, длиннохвостая синица, лазоревка); часть, мигрируя весной из лесов Кавказа по «мостам» (уже сформировавшимся лесополосам), занимает «свободные местообитания» (новые древостои). Это — зяблик, зеленушка, чечевица, черный дрозд, садовая горихвостка, серая мухоловка, лесной конек и др.

Таким образом, защитное лесоразведение создает благоприятные условия для широкого распространения типичных лесных птиц за пределы свойственных им природных зон — проникновения в несвойственные им зоны степей, полупустыни и пустыни.

ГЛАВА IV



ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ В ПРИРОДЕ И В ЖИЗНИ ЛЮДЕЙ

Всесторонняя оценка роли птиц в разных лесных биоценозах, как и значение пернатых в жизни человека, — задача чрезвычайно сложная и во многих своих аспектах (например, значение птиц как переносчиков различных инфекционных заболеваний) еще малоисследованная. Тем не менее подобная оценка совершенно необходима, особенно если иметь в виду колоссальные масштабы лесохозяйственных и лесозащитных мероприятий, осуществляемых в нашей стране.

Учитывая изложенное и принимая во внимание высокую информативность такого показателя, как биомасса птиц, проследим, какую часть живого вещества составляют птицы в разных биоценозах. Оказалось, что в равнинной, богатой водоемами тундре между дельтами Яны и Индигирки биомасса (0,39—0,47 кг/га) птиц в июне составляет 0,2—0,25% общей зоомассы, а в середине июля (0,24—0,34 кг/га) — лишь 0,15%. В тундрах северо-западной части Таймыра биомасса (0,2—0,35 кг/га) птиц летом составила около 0,3% общей зоомассы. В южных тундрах низовьев Оби общая биомасса членистоногих и аннелид определена в 18—35 кг/га, а биомасса птиц — 0,05—0,15 кг/га, что составляет 0,2—0,3% общей зоомассы.

Как показали детальные исследования, запасы надземной фитомассы в тундрах составляют (в сухой массе) 1—10 тыс. кг/га, а прирост фитомассы за вегетационный сезон — 500—2000 кг/га, или в энергетических показателях 8—9 млн. ккал/га. Трансформированная же птицами энергия, равная 3—10 тыс. ккал/га в год, составила всего 0,1% первичной продукции.

В плакорных сообществах северной сибирской тайги биомасса птиц оценивалась в 0,03—0,075 кг/га, а в южной — в 0,10—0,24 кг/га, составляя соответственно 0,03—0,08% зоомассы. В ши-

роколиственных лесах и лесостепи биомасса птиц достигает 0,15 — 0,8 кг/га, что составляет в среднем менее 0,1% (чаще 0,03 — 0,06%) общей зоомассы.

В высокогорных экосистемах долины р. Кафирниган (хр. Баба-таг в Средней Азии) П. П. Второв оценил биомассу птиц в 0,05 — 0,15 кг/га, что составило 0,06—0,10% общей зоомассы (при 39 000 кг/га сухой фитомассы). Столь же низки относительные показатели биомассы птиц и в других экологических системах нашей страны (табл. 3).

3. Валовой запас надземной растительной массы и ее годичный прирост у плакорных (зональных) растительных сообществ европейской части СССР и географические изменения фауны и населения птиц

| Зоны, подзоны | Масса надземной растительности (сухая масса), т/км ² | | Показатели обилия и разнообразия птиц | | | | Трансформируется птицами (% годичного прироста)* |
|--|---|-----------------|---------------------------------------|--------|--|--|--|
| | валовой запас | годовой прирост | Число видов | | Плотность населения, пар/км ² | Биомасса (сырая масса), кг/км ² | |
| | | | гнездящихся | общее | | | |
| Тундра (кустарниково-моховая) | 300 | 120 | 100 | 80—150 | 9—13 | 0,02—0,1 | |
| Европейская тайга | 13 000 | 300 | 120 | 250 | 240—290 | 15—20 | 0,1 |
| Смешанные леса | 22 000 | 500 | 160 | 300 | 280—360 | 18—25 | |
| Широколиственные леса (лесостепные дубравы) | 26 000 | 560 | 120 | 250 | 1000—1400 | 30—50 | 0,03—0,08 |
| Степи (разнотравно-типчакowo-ковыльные, полынно-типчакowo-ковыльные, типчакowo-полынные) | 50—120 | 50—120 | 60 | 150 | 130—190 | 10—15 | |

* Прямое вычисление этого показателя из приводимых в таблице данных невозможно, так как все цифры — средние показатели из работ разных авторов.

Масса растительности и ее годичный прирост приводятся по данным Е. М. Лавренко и др. (1955).

По птицам использованы данные: Гладков, 1958; Измайлов, Боровицкая, 1967; Пузаченко, 1967; Ходашова, 1966; Равкин, 1969; Шварц, Данилов, 1972; Данилов, 1972; Danilov, 1972; Злотин, Ходашова, 1974; Данилов, 1977, и др. При вычислении средних показателей отклоняющиеся (крайние) значения опущены.

Плотность населения птиц приведена по данным учетов многих авторов в гнездовой период. Рассчитанная на основании полученных цифр общая биомасса птиц приведена без учета массы птенцов.

Таким образом, несмотря на значительное разнообразие фауны лесных птиц, их биомасса невелика, как незначительно и суммарное количество первичной продукции, трансформируемой птицами. Лишь около 0,08% энергии первичной продукции листопадных лесов Южной Польши в конечном итоге потребляется птицами. В лесостепных дубравах Тульской и в порослевых дубравах Белгородской областей за летний месяц птицы трансформировали 4—10% энергии, доступных хотящимся птицам открыто живущих беспозвоночных. Учитывая, что беспозвоночные, доступные охотящимся птицам (их биомасса была 120—260 кг/га), составляли, вероятно, не более $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ общей зоомассы и принимая во внимание уже упоминавшиеся цифры, характеризующие соотношения между зоомассой и фитомассой, можно приблизительно оценить поток энергии, проходящей через трофическое звено птиц. Они трансформируют около 0,03% энергии чистой первичной продукции дубрав.

По расчетам [4], основанным на литературных данных, в широколиственных лесах европейской части СССР птицами используется 0,06% ассимилированной растительностью энергии. Результаты, полученные в ходе специальных работ (Holms R. T., Sturger F. W., 1975), также свидетельствуют о трансформации птицами ~ 0,1% энергии, ассимилированной первичными продуцентами. Сделанные на основе подсчетов энергетической ценности потребляемого корма расчеты дают более высокое значение рассматриваемого показателя — 0,44% в дубравах и 0,09—0,14% — в сосняках (Л. Г. Апостолов и др., 1977).

В хвойных лесах этот показатель значительно меньше. Однако, например, в хвойных лесах севера Финляндии годовой поток потребленной энергии, рассчитанный на основе динамики численности птиц и литературных данных об энергообмене, составил 0,12% от чистой первичной продукции экосистемы (Alatalo, 1980).

Как видно, в потоке энергии, идущем через лесную экосистему, значение птиц мало. По-видимому, в норме малосущественна для обычного функционирования лесного биогеоценоза и непосредственная роль птиц (их прямое участие) в круговороте вещества. Но тогда получается, что значение птиц в жизни леса ничтожно? Отнюдь! Просто выяснилось, что возможности «продукционного подхода» к оценке роли одного из компонентов такой сложной экосистемы, какой является лес, не безграничны.

На неполноту оценки значимости организмов в биоценозе только по их продуктивности обратил внимание М. С. Гиляров. Дело в том, что несоответствие между массой органического вещества, потребляемого фитофагом, и растительной массой, вовлекаемой в разложение, бывает очень велико, если повреждение влечет за собой

гибель всего растения. Так бывает, например, если вредное насекомое перегрызает корни растения, или в таких случаях, как объедание хвои сибирским шелкопрядом, вызывающее гибель крупных деревьев кедра. Биоценотическое воздействие гусениц шелкопряда на ценоз несоизмеримо больше, чем «вторичная продуктивность» обгрызающих хвою гусениц, которая относительно ничтожна и как таковая в лесном биогеоценозе малопоказательна, а в хозяйственном плане представляет ненужную величину. Продуктивность не отражает реальную роль гетеротрофных организмов в биоценозе. Например, полное объедание хвои кедра гусеницами сибирского шелкопряда приводит к гибели дерева, а у лиственницы нацело уничтоженная хвоя восстанавливается. Поэтому в Сибири массовые размножения сибирского шелкопряда приводят к гибели кедровников, к вытеснению их лиственничниками.

Многочисленность подобных фактов свидетельствует об обоснованности мнения, что не столь важно получить цифровые характеристики «потока энергии» через организмы тех или иных видов, входящих в ценоз, сколько понять и всесторонне количественно оценить общие результаты влияния их деятельности на существование и продуктивность биоценоза в целом.

Итоги биогеоценологических исследований, проведенные в последние годы в нашей стране и за рубежом, показали, что в функционировании экологических систем животным принадлежит важное значение. При этом выяснилось, что роль гетеротрофов определяется не величиной их биомассы, а объемом выполняемой «биоценотической работы», которая проявляется главным образом в воздействии на условия протекания продукционных и деструкционных процессов. Установлено, в частности, что для различных групп растительноядных животных (насекомые, грызуны, копытные) величина общих зоогенных потерь (вызванных прямым потреблением вещества и косвенных потерь, обусловленных замедлением роста и гибелью отдельных поврежденных растений) в несколько раз больше количества вещества, непосредственно потребляемого в процессе питания. Например, в лесостепных экосистемах суммарные зоогенные потери первичной продукции составляют 10—20% [13]. Это уже указывает на возможность непосредственного регулирования фитофагами автотрофных процессов, т. е. в конечном итоге продуктивности фитоценоза.

Особую роль в функционировании экосистем имеют зоофаги, которые занимают самые верхние уровни трофической пирамиды. Для них установлены максимальные показатели использования органической массы: хищные и паразитические животные за год могут утилизировать всю продукцию зоомассы. Следовательно, в природных

экосистемах зоофагам принадлежат функции биоценологических регуляторов гетеротрофных процессов. Эта роль зоофагов изучена пока еще очень слабо, в то же время, несомненно, что их влияние на популяции жертв (в частности, на растительноядных животных) в конечном счете сказывается на функционировании всей экосистемы. Получены данные, что зоофаги оказывают особенно ощутимое воздействие именно на популяции фитофагов.

Участие птиц, как и других наземных позвоночных животных, в биологическом круговороте до сих пор остается одним из наименее изученных его звеньев. Это объясняется исключительным разнообразием форм воздействия позвоночных животных вообще и птиц в частности на среду обитания; большой сложностью и трудоемкостью их изучения.

РОЛЬ ПТИЦ В ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗАХ

Многообразие форм воздействия птиц на протекание биоценологических процессов, жизнь биотического сообщества (биоценоза), условно можно объединить в несколько основных групп.

1. Участие в продукционных и деструкционных процессах биологического круговорота:

непосредственное участие в воспроизводстве фитомассы (опыление растений, распространение семян, стимулирование их прорастания);

влияние на условия формирования первичной (продукции на режим минерального питания — обогащение почвы за счет экскрементов, обламывание веток при гнездостроении);

воздействие на скорость разрушения вещества растительных остатков (использование ветвей и целых растений при постройке гнезд, выдалбливание дупел; изменение режима влажности и условий разложения растительного опада и другой мертвой органики под гнездами, особенно колониальных птиц и т. п.).

2. Трансформация и перераспределение органического вещества и перенос энергии по трофическим уровням экосистемы:

потребление «чистой» первичной продукции (вегетативной массы, семян);

потребление продукции зоомассы в различных трофических цепях (насекомых — фитофагов, энтомофагов, позвоночных и пр.); создание вторичной продукции.

3. Влияние птиц на эволюционирование жертв (выборочно вылавливая по полу, возрасту, состоянию здоровья, размерам, окраске и т. п. жертвы, птицы выступают как фактор естественного отбора, способствующий становлению и преимущественному сохране-

нию определенных, обусловленных параметрами каждого лесного биогеоценоза, фенотипов¹ организмов).

Перечисленные формы участия птиц в функционировании экосистем определяются структурой их сообщества. Для понимания роли птиц в биоценологических процессах основное значение имеют следующие важнейшие характеристики структуры сообщества птиц:

количественное соотношение экологических групп, объединяющих виды с одинаковой функционально-трофической специализацией и однотипным участием в биотическом круговороте;

сезонная и многолетняя динамика численности и биомассы различных экологических групп;

размеры продукции различных экологических групп;

лабильность различных экологических групп в приспособляемости к изменяющимся условиям среды (как к климатическим и архитектонике леса, так и к пищевому обеспечению).

4. Распределение по характеру питания обычных гнездящихся в лесах центра европейской части СССР птиц

| Характер питания | Число видов* | Население**, экз/км ² | Биомасса***, кг/км ² |
|----------------------|--------------|----------------------------------|---------------------------------|
| Насекомоядные | 59 | 440,3 | 11,873 |
| Зерноядные | 20 | 22,6 | 2,501 |
| Хищные (плотоядные) | 15 | 1,5 | 0,747 |
| Смешанное (всеядные) | 6 | 6,9 | 2,254 |
| Всего | 100 | 471,3 | 17,375 |

* Редкие виды не включены.

** Результаты учетов взрослых птиц в начале июня (в среднем на лесную площадь, включая вырубку, поляны, гари, болота, дороги и просеки).

*** По преимущественному потреблению тех или иных кормов в гнездовой период.

В конечном итоге птицы могут оказывать влияние на лесной фитоценоз, используя в пищу семена и распространяя их, удобряя почву, уничтожая растительных животных и тем самым способствуя увеличению прироста деревьев и кустарников, создавая условия для жизни других организмов и т. д.

¹ Поскольку фенотип (внешние, изменяющиеся в течение жизни особи свойства) формируется на наследственной основе, преимущественное потребление тех или иных жертв обычно бывает связано и с их генотипом, т. е. с их внутренними свойствами, заключенными в наследственной основе. Таким образом, генотип (совокупность всех наследственных свойств организма) особей-жертв подвергается отбору со стороны хищника, который играет определенную роль в сохранении наиболее приспособленных форм.

Основная (как по числу видов, так и по биомассе) часть лесных птиц питается преимущественно насекомыми и другими беспозвоночными, меньшая, но все же значительная, — растительной пищей (чаще семенами и плодами). Пернатых, обычно охотящихся на рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих в лесах Советского Союза еще меньше (табл. 4).

Приведенное обстоятельство (насекомоядность большинства видов) и обуславливает повышенный интерес к птицам именно как к потребителям растительной пищи насекомых, многие из которых наносят вред лесному хозяйству или являются потенциальными вредителями.

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ПТИЦ КАК ПОТРЕБИТЕЛЕЙ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА, ПРОДУЦИРУЕМОГО В ЛЕСАХ

Самый быстрый, но и самый энергоемкий среди наземных позвоночных животных способ передвижения — полет — основное средство перемещения лесных птиц, вызывает огромную потребность в пище. Высокий уровень обменных процессов в организме птиц обуславливает значительную скорость пищеварения. Мышь, проглоченная воробьиным сычином или мелкой дневной хищной птицей, переваривается за 3—5 ч; съеденные славками, дроздами, скворцами плоды клюквы, рябины, смородины и т. п. можно найти в виде их семян в помете уже через $\frac{1}{2}$ ч; на переваривание мягких насекомых (гусениц, личинок пилильщиков, мух и т. п.) и дождевых червей у мелких насекомоядных птиц уходит обычно около часа, сильно хитинизированных (жуков, прямокрылых) — обычно 2—4 ч; лущеные семена сорняков и других травянистых растений перевариваются щеглами, чижами, снегирями примерно за 2 ч; в пищеварительном тракте у рябчика, тетерева и других куриных птиц зерна злаков, семена остаются около 6—10 ч. Столь высокая скорость пищеварительных процессов позволяет большинству видов лесных птиц наполнять желудок в течение дня по 5—8 раз. Таким образом, общее количество пищи, потребляемое в естественной природной обстановке птицами ежедневно достигает внушительных размеров. Самые мелкие наши воробьиные птицы съедают за сутки (например, желтоголовый королек массой 5—6 г) почти столько же пищи (в сырой массе), сколько весят сами; лазоревка и большая синица (массой соответственно 12 и 20 г) — 20—30%. Насекомоядная птица величина со славку (массой в 25—28 г) съедает за день паучков, гесениц, жуков и других беспозвоночных до 30% от собственной массы; зерноядная — 10—20% семян (большой пестрый дятел за зимний день

съедает 7—9 г семян хвойных деревьев, что составляет примерно 9% от массы его тела).

Особенно много едят птенцы, так как значительная часть усваиваемой пищи затрачивается на очень «ресурсоемкие» и энергоемкие процессы роста. По данным зарубежных исследователей (Kluijver, 1933, 1950; Lack D., Lack E., 1951; Ryniönen, 1939, и др.), растущие птенцы большой синицы, скворца, черного стрижа и большого пестрого дятла потребляли ежедневно от $\frac{1}{4}$ до $\frac{6}{7}$ пищи от веса собственного тела. По данным отечественных исследователей, немного больше. При этом в первую половину времени пребывания в гнезде птенцы мелких лесных насекомоядных птиц получают различных беспозвоночных в 1,1—1,6 раза больше, чем весят в это время сами; в последующую (третью) четверть гнездовой жизни — 0,8—1,0; а в последнюю — 0,7—0,5. Соответственно в гнездовой период жизни изменяется и удельная скорость роста птенцов.

Крупные птицы едят значительно меньше, чем мелкие. Объясняется это тем, что с увеличением размеров масса возрастает в третьей степени, а поверхность тела — во второй. Поэтому чем меньше птица, тем больше у нее относительная (к массе тела) теплоотдача и более высокий уровень обмена, а следовательно, и потребность в пище. Например, мелкая сова массой 150—170 г довольствуется 20 г мяса в день. Средние по размерам птицы (массой 100—300 г) обычно съедают за сутки количество пищи, не превышающее $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{7}$ массы их собственного тела. Дневная добыча средней и крупной величины хищных птиц лесной зоны, как правило, не превышает 10% массы их тела: для канюка массой 750 г среднесуточная норма пищи составляла 10—15%, у лесной неясыти массой 600 г — 13%, а царь птиц — беркут (массой около 6 кг) — довольствуется в среднем 250—300 г мясной пищи в день (что составляет всего 5—6,5% от массы его тела). И хотя, как известно, самка ястреба-тетеревятника массой около 1,5 кг может съесть «за один присест» пойманную утку-крякву (массой 0,8—1 кг), ее обычная «дневная норма» составляет около 100—150 г (массы живых птиц с перьями, костями и т. п.).

При обилии подходящей добычи, что бывает в лесах при вспышках массового размножения какого-либо вредителя, птицы начинают чаще потреблять именно его. И едят при этом больше! Если в обычных условиях канюк съедает за день 5 мышей и полевок, то в «мышинные» годы он может съесть 15 этих зверьков. При соответствующих условиях (обычной численности мелких мышевидных грызунов и вспышке их массового размножения) пустельга поедает 2 и 9 зверьков в день, ушастая сова 4 и 12 и т. д. В местах, где много легкодоступных гусениц бабочек, личинок пилильщиков, жуков и т. п., насекомоядные птицы ежедневно съедают больше пищи, чем обычно. При

опытных кормлениях подходящими для питания насекомыми, даваемыми в избыточном количестве, мелкие лесные птицы (длиннохвостая и большая синицы, буроголовая гаичка, пеночки, королек, крапивник и др.) поедали за сутки органической массы почти в 1,1—1,9 раза больше, чем весили сами.

Наконец, и это немаловажно для оценки действительной роли насекомоядных и хищных птиц в лесных биоценозах, следует иметь в виду, что в условиях массового размножения каких-то подходящих для поедания животных питающиеся ими птицы калечат и убивают значительно больше своих жертв, чем потом употребляют в пищу. Так, при обилии на отдельных участках подмосковного леса (где было много старых, поваленных ветром деревьев или прошел слабый верховой пожар) жуков (особенно крупных: усачей, хрущей) большие пестрые дятлы не поедали их целиком, как в обычные годы, а обламывали им надкрылья, отрывали голову, поедали чаще лишь брюшко. В годы высокой численности мышевидных грызунов пустельга, изредка и воробьиный сычик нередко съедали лишь голову добычи, а иногда — только расклевывали.

Благоприятные кормовые условия, складывающиеся более или менее регулярно для разных видов птиц, обуславливают усиленное размножение. Неблагоприятные — вызывают уменьшение плодовитости и высокую смертность потомства. При этом, чем более специализирована птица к питанию определенным кормом, резче колебания ее плодовитости. Стратегия приведения репродуктивного потенциала в соответствие с кормовыми условиями неодинакова у разных видов птиц, а общий результат — сбалансированность размера выводка и пищевого обеспечения — сходен. Например, в арктической тундре численность лемингов подвержена очень сильным колебаниям (до 100 и более крат). При малой их численности болотная сова откочевывает; обычно она не появляется в тундре, даже когда численность лемингов восстанавливается и достигает среднего многолетнего уровня. Лишь в годы высокой численности лемингов она появляется на местах гнездования и приступает к размножению.

Белая сова не мигрирует — остается в тундре, но при низкой численности лемингов она не размножается; в годы со средней численностью лемингов гнездится, откладывая 2—4 яйца. При высокой численности лемингов в кладках белой совы бывает до 12 яиц!

Казалось бы, птицы с их способностью к быстрому и длительному полету должны быть независимы от неблагоприятных условий (кормовых, климатических и др.), складывающихся в том или ином месте. Даже такие маленькие лесные птички, как зяблики, чижи, луговые коньки, развивают скорость 50—55 км/ч; скворцы — 70. У уток

средняя скорость полета 70—85 км/ч, серой вороны — 60—70, ястреба-перепелятника — около 50 км/ч.

Однако среднесуточная дальность полета даже во время весенних перелетов, осуществляемых наиболее быстро, невелика и обычно близка по абсолютным показателям перемещения (в поисках корма, при патрулировании занятой территории и т. п.) в гнездовое время. Так, в среднем за сутки горихвостка делает 44 км, зяблик — 50 — 75, чиж — 70, коноплянка — 80, кукушка — 80 км. Летят они не ежедневно, поэтому за один лётный день, после которого птицы отдыхают и кормятся несколько дней, они проделывают 150 — 300 км. Немногие птицы имеют большую дальность суточного перелета. Только когда на пути миграции лесных птиц встают широкие (например, водные) преграды, которые они вынуждены преодолевать безостановочно (например, Черное море от Крыма до Турции), дальность беспосадочного полета возрастает до 300—350 км в сутки. Некоторым же из наших лесных птиц, зимующим в Африке (например, дроздам-рябинникам, обыкновенным иволгам, пеночкам-весничкам), приходится пролетать над водами Средиземного моря сразу 600—750 км. Правда, есть птицы, которые без отдыха преодолевают расстояние в тысячи километров! Так, золотистая ржанка во время осенних миграций преодолевает без посадки над безбрежными водными просторами Тихого океана путь от Аляски до Гавайских о-вов — 4 тыс. км.

Способность к активному и нередко длительному полету не делает птиц свободными от условий среды того небольшого региона, в котором они живут. Дело в том, что в силу резко выраженного консерватизма в отношении территориального размещения каждая популяция большинства видов птиц живет в строго определенном районе, а жизнь каждой особи неразрывно связана с родиной (в узком смысле слова), т. е. с тем наибольшим участком, где птица появилась на свет [10]. И хотя расселение молодых птиц и имеет место, размножение обычно происходит поблизости — птицы регулярно возвращаются к месту прежнего гнездования.

Гнездовой консерватизм — причина, которая вопреки не вполне благоприятным в некоторые годы погодным условиям и обеспеченности кормами «удерживает» обычно птиц в родных лесах в пору размножения. В таких случаях у птиц резко снижается плодовитость, а многие особи вообще не приступают к гнездованию. Нечасто случающиеся крайне неблагоприятные условия (особенно кормовые) вызывают массовые выселения ряда видов птиц из своих обычных районов гнездования. И тогда их огромные стаи появляются вдалеке (часто за многие сотни километров) от родных мест. Так, кедровка, питающаяся исключительно семенами кедра, в годы неуро-

жая кедровых орешков в сибирской тайге оказывается в Поволжье, Московской, Калининской, Владимирской и др. центральных и северных областях европейской части СССР, а иногда проникает и в Западную Европу.

Неурожаи семян ели и сосны, нерегулярно случающиеся в таежных лесах СССР, вызывают, как показал А. Н. Формозов, непериодические налеты в Западную Европу клестов-еловиков и больших пестрых дятлов.

Определяемые кормовым обеспечением и климатическими условиями распределение птиц, их плодовитость и смертность обуславливают то большую концентрацию тех или иных видов в определенном месте, то их почти полное отсутствие. Таким образом, происходят изменения численности и видового состава птиц, влекущие за собой и изменение их интегрального значения, как потребителей органического вещества, продуцируемого в лесу.

Каждый вид лесных птиц в наибольшей степени приспособлен к условиям среды, создаваемым определенным древостоем, здесь наилучшее обеспечение характерными для птицы кормами, укрытиями, местами, подходящими для устройства гнезд и т. п. Но происходящие в наших лесах фенологические и погодные изменения периодически резко видоизменяют среду лесных биоценозов. Сильнее всего обычно изменяются обеспеченность кормами и условия их добывания: опавшие семена и многие плоды и ягоды оказываются под снегом; насекомые, земноводные и пресмыкающиеся уходят на зимовку в недоступные для охотящихся на них птиц места; на всю зиму скрываются под снегом мелкие грызуны. Происходящие изменения (прежде всего, кормовые, вызывающие резкое сужение кормовой базы, главным образом насекомоядных птиц) обуславливают, с одной стороны, сезонные кочевки и регулярные миграции птиц в места, обильные характерной для них пищей, с другой — сезонные изменения в питании. Так, весной и летом большой пестрый дятел в смешанных лесах европейской части Советского Союза питается исключительно насекомыми (главным образом муравьями); осенью наряду с насекомыми в его пище встречаются семена сосны и ели ($\frac{1}{3}$ содержимого желудков); зимой птицы полностью переходят на питание семенным кормом и лишь в марте начинают разнообразить свой рацион жуками (10—15% содержимого желудков), которых собирают на поверхности стволов деревьев и реже выдалбливают из под коры.

Более разнообразны сезонные изменения в питании другой обычной для таежных лесов птицы — рябчика. По данным К. И. Андреева, в центре европейской части своего ареала (в лесах Вологодской обл.) рябчик зимой питается исключительно на деревьях, поедая в основ-

ном мужские цветочные сережки, а также почки и побеги ольхи серой; сережки и почки березы повислой; цветочные и листовые почки, части многолетних побегов осины и ив; почки рябины. Реже кормится на земле (снегу), скусывая почки и побеги черники, листья кислицы. В весенний период питание рябчика становится значительно разнообразнее: наряду с продолжающимися употребляться перечисленными кормами поедаются почки черемухи, цветы и листья ив и черники, листья и бутоны рябины, молодые побеги хвоща и ранне-весенних цветковых травянистых растений, перезимовавшие под снегом семена морошки и злаков, семена ели, а также беспозвоночные. Летом птицы питаются главным образом мягкими кормами: ягодами (составляющими более $\frac{1}{2}$ рациона) черники, брусники, голубики, жимолости, плодами кислицы, малины, морошки, костяники, цветами и листьями едкого лютика, плодами осоки, лесной герани, фиалки, марьянника и других травянистых растений, семенами различных злаков, листьями черники, осины, а также беспозвоночными. Основу осеннего питания рябчика составляют сережки березы и ольхи. Кроме того, в это время они часто поедают почки березы, ольхи и осины, побеги и почки ив, почки и плоды черники, брусники и рябины, ягоды малины, плоды шиповника и черемухи, листья и плоды кислицы, побеги хвоща, листья различных травянистых растений, а также беспозвоночных.

Глухари в Московской обл. летом питаются преимущественно плодами брусники, черники и их молодыми побегами, ягодами и семенами травянистых растений. Осенью сначала собирают опавшие зерна диких и культурных злаков, едят еще зеленые осиновые листья. Поздней осенью переходят на питание исключительно сосновой хвоей и в качестве небольшого добавления ягодоподобными шишками можжевельника. Весной пищей глухарям служат перезимовавшие под снегом ягоды, молодые побеги и листья различных растений.

Четкие сезонные изменения в питании хорошо заметны и у насекомоядных птиц (рис. 16). Имеющие место у многих видов лесных птиц очень резкие смены основных объектов питания, зависящие не только от сезона, но нередко и просто от обилия тех или иных кормов в окружающей природе, лишней раз свидетельствуют об условности деления пернатых на зерноядных, насекомоядных и т. п. Кроме того, немало птиц выкармливают свое потомство иными кормами, чем потребляют сами в гнездовое время. Особенно это свойственно многим растительноядным видам (тетереву, глухарю, рябчику и другим куриным, обыкновенной овсянке, полевому и домовому воробьям), выкармливающим птенцов исключительно насекомыми, и видам, добавляющим к приносимым птенцам семенам значительные количества пауков, улиток, насекомых и других беспозвоночных

(что характерно, например, для дубоноса, снегиря, зеленушки, щегла, чечевицы). Однако всеядных птиц в наших лесах не много — к ним можно отнести врановых (например, ворону, ворона, сороку, сойку), да и то не всех. Поэтому вернее всего будет отражать реальную ситуацию представление об определенной специализации каждого вида птицы к определенному корму (или набору кормов).

Выработавшаяся в процессе длительной эволюции приспособленность птиц к добыванию определенной пищи более или менее хорошо отразилась в строении тела каждого вида. Загнутый вниз с острым крючком на конце клюв и сильные с большими когтями ноги в подавляющем большинстве случаев говорят о том, что их обладатель — хищная птица, питающаяся позвоночными животными. Долотообразный клюв, цепкая лапа в виде скобки (два пальца обращены вперед, а два — назад) и жесткий довольно короткий хвост помогают дятлам выдалбливать из-под коры насекомых, удобно и прочно устроившись на вертикально стоящем стволе дерева; а огромный (относительно размеров самой 55-граммовой птицы) с острым режущим краем клюв дубоноса позволяет так же легко раскалывать косточки вишни, как перекрещивающиеся изогнутые подклювье и надклювье клеста-еловика без труда доставать семена из-под чешуек еще не раскрывшейся шишки.

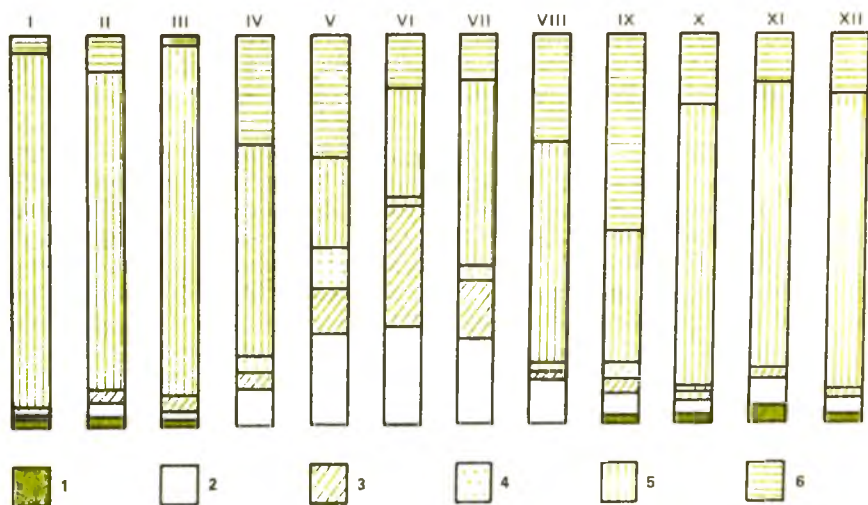


Рис. 16. Сезонные изменения в питании желтоголового королька:

1 — семена; 2 — пауки; 3 — чешуекрылые, представленные исключительно гусеницами; 4 — жуки; 5 — равнокрылые; 6 — прочие насекомые (за 100% принято общее количество пищевых объектов, найденных в желудках за данный месяц)

Разнообразие способов добывания пищи птицами очень велико; многообразны и связанные с этим особенности строения тела (органов зрения и слуха, крыльев и лап и т. д.). Но некоторым этого оказывается недостаточно. Орел-бородач, чтобы полакомиться костным мозгом, поднимается в воздух с крупной костью и бросает ее вниз, чтобы разбилась о скалы; беркут бросает с высоты на камни черепах. Африканские стервятники бомбардируют яйца страуса (толстую скорлупу которых не могут пробить ударами клюва) тяжелыми камнями.

Дятловый древесный вьюрок с Галапагосских о-вов, не довольствуясь тем, чем его наделила природа, выковыривает личинок из глубоких щелей и выдолбленных им отверстий в мягкой древесине ствола, куда не может дотянуться клювом, с помощью длинной (3—5 см) колючки кактуса, которую он берет для этого в клюв, иногда птица подолгу таскает с собой такую кактусовую колючку.

В лесу потенциальная добыча птиц — насекомые, дождевые черви, улитки и другие беспозвоночные, лягушки, ящерицы и змеи, мелкие мышевидные грызуны и довольно крупные млекопитающие — населяет все ярусы растительного сообщества (в том числе толщу лесной подстилки, живет в тканях листьев и под корой ствола и крупных ветвей). Но где бы ни жила, как бы хорошо ни маскировалась и пряталась вся эта живность, она не может укрыться от птиц. Разбившись на группы (определяемые местом и способом охоты, связанными со строением тела), каждая из которых завладевает каким-то жизненным пространством (в кронах охотятся синицы, королек, пеночки; со стволов деревьев добывают себе пищу дятлы, пищуха, поползень), птицы роются в опавшей листве, зондируют почву, внимательно осматривают травянистый покров, обыскивают кору деревьев, долбят их стволы, обследуют ветви, листья, почки и генеративные органы древесных и кустарниковых растений. Даже сумеречный и ночной образ жизни не обеспечивает безопасности бабочкам совок — охотящийся ночью после захода солнца козодой видит и ловит их безо всякого труда. На полях, лугах, в перелесках и на опушках леса, лесных полянах, пока спят ночью канюк и пустельга, охотятся ушастая и болотная совы, серая неясыть: ни покровительственная окраска днем, ни ночной образ жизни не обеспечивают безопасности мелким грызунам. Вероятно, в наших лесах нет таких позвоночных животных, представителей мезофауны и макрофауны беспозвоночных, которые в том или ином виде не служили бы пищей для какой-нибудь птицы. Семена, листья, почки, цветы, плоды, побеги, сок — все входит в рацион птиц. И даже корешки растений, если и не употребляются непосредственно в пищу, часто используются как стройматериал для гнезд.

Известный американский орнитолог Р. Т. Питерсон считает, что одна из причин многочисленности птиц заключается в том, что они способны есть буквально все — растения, насекомых, даже довольно крупных млекопитающих и, кроме того, корм, никому другому не доступный [29]. И в этом с ним нельзя не согласиться.

Из описанных особенностей экологии лесных птиц наиболее существенные для общей характеристики значения в биоценозе самых разнообразных и массовых лесных птиц — насекомоядных и растительноядных — имеют, пожалуй, масштабы их способностей в потреблении биомассы в том или ином лесном массиве.

Подвижность птиц. Птицы — самый, пожалуй, подвижный естественный враг насекомых. Эта высокая подвижность птиц обусловлена способностью к полету: необходимость компенсировать энергетические затраты, связанные с полетом, определяет огромную прожорливость птиц. Чтобы прокормиться, птицы вообще, а насекомоядные в особенности почти все светлое время суток затрачивают на отыскивание и поимку добычи. А так как пища насекомоядных птиц (насекомые) обычно рассеяна в пространстве очень неравномерно, отыскивающие ее особи находятся в беспрестанном движении. Для обеспечения суточной потребности в животном корме (5,5 г) птенец серой куропатки, в зависимости от запаса членистоногих в различных местообитаниях, который колеблется от 4,6 кг/га в долинных лугах до 0,5 кг/га в посевах зерновых злаков, должен ежедневно проходить 101 м по долинному лугу, или 174 м по сенокосным угодьям, или 254 м по злаково-клеверному пастбищу, или 557 м по ячменному полю, обработанному гербицидами (Southwood, Gross, 1969). Кормящаяся синичка-гаичка за зимний день обследует в поисках насекомых не менее 2 тыс. ветвей елей, длиннохвостые синицы, склевывая с почек и ветвей открыто сидящих мелких насекомых, осматривают за осенний день до 10 тыс. веточек березы.

Обследуя в поисках добычи деревья и кустарники, синицы ни на минуту не остаются в покое: птички беспрестанно перемещаются с места на место, осматривают трещины и щели коры, заглядывают в них с разных позиций. Кормящиеся желтоголовый королек, буроголовая гаичка, хохлатая и большая синицы делают несколько десятков перемещений в минуту. Высокая интенсивность перемещений во время поисков насекомых свойственна также пеночкам, мухоловкам, пищухам, поползням, дятлам и многим другим насекомоядным птицам.

В осенний период большинство насекомоядных птиц, собравшись в стаи, широко кочует по лесу, задерживаясь и концентрируясь там,

где лучше кормовые условия. Зимой небольшие подвижные стайки синиц, перелетая из одного участка в другой, продолжают уничтожать зимующих насекомых. Скорость перемещения таких стай колеблется от 0,2 до 1,2 км/ч, а за день стая покрывает обычно около 5—8 км. Приведенные данные показывают, что насекомоядные птицы способны достаточно детально и быстро обследовать большие площади леса, отыскивая и уничтожая насекомых, которыми они питаются.

Очень ценной (для использования в биологическом методе борьбы) особенностью птиц является способность многих видов в той или иной степени реагировать на увеличение численности (массовое размножение) какого-нибудь насекомого в лесу заметным увеличением его доли в питании. Вырабатываемые при питании массовым кормом стереотипные реакции на его отыскание и добычу, значительно повышающие эффективность всего процесса кормления, легко перенимаются не только особями одного вида, но и разными видами птиц. Это приводит к тому, что на участке, где возникает скопление корма происходит концентрация и птиц-потребителей.

Такие скопления многих видов насекомоядных птиц образуются в местах с повышенной численностью вредителей леса. Например, летом 1941 г. в молодых дубняках Воронежского заповедника появились участки, пораженные гусеницами дубовой хохлатки. М. Н. Керзина, проводившая здесь учеты птиц, отметила концентрацию дроздов, пеночек, синиц, славков, иволг и других птиц в зараженных гусеницами кварталах леса: на просеке длиной 1,5 км, проходившей через зараженный участок, было отмечено 70 особей птиц, принадлежавших к 19 видам, а на таком же маршруте в здоровом насаждении — всего 38 птиц 14 видов. Летом в очаге размножения кольчатого шелкопряда в дубовых насаждениях Бузулукского бора в период питания гусениц вредителя на 1 км пути насчитывалось 4,2 кукушек и 2 иволги, а в незараженных дубравах — 1,1 кукушек и 0,1 иволг. В очаге размножения дубовой листовертки в Изюмском лесозове Харьковской обл. летом на 1 км маршрута С. А. Шилова-Красова насчитала до 35,2 зябликов, синиц и полевых воробьев, вне очага — всего 7,2 экз. Ученые, исследовавшие в лесах юго-восточной части Западной Европы роль птиц при массовом размножении некоторых листогрызущих насекомых, показали, что плотность птиц в среднем выше в тех участках леса, где значительно больше численность вредителей: при наибольшей численности листогрызущих насекомых плотность населения птиц составила 2400 особей на 1 км², при средней — 1833, а при слабой колебалась от 278 до 1861.

Значение этой особенности насекомоядных птиц — способность концентрироваться в местах усиленного размножения насекомых —

вредителей леса — трудно переоценить. Многие исследователи даже считают, что птицы способны подавлять небольшие очаги вспышки массового размножения насекомых.

Однако роль птиц в подавлении очагов массового размножения вредителей, очевидно, ограничена именно масштабами возможной концентрации видов, потребляющих этих насекомых. Лишь немногие виды врановых (например, грач), скворцы и некоторые другие птицы способны в значительных количествах концентрироваться в обильных кормовых местах. Чаще всего — это виды, гнездовые и охотничьи участки которых территориально разобщены, и они летают за кормом на значительные расстояния.

Мелкие насекомоядные птицы (основные потребители насекомых) значительную часть года прочно связаны с определенной достаточно строго ограниченной территорией. Синичья стая (как смешанная, так и состоящая из особей одного вида) в осенне-зимний период кочует по лесу в поисках пищи, по многу раз возвращаясь к одному и тому же месту, на участке площадью в 0,25—0,5 км². Как показали наши наблюдения, в смешанных лесах под Москвой обычно на таком «охотничьем» участке стайка держится достаточно долго. Например, в октябре 1958 г. смешанная синичья стайка, состоящая из трех десятков птиц (буроголовых гаичек, хохлатых синиц, москотов, корольков, пищухи и поползня), в течение всей недели, пока велись наблюдения, регулярно регистрировалась на одном и том же участке хвойного леса площадью менее 0,2 км².

К местам сбора пищи насекомоядные птицы еще больше привязаны в период размножения. Наличие у подавляющего большинства лесных насекомоядных птиц в весенне-летнее время гнездовых участков привязывает размножающиеся пары к небольшим пространствам в лесу, препятствует значительному удалению собирающих корм особей от гнезда, а следовательно, и заметной концентрации птиц в местах массового размножения насекомых. В то же время следует отметить, что разные виды птиц в процессе поисков пищи удаляются на различное расстояние от гнезда. Поэтому и облавливаемая в процессе сбора корма площадь (охотничий участок) у гнездящихся пар разных видов неодинакова. У мухоловки-пеструшки, например, охотничий участок колеблется от 1500 до 3000—4000 м², тогда как у хохлатой синицы (имеющей сходные массу тела и размер выводка) охотничий участок составляет 12—23 тыс. м². У буроголовой гаички охотничий участок составляет 5—12 тыс. м², а у снегиря, выкармливающего птенцов в значительной мере паучками, — 30—50 тыс. м². В целом, у большинства лесных насекомоядных птиц охотничьи участки невелики. Их размерами и ограничивается свобода передвижения птиц, а также выбор пищи в период выкармливания потомства.

Средние размеры охотничьих участков некоторых видов насекомых птиц в смешанных лесах Московской обл.

| Вид птицы | Площадь охотничьего участка, тыс. м ² |
|---------------------------------|--|
| Большой пестрый дятел | 80—155 |
| Лесной конек | 5—15 |
| Белая трясогузка | 2,5—6 |
| Дрозд-белобровик | 12—15 |
| Горихвостка | 7—10 |
| Зарянка | 5—12 |
| Пеночка-теньковка | ≈ 5 |
| Садовая славка | 4—8 |
| Черноголовая славка | 6—8 |
| Желтоголовый королек | ≈ 2 |
| Серая мухоловка | 0,7—2 |
| Малый мухолов | 1,5—2,5 |
| Большая синица | ≈ 7 |
| Лазоревка | 5 |
| Московка | 4—6 |
| Пищуха | ≈ 8 |

Привязанность птиц к гнездовой территории именно в период интенсивной вегетации растений, когда растительоядные насекомые наносят наиболее ощутимый, физиологический вред, резко снижает возможности птиц как потенциальной силы, способной сконцентрироваться в местах массового скопления насекомых-вредителей и подавить возникший очаг. В то же время в очагах массового размножения листогрызущих насекомых (особенно в долговременных) настолько ухудшаются защитные условия (вместе с уничтожением листвы), что из-за разорения гнезд поврежденные участки, если их площадь достаточно велика, оказываются даже беднее населены птицами, чем здоровые древостои. Аналогичная ситуация создается и в древостоях угнетенных другими вредителями или какими-то абиотическими факторами внешней среды. Например, в Воронежском заповеднике в послегнездовой период наблюдалась значительная концентрация дятлов в местах усыхания дуба в короедных очагах, где они интенсивно кормились вредными насекомыми-ксилофагами, уничтожая их в огромном количестве. Однако во время гнездового периода численность дятлов здесь была невелика [27].

Исследования, проведенные в лесах Тувы, показали, что здесь нет концентрации птиц в очагах массового размножения сибирского шелкопряда. В кедровых лесах Прибайкалья увеличение численности птиц в очагах сибирского шелкопряда наблюдалось только в послегнездовой период; в период размножения плотность населения насекомых птиц в очагах и в незараженных сибирским шелкопрядом участках тайги была одинаковой [40].

Таким образом, несмотря на высокую подвижность, возможности птиц в перемещении к местам массового размножения насекомых, очевидно, в полной мере могут проявляться в естественных условиях лишь в период осенних и весенних миграций.

Интенсивность питания птиц. Эффективность влияния птиц на насекомых зависит от масштабов истребления первыми вторых. Размеры этого истребления определяются высокой прожорливостью насекомоядных птиц. Наглядным свидетельством прожорливости птиц является интенсивность кормления взрослыми особями птенцов. По данным А. Н. Промптова, пара больших синиц приносит корм к гнезду с 11-ю птенцами около 300 раз в сутки, горихвостки (8 птенцов) — около 450, мухоловки-пеструшки (6 птенцов) — около 500, скворцы (4 птенца) — около 200, серая мухоловка (5 птенцов) — около 400 раз в сутки. Лесной конек кормит птенцов 80—120 раз в сутки, дрозд-рябинник — 100—150, а белобровик — 120—220, овсянка — 160—300, пищуха — 240—250, черноголовая славка — 240—300, белая трясогузка — 305—345, болотная камышевка — 320—440, пеночка-трещотка — 400—480, пеночка-теньковка — 255—570, полевой воробей — около 200, длиннохвостая синица — более 400 раз в сутки [3, 33].

Обычно птицы (особенно насекомоядные) приносят к гнезду сразу несколько насекомых, и, таким образом, количество беспозвоночных, скармливаемых птенцам, приобретает внушительные размеры. Так, сорокопуты-жуланы за 10—14 ч принесли к гнезду около 150 насекомых, сойки за период суточной активности доставили птенцам более 70 крупных насекомых, длиннохвостая синица за 4,5 ч кормления дала птенцам 896 различных мелких беспозвоночных. Таким образом, за период гнездового развития птенцам приносятся многие тысячи беспозвоночных. Например, птенцам мухоловки-пеструшки, которых в гнезде обычно 5—6, за время пребывания в гнезде, т. е. от вылупления из яиц и до вылета (15—16 дней), взрослые птицы-родители скармливают более 15 тыс. беспозвоночных. Пара больших синиц приносит своему выводку более 19 тыс. различных беспозвоночных, лазоревки — 28 тыс., а полевые воробьи — более 15 тыс. Многими тысячами беспозвоночных измеряется пищевой рацион, необходимый для выкармливания птенцов и других насекомоядных птиц (табл. 5).

Прожорливость птиц велика. Общая масса корма, принесенного за сутки пяти двухнедельным птенцам взрослыми сойками, составила 170 г [20]. Таким образом, каждый птенец (с массой 117—118 г) получил примерно 34 г пищи, что приблизительно соответствует 35% массы его собственного тела. Особенно большой прожорливостью отличаются мелкие насекомоядные птицы. Желтоголовый

5. Количество беспозвоночных, уничтожаемое в процессе выкармливания выводка разными видами птиц, без учета питания птиц-родителей (Московская, Тульская, Воронежская и Волгоградская области)

| Виды птицы | Среднее число птенцов в выводке | Время пребывания вывода в гнезде, дней | Число скармливаемых птенцам беспозвоночных, тыс. экз. | Число гнезд, находившихся под наблюдением |
|----------------------|---------------------------------|--|---|---|
| Лесной конек | 4—5 | 11—12 | 4,2—6,0 | 29 |
| Овсянка | 4—5 | 12 | 6,2—8,0 | 28 |
| Зяблик | 5 | 12—13 | 6,6—8,9 | 46 |
| Серая славка | 4 | 12 | 4,5—7,0 | 16 |
| Ястребиная славка | 4 | 11—12 | 4,3—6,0 | 16 |
| Черноголовая славка | 5 | 11—12 | 6,5—7,2 | 34 |
| Соловей | 4—5 | 11 | 6,5—7,4 | 14 |
| Пеночка-трещотка | 5 | 12 | 10,7—11,8 | 31 |
| Зарянка | 5—6 | 12 | 5,0—6,0 | 17 |
| Мухоловка-пеструшка | 5—6 | 15—16 | 15,0—16,6 | 346 |
| Серая мухоловка | 4 | 13 | 6,2—7,8 | 9 |
| Большая синица | 10—11 | 16—17 | 7,8—9,5 | 29 |
| Лазоревка | 9—10 | 16—17 | 5,0—8,0 | 17 |
| Желтоголовый королек | 5—7 | 13—14 | 13,8—15,0 | 4 |
| Черный дрозд | 5 | 12 | 4,2—5,2 | 11 |
| Дрозд-белобровик | 5—6 | 11 | 3,8—4,3 | 22 |
| Дрозд-рябинник | 5 | 12 | 3,9—4,2 | 12 |
| Певчий дрозд | 5 | 12 | 3,7—4,4 | 23 |
| Полевой воробей | 5 | 14—15 | 5,7—8,2 | 183 |
| Сорокопут-жулан | 5 | 13—14 | 4,2—5,6 | 38 |
| Скворец | 5 | 18—19 | 9,0—13,0 | 23 |
| Вертишейка | 10 | 18—19 | 160—200 | 9 |

королек массой 5,5—6,5 г съедал за сутки норму, равную в переводе на сухую пищу 28% массы его тела, зарянка — 11,9 — 17,1%, дрозды — 7,3—9,8%, скворцы — около 11,9% [10].

По расчетам Т. И. Олигер, птицы в лесах Волжско-Камского заповедника ежедневно уничтожали на площади 1 км² около 10 кг беспозвоночных в дубраве, 5 кг — в березняке, около 4 кг — в сосняке.

Изучение состава поедаемых птицами беспозвоночных привело многих специалистов к выводу, что насекомоядные птицы истребляют преимущественно вредных растительноядных насекомых. Например, в 105 желудках большой синицы Д. В. Померанцевым было обнаружено 4120 вредных, 522 безразличных и только 24 полезных насекомых. У 700 птиц, добытых в Мурманской обл., вредные насекомые (клопы, цикадки, медвяницы, тли, щелкуны, древесинники, листоеды, усачи, короеды, долгоносики, чешуекрылые, пилильщики, галлицы,

рогохвосты) были обнаружены в 498 желудках, а полезные (сетчатокрылые, жужелицы, орехотворки, осы, шмели, муравьи) — только в 202 [27]. При этом, как правило, в каждом отдельном случае вредители, например короеды, листоеды, долгоносики, гусеницы бабочек и т. п., поседались в несравненно большем количестве, чем полезные насекомые. В желудках 61 вида птиц лесостепных дубрав было обнаружено 6316 экз. вредных, 182 безразличных и только 704 полезных беспозвоночных (не считая муравьев) [26].

Количество поедаемых птицами вредных насекомых может быть очень велико. Известный советский орнитолог Л. А. Портенко отмечал, что в желудке одной кукушки было найдено 173 гусеницы, а у другой — 12 майских жуков, 49 гусениц монашенки и 88 гусениц походного шелкопряда [32]. По данным опыта, поставленного в естественных природных условиях, две большие синицы за 45 мин уничтожили 12 (из 80) бабочек дубовой хохлатки (15%), приколотых к стволу дерева; пара полевых воробьев за 1,5 ч склевала 17 (из 30) майских хрущей (56%); две горихвостки за 3 ч унесли 22 (из 40) гусениц дубовой хохлатки.

В желудках птиц находят огромное количество насекомых. Например, в желудке черного дятла, добытого в Латвии, было обнаружено 913 жуков и их личинок; в желудке дятла того же вида, отстрелянного на Кольском п-ове, оказалось более 475 жуков; а в желудке трехпалого дятла содержалось свыше 120 различных личинок ксилофагов. Если учесть высокую скорость переваривания пищи взрослыми насекомоядными птицами, которые в течение дня успевают наполнять желудки по 5—7 раз, то станет очевидным, что интенсивность питания взрослых особей не ниже, чем у птенцов.

Активность птиц в добывании и потреблении пищи имеет сезонный характер. Изменения этой активности связаны для подавляющего большинства лесных птиц с необходимостью переключаться с одного вида корма на другой в зависимости от сезонных колебаний его обилия в природе. В разные сезоны заметно изменяется потребность птиц в тех или иных кормах, а также общее количество потребляемой пищи. Таким образом, активность птиц в питании имеет циклический характер.

Регулятором цикла периодических явлений в жизни высших (теплокровных) позвоночных животных служит состояние энергетического баланса организма. Цикличность накопления и расходования энергетических ресурсов в организме проявляется внешне в виде колебаний массы тела.

Если внимательно посмотреть на графики, отображающие колебания средней массы тела некоторых лесных птиц (рис. 17, 18 и 19), нетрудно заметить, что при всей специфике этих колебаний у разных

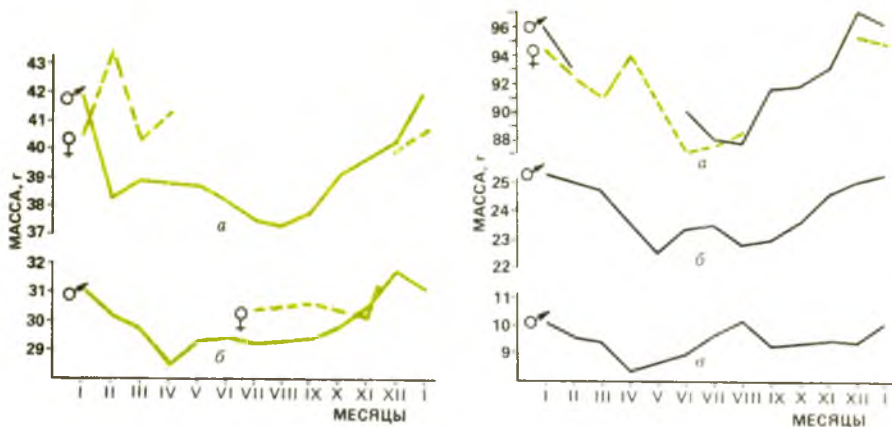


Рис. 17. Сезонные изменения массы тела:
а — клеста-еловика; б — обыкновенной овсянки

Рис. 18. Сезонные изменения массы тела древеснолазающих птиц:
а — большого пестрого дятла; б — обыкновенного поползня; в — пищухи

видов в течение года имеется определенная связь между массой тела птицы и температурой воздуха в лесу. Летом птицы весят меньше, чем зимой.

В очень грубом приближении изменения массы тела у наших лесных птиц (во всяком случае, обитающих в центре европейской части СССР) можно объяснить так.

Конец зимы — начало весны. Оседлые птицы начинают готовиться к размножению. Они затрачивают много времени на брачные игры, образование пар и т. п. (что вызывает повышенные траты энергии). Меньше времени остается на питание. В это время они заметно теряют в массе. Зимовавшие птицы, наоборот, готовятся в это время к миграции к местам гнездования, а поэтому усиленно питаются. От этого в их теле происходит накопление энергетических ресурсов (жира) и, как следствие, увеличивается масса.

Весна — начало лета. Основную часть времени птицы затрачивают на постройку гнезд, охрану гнездового участка, насиживание яиц и выкармливание птенцов, что требует значительных трат энергии. Естественно, что у птиц-родителей все внимание поглощено этими заботами и они мало уделяют времени на собственное питание, отчего сильно худеют (вообще, они и не нуждаются в энергетических запасах в виде подкожного жира, которые в это время у них минимальны).

Середина лета — осень. Повышенная потребность птиц в пище, связанная с необходимостью восстановить истраченные в период размножения энергетические ресурсы (а для мигрирующих накопить энергетические запасы для перелета), совпадает с обилием пищи в это время. Птицы усиленно питаются, и масса их быстро возрастает

(в результате накопления жировых запасов в организме). Имеющееся исключение подтверждает правило. У клестов минимум массы падает именно на конец лета, что связано с почти полным отсутствием в этот период их основного корма — семян ели и сосны.

Осень — зима. В этот период в организме птиц происходит повышенная трата энергии, расходуемой на поддержание определенной температуры тела (осуществляемого в условиях зимних холодов), что вызывает усиленное питание. Поэтому птицы почти все светлое время суток затрачивают на отыскивание пищи (других более важных забот в это время у них нет). Масса тела у птиц в этот период резко возрастает, что является необходимым условием перенесения пониженных температур — чем толще под кожей слой жира, тем птице теплее. Но главное — энергетические запасы необходимы для гарантированного поддержания постоянной и высокой (около 42°C) температуры тела долгой зимней ночью.

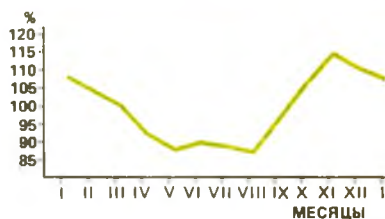


Рис. 19. Динамика колебаний массы тела (% к среднегодовой) рябчика

Изменения массы тела у наших самых обычных лесных птиц — синиц (большой, хохлатой, гаички) вполне укладывается в приведенную выше схему, однако имеют и свою специфику. Особенностью изменения кривой, отражающей колебание массы тела этих птиц, является довольно значительное ее снижение начиная с августа (рис. 20). Полевые наблюдения за их поведением в природе показали, что начиная с конца августа, после окончания линьки (когда стоят погожие дни «бабьего лета»), птицы вдруг начинают делать попытки петь. Они гоняются друг за другом, заглядывают в дупла и, вообще ведут себя так же, как и ранней весной. Естественно интенсивность поисков пищи в этих условиях понижается (рис. 21), что и приводит к падению массы тела. С наступлением морозов (под Москвой, где сделаны наблюдения, в конце октября — ноябре) пение у синиц прекращается, а интенсивность поисков пищи резко увеличивается (рис. 22); начинает возрастать и масса тела. В это время птицы затрачивают на поиски пищи большую часть дня: из встречающихся на экскурсиях птиц процент занятых кормлением больше в середине зимы, чем в другое время года. Наконец, зимой птицы перестают питаться и устраиваются на ночлег позднее (относительно времени захода солнца), чем в другие периоды года, что, по-видимому, необходимо, так как они вынуждены искать пищу до последней возможности.

Если птицы зимой ищут пищу столь интенсивно, то они должны и сильнее набивать свои желудки пищей! Так ли это? Как показали исследования в подмосковных лесах, количество пищевых объектов в желудках желтоголовых королек зимой было большим, чем

летом. Так, с декабря по февраль в одном желудке в среднем находили по 69 пищевых объектов (насекомые, паучки, семена), весной — 32, летом — 13, осенью — 39. При этом максимальное число беспозвоночных и семян, приходящихся на один желудок, было в январе (в среднем более 100), а минимальное — в июле (8). В связи с тем что королюшки интенсивнее кормятся зимой, чем в летний период, резко изменяется по сезонам года и общая биомасса потребляемой ими пищи (рис. 23).

К сожалению, мы не располагаем данными об изменении биомассы съеденного корма насекомоядными птицами в разные сезоны года. Для хищных птиц такие данные получены Дж. и Ф. Крайхед (J., F. Craighead, 1956): на севере США зимой крупные пернатые хищники (филин) съедают за сутки добычу, соответствующую в среднем 10% массы собственного тела; средние (ястреб-тетеревятник, луни) — 15—20%; мелкие (перепелятник, совки) — 25%. Летом биомасса потребляемой пищи снижается, составляя соответственно для крупных — 7—8%, средних — 10—15 и мелких пернатых хищников — 18—23%.

Таким образом, интенсивность питания птиц сильно изменяется по сезонам года, что не может не отражаться на масштабах уничто-

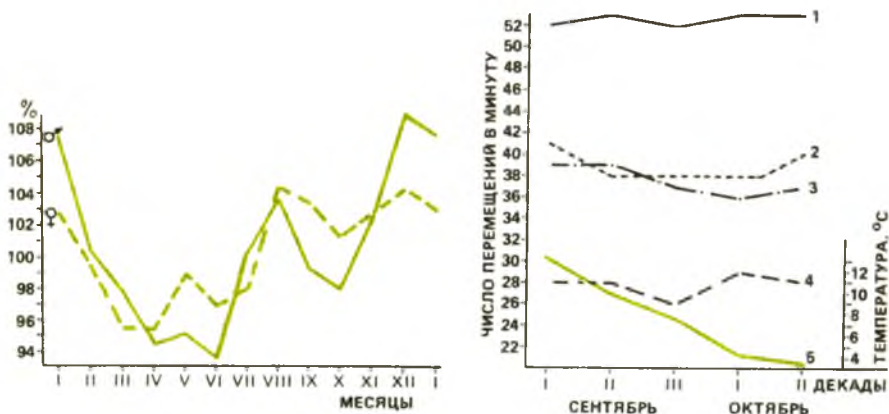


Рис. 20. Сезонные изменения относительной массы тела (% к среднегодовой) у синицы (большой, хохлатой и буроголовой гаички) в смешанных лесах Московской обл.

Рис. 21. Изменение числа перемещений (на лапах ели) кормящихся в хвойном лесу птиц осенью:

1 — желтоголовый королек; 2 — буроголовая гаичка; 3 — хохлатая синица; 4 — большая синица; 5 — температура воздуха в 12 ч (средняя за декаду)

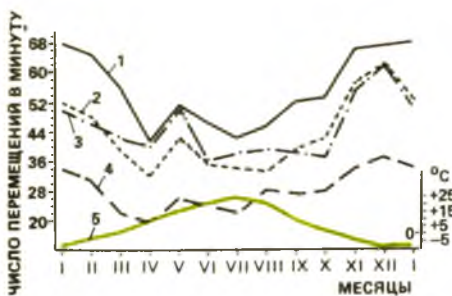


Рис. 22. Изменение числа перемещений (на лапах ели) кормящихся в хвойном лесу птиц в разные сезоны года:

1 — желтоголовый королек; 2 — буроголовая гайка; 3 — хохлатая синица; 4 — большая синица; 5 — температура воздуха в 12 ч (средняя за месяц)

Рис. 23. Сезонные изменения средней массы содержимого желудка королька в хвойных лесах Московской обл.

жения ими кормовых запасов в лесу. Поэтому и биоценотическое значение одних и тех же видов птиц в разные сезоны оказывается различным.

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПТИЦ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ОГРАНИЧЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ

В широко разрабатываемом и внедряемом в практику биологическом методе борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства птицам отводится не последнее место. Один из способов биологического регулирования численности растительноядных насекомых — использование лесных птиц. В настоящее время принято считать, что большинство насекомоядных птиц приносят пользу уничтожением насекомых, вредных для лесного и сельского хозяйства. Способность же птиц в той или иной мере концентрироваться в местах массового размножения каких-либо насекомых делает их важным биологическим фактором, ограничивающим, как обычно думают, численность вредителей.

Деятельность насекомоядных птиц в этом направлении можно иллюстрировать рядом примеров. Участки леса, особенно обильные птицами, значительно слабее повреждаются насекомыми-фитофагами. Классическим в этом отношении стало наблюдение, сделанное еще в начале нашего столетия на территории Центральной Европы. Там, в лесах, лежащих к северу от Эйзенаха (ГДР), все буки на большом пространстве были в 1905, 1914, 1921 и 1922 гг. объедены гусеницами краснохвоста. Заражение

распространилось до лесов Зеебаха, где Берлепш организовал массовое привлечение и охрану птиц. В этом лесу были повреждены только опушки, так что защищенный птицами участок явился как бы зеленым островом среди безлиственных соседних районов, причем поврежденные и неповрежденные участки леса находились друг от друга иногда на расстоянии всего каких-нибудь 100 м.

Другой пример. В дубовых лесах Буденского озера на протяжении 25 лет деревья повреждались дубовой листоверткой и зимней пяденицей. Количество гусениц было столь велико, что листва на дубах уничтожалась на 100% и деревья должны были выгонять ее вторично. За 10 лет не было ни одного урожая желудей. Обращало внимание отсутствие певчих птиц. С 1933 г. началось привлечение насекомоядных птиц путем развешивания искусственных гнездовий. По мере увеличения количества птиц интенсивность поражения листвы сокращалась. В 1949 г. был первый и очень обильный урожай желудей. Усилился годовой прирост дубов. Листва дубов повреждалась не более чем на 15—20%.

Профилактическая роль птиц была хорошо показана еще в самом начале текущего столетия русским ученым В. Н. Шнитниковым, по наблюдениям которого в бывшей Минской губернии в годы массового размножения майских жуков, когда многие деревья усыхали и стояли совершенно обнаженными, роща в усадьбе, где была огромная колония грачей, оставалась неповрежденной, так как в течение ряда лет личинки жуков истреблялись птицами.

Значительное количество подобных фактов, иллюстрирующих способность насекомоядных птиц уменьшать вредоносную деятельность растительноядных насекомых, описывается и другими исследователями. В то же время ученый-орнитолог из ГДР Брунз считает, что, хотя в настоящее время накоплены многочисленные сведения о количественном и качественном составе пищи птиц в разные сезоны, имеется мало данных о том, какую часть населения (популяции) насекомых уничтожают насекомоядные птицы. О необходимости проведения точных исследований по выяснению фактического значения насекомоядных птиц в уничтожении насекомых говорят и пишут многие другие исследователи. Они считают, что для дальнейшей разработки путей использования насекомоядных птиц в биологическом методе борьбы необходимы теоретические обоснования, базирующиеся на точных исследованиях.

Орнитологические работы в этом плане проведены, главным образом, в направлении изучения питания отдельных видов птиц. Значительно меньше проведено исследований по выявлению влияния насекомоядных птиц на численность какого-нибудь вредителя (или группы вредителей) в очаге массового его размножения. При этом все внимание исследователи сосредоточивали на вредителе, давшем «вспышку», а потребление насекомоядными птицами другой, большей части пищи оставалось в стороне; или же выяснялось влияние одного или нескольких видов насекомоядных птиц на популяцию какого-нибудь одного или нескольких близких видов насекомых-вредителей,

например влияние дятлов на численность личинок некоторых живущих под корой деревьев насекомых (ксилофагов).

Исследований по суммарной оценке воздействия насекомоядных птиц на численность насекомых вне «очага» проведено немного. Мало еще сделано попыток оценить действительное влияние птиц на колебания численности насекомых, которых они поедают.

Поэтому, несмотря на то что «полезная» деятельность насекомоядных птиц, в целом, не подлежит сомнению, вопрос о «месте» и «роли» в биоценозе каждого вида далеко еще не ясен.

Биоценотические связи лесных птиц со средой их обитания крайне сложны и разнообразны. К ним относятся прямые и косвенные трофические, топические, форические и фабрические связи. Вся эта сложная гамма связей и обуславливает богатство и разнообразие взаимоотношений отдельных компонентов сообщества организмов, обитающих в том или ином участке леса. Видоизменение любой из присущих биоценозу связей привело бы к изменению или даже полному распаду всего сообщества. Однако значение каждой из этих связей для жизни биоценоза неравнозначно. Пищевые взаимоотношения — основные в сообществах: любой гетеротрофный организм может существовать лишь за счет других гетеротрофных или автотрофных организмов. Питание играет ведущую роль и в жизни каждой птицы, и в существовании их объединений — орнитоценозов.

В процессе питания птицы вступают в наиболее тесные прямые и косвенные связи как друг с другом, так и с окружающей их лесной средой. Трофические связи слагающих сообщество организмов лежат в основе важнейшего свойства экосистем — круговорота вещества и потока энергии. Именно трофические связи в первую очередь объединяют отдельные компоненты биоценоза в единое целое. Знание трофических связей — ключ к пониманию внутренних механизмов, лежащих в основе жизнедеятельности любой экосистемы. Поэтому изучение трофических связей птиц — важнейшая составляющая, позволяющая вскрыть и понять их значение в лесах.

Познание трофических связей между организмами имеет существенное практическое значение, определяемое местом биологического метода борьбы с вредителями лесного хозяйства, в комплексе биотехнических мероприятий, направленных на повышение продуктивности лесов. Чтобы получить нужный эффект, используя птиц для сдерживания нарастания численности вредителя или подавления уже существующего очага, необходимо реализовать это мероприятие на основе знания места и роли птиц как одного из звеньев сложной цепи трофических связей в биоценозе. Поэтому для успеш-

ного, эффективного результата от использования птиц в том или ином лесном массиве необходимы прежде всего всесторонние знания об их питании растениями и животными. Трофические связи очень лабильны и могут сильно изменяться в зависимости от условий среды. Анализируя трофические связи птиц, необходимо также тщательно учитывать фактор времени, так как в разные сезоны питание птиц часто меняется кардинальным образом.

Однако, кроме выявления места и значения птиц в трофических цепях в том или ином лесном биоценозе, существует и другая, не менее сложная задача. Это выяснение причин и закономерностей пищевых предпочтений птиц, которые в немалой степени определяют распространение их по разным лесам и размещение в пределах каждого лесного массива. Почему данный вид ест это, а не другое; что в поедаемой пище важно — существенные для эколога вопросы. Ответы на эти вопросы позволяют понять роль той или иной пищи как экологического фактора в жизни птиц.

Изменение трофических связей насекомоядных птиц в лесу в зависимости от условий среды. В обычных условиях (свойственных для птицы) состав кормов, потребляемых каждым видом вполне специфичен и определен. Давно уже убедительно показано, что птицы выбирают свою, характерную для каждого вида, пищу из того обилия и разнообразия ее, которое имеется в окружающей среде. Однако для многих видов известны изменения состава пищи по годам, сезонам; известны географическая изменчивость питания отдельных видов и, наконец, индивидуальная. До последнего времени почти не обращалось внимания и совершенно не учитывались изменения в составе поедаемых кормов, вариации в соотношениях отдельных компонентов потребленной пищи, определяемые (незначительными, как казалось) отличиями условий окружающей птицу среды.

Таким образом, как бы само собой разумеющееся, предполагалось, что состав поедаемых птицей кормов и их соотношение будут одинаковыми в еловом, хвойном и смешанном лесу. Детальный анализ потребляемой одним и тем же видом птицы в разного состава древостоях пищи выявил значительные изменения трофических связей в разных лесных биоценозах.

Зависимость питания птиц от места и условий сбора корма. Как выяснилось, состав кормов, поедаемых птицей в разных по составу древостоя участках одного и того же лесного массива, различен. В мелколиственном лесу под Москвой птенцы лесного конька в июне выкармливались главным образом пилильщиками и пауками. В это время в том же лесном массиве в гнезда, расположенные на зарастающей вырубке, приносились исключительно прямокрылые, которые, будучи обитателями открытых пространств, были здесь

более многочисленными, чем в глубине мелколиственного леса. Различия в составе пищи птенцов из этих двух биотопов были столь велики, что из 21 вида членистоногих, встреченных в питании, лишь 1 (бабочки совки) — оказался общим. Соответствующее сравнение питания птенцов лесного конька в гнездах, находившихся на опушке хвойного леса у возделываемых полей, с кормом птенцов, гнезда с которыми находились в мелколиственном лесу, показало, что из всех пищевых компонентов, встреченных в обоих случаях, около 80% специфичны для питания в каждом биотопе и лишь немногим более 20% встречаются в обоих случаях.

Сравнение состава кормов, потребляемых птенцами хохлатой синицы, также свидетельствует о зависимости их питания от состава древостоя, в котором находится гнездо. Так, Ч.Б. Тима подметил, что в Латвии в пище птенцов из соснового леса семена сосны являются наиболее обычным и массовым кормом, который встречается даже в рационе у однодневных птенцов. В гнезде хохлатой синицы, находящемся недалеко от обширных водоемов, пища птенцов, по наблюдениям И. В. Покровской и С. В. Герда, на 8,2% состояла из водных организмов — личинок стрекоз. В составе же пищи гнездовых птенцов из хвойных лесов Подмоскovie как семена сосны, так и водные беспозвоночные совершенно отсутствовали, а основу питания составляли пауки, бабочки и жуки. Различия в питании птенцов одного и того же вида из разных лесных биоценозов были отмечены и у ряда других насекомоядных птиц.

Однако все сказанное относится в полной мере к видам, пользующимся небольшим охотничьим участком, находящемся, как правило, в пределах одного биотипа. Виды птиц, собирающие корм для птенцов с относительно большой площади, далеко отлетающие от гнезда за кормом в процессе поисков пищи, могут перемещаться из одного биотопа в другой. В последнем случае состав корма, приносимого к гнезду, будет довольно значительно варьировать в зависимости от того, в каком биотопе он собирается. Так, снегирь большую часть корма собирает в лесу и в этом случае птенцам приносит семена кислицы, ели и сосны, а также пауков; но иногда корм собирает на опушке или на лесной полянке — в этом случае преобладают семена луговых растений (манжетки, мшанки, злаков).

Различия в питании особей одного и того же вида из разных биотопов наблюдаются и у взрослых птиц. Так, у добытых одновременно в различных участках одного лесного массива Московской обл. взрослых лесных коньков в желудках птиц из мелколиственного леса совершенно отсутствовали семена, тогда как в желудках экземпляров из хвойных — они были обычны. Набор кормов, употребляемых в пищу буроголовой гаичкой, в разных биотопах так же

далеко не однороден: в желудках особей из мелколиственного леса было значительно больше долгоносиков и двукрылых, чем в желудках птиц из хвойного (рис. 24); кроме того, виды долгоносиков, поедаемые в хвойном лесу, были иные, чем в мелколиственном. На юге ГДР основу питания мухоловки-пеструшки составляли: в сосняках — пауки, в буковом лесу — двукрылые, в дубравах — бабочки и их гусеницы. Изменения состава кормов, потребляемых взрослыми особями в разных типах леса, отмечены и у большой синицы (рис. 25), а также ряда других видов птиц.

Выборочность в питании и ее роль в жизни птиц. Указанные изменения в составе пищи, потребляемой птицами, в зависимости от особенностей места ее сбора, наталкивают на вопросы, каковы вообще пределы этих изменений и как эти изменения сказываются на положении данного вида птицы в трофической цепи и ее значении в биоценозе?

Значительная пластичность в питании большинства видов птиц (особенно насекомоядных) позволила некоторым ученым прийти к идее о «пропорциональной поедаемости». В пользу такого предложения как будто свидетельствует и способность птиц быстро переключаться с одного вида корма на другой (более обильный) в зависимости от колебаний численности добычи в окружающей среде. Однако существенные различия в составе кормового режима у большинства видов птиц, питающихся даже в сходных условиях,

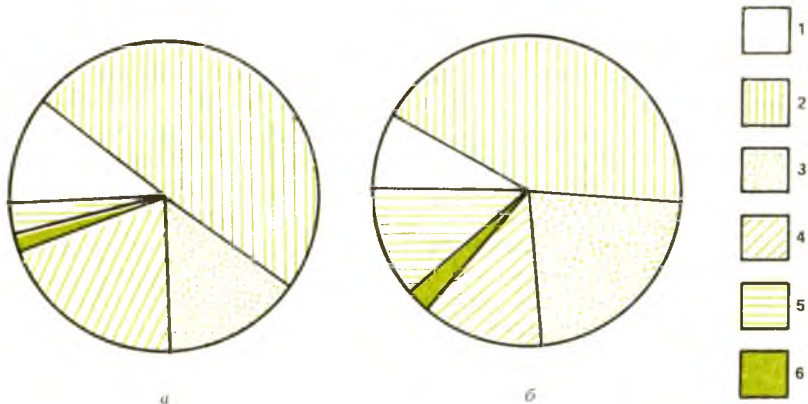


Рис. 24. Состав кормов, %, потребляемых взрослыми буроголовыми гаичками в разных условиях Московской обл. (август — сентябрь):

a — в хвойном лесу (в 11 желудках обнаружено 89 пищевых объектов); *b* — в мелколиственном лесу (в 10 желудках обнаружено 105 пищевых объектов); 1 — пауки; 2 — равнокрылые; 3 — жуки; 4 — чешуекрылые; 5 — прочие насекомые; 6 — семена

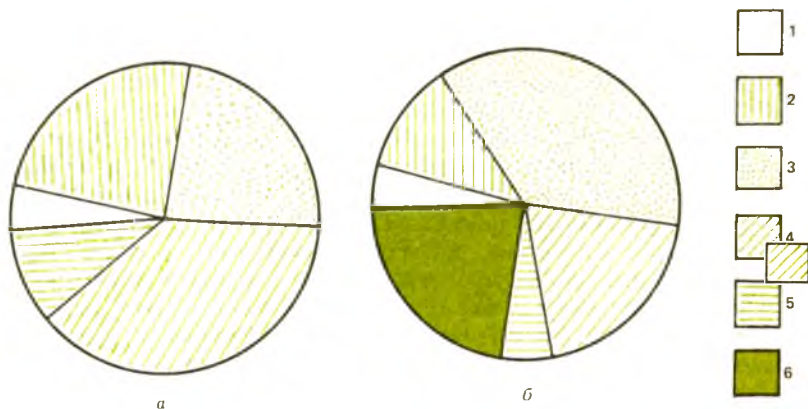


Рис. 25. Состав потребляемых кормов, %, взрослыми большими синицами в разных условиях Московской обл. (август — сентябрь):

a — в мелколиственном лесу (в 5 желудках обнаружен 101 пищевой объект); *b* — в хвойном лесу (в 5 желудках обнаружено 86 пищевых объектов); 1 — пауки; 2 — равнокрылые; 3 — жуки; 4 — чешуекрылые; 5 — прочие насекомые; 6 — семена

говорят против упомянутого предположения, и, как показали многочисленные исследования, специализация в выборе пищи является весьма характерной.

Тем не менее в разных биоценозах одни и те же виды птиц поедают более или менее отличающийся набор кормов и, таким образом, в зависимости от условий среды оказываются в разных местах трофических цепей (поедая чаще семена, или насекомых-фитофагов, или хищных насекомых и т.д.), что обуславливает и изменение их значения как компонентов экосистем. Иными словами, в разных условиях одни и те же птицы оказывают различное воздействие на фитоценоз. Высказанное положение может быть изложено и так: в зависимости от условий среды птицы оказываются то более, то менее полезными для леса (лесного хозяйства). Что не совсем, конечно, точно.

Как видно, вопрос о значении птиц в разных условиях имеет не только теоретический интерес. Поэтому для иллюстрации зависимости трофических (и некоторых других биоценологических) связей от условий лесной среды рассмотрим итоги соответствующего изучения широко распространенной в лесах нашей страны и в массе заселяющей искусственные гнездовья мухоловки-пеструшки.

Проведенные в разнородных по составу древостоя участках лесного массива, расположенного в 40 км западнее Москвы, иссле-

дования показали, что состав кормов, приносимых птенцам взрослыми птицами, неодинаков в гнездах из разных мест. Так, количество гусениц бабочек максимально в лиственном лесу, а там, где господствуют хвойные породы, птенцы получают этот важнейший компонент пищи в значительно меньшем количестве (рис. 26). Личинки пилильщиков, жуки-мягкотелки (обладающие нетвердым хитиновым покровом), а также некоторые обладающие мягкими покровами двукрылые (толкунчики, бекасницы, ктыри и др.) тоже приносились птенцам в лиственном лесу чаще, чем в хвойном.

Таким образом, мягкие, хорошо усваиваемые корма, которые наиболее пригодны для выкармливания, в среднем оказываются представленными в пищевом рационе птенцов из лиственного леса почти вдвое большим количеством, чем в хвойном. Напротив, потребление птенцами жуков, обладающих прочными покровами, максимально в хвойном лесу и очень невелико в лиственном. Так, жужелицы составляют около 1% в пище птенцов из хвойного леса, но совершенно отсутствуют в рационе птенцов из лиственного леса. Обладающие очень твердым покровом проволочники и личинки некоторых жужелиц встречались только в корме птенцов из хвойного леса. Стафилины, щелкуны, долгоносики и другие жуки также были

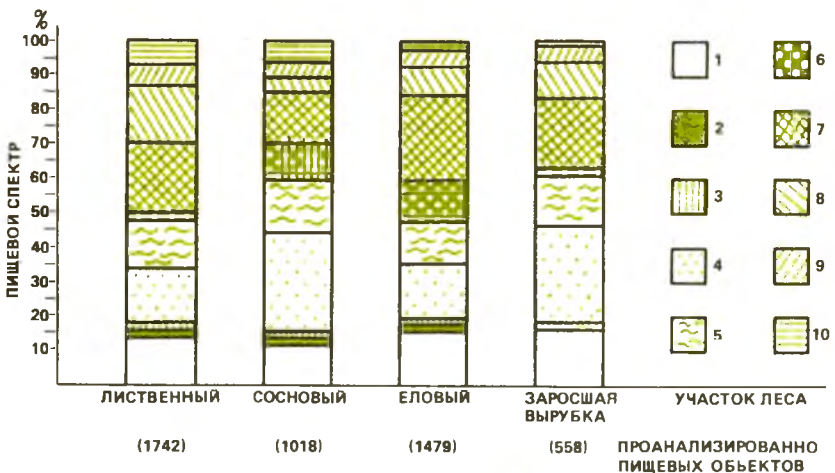


Рис. 26. Пища птенцов мухоловки-пеструшки на разных по составу древостоях участках леса, Московская обл. (июнь):

1 — пауки; 2 — многоножки; 3 — полужесткокрылые; 4 — жуки; 5 — личинки пилильщиков; 6 — прочие перепончатокрылые (преимущественно муравьи); 7 — двукрылые; 8 — гусеницы; 9 — имаго чешуекрылых; 10 — прочие беспозвоночные

обильнее представлены в пище птенцов из хвойного леса. Та же картина наблюдается и в потреблении птенцами многоножек, крупных, обладающих жесткими покровами двукрылых (слепни, тахины), имагинальных фаз развития большинства перепончатокрылых. Обращает на себя внимание очень резкая разница между количеством муравьев, потребляемых в лиственном и хвойном лесу: процент муравьев в пище птенцов из лиственного леса почти в 10 раз ниже, чем из хвойного; при этом, например, в ельнике потребляются в значительном количестве даже взрослые рабочие муравьи-древоточцы.

Таким образом, жесткие, мало пригодные для питания птенцов мухоловки-пеструшки беспозвоночные оказались представленными в корме птенцов из хвойного леса в значительно большем количестве, чем в лиственном. Следовательно, в лиственном лесу при прочих равных условиях птенцы получали более питательную и легкоусвояемую пищу, чем в хвойном, где, по-видимому, за недостатком более подходящей пищи взрослые птицы вынуждены были приносить к гнезду малопригодных для питания птенцов, жуков, муравьев и т.п.

Жуки, крупные жесткие мухи и перепончатокрылые, многоножки, проволочники и другие насекомые с твердым покровом являются малопригодной пищей для птенцов, а гусеницы бабочек, личинки пилильщиков, жуки-мяготелки и некоторые мухи — «излюбленной» пищей. Это можно заключить хотя бы из того, что в желудках птенцов, вскрытых через час после кормления, гусеницы и личинки пилильщиков переваривались полностью, тогда как имаго жуков сохранялись. Кроме того, жуки не менее чем на $\frac{1}{2}$ состоят из неперевариваемых в желудках птенцов надкрыльев, груди, головы и пр., выбрасываемых из пищеварительного тракта в малоизмененном виде. Почти то же наблюдается и при потреблении птенцами многоножек, муравьев, тахин, слепней, крупных наездников. Наконец, птенцы, особенно сытые, во много раз чаще отрывают положенную им в рот взрослыми птицами пищу, если она состоит из грубых, твердых объектов (жуков, муравьев, слепней, некоторых перепончатокрылых и т.п.), чем состоящую из мягкой (жуков-мяготелок, ктырей); а случаи отрывания гусениц и личинок пилильщиков вообще крайне редки. Видимо, в силу последнего обстоятельства в гнездах с птенцами мухоловки-пеструшки старше 5 — 8-дневного возраста всегда валяются мертвые жуки, слепни, многоножки и другие «жесткие» беспозвоночные. Гнезда с птенцами младших возрастов — чистые, так как в этот период взрослые птицы приносят им более нежную, мягкую пищу, состоящую преимущественно из гусениц, личинок насекомых, пауков и «мягких» двукрылых.

Поскольку интенсивность кормления птенцов мухоловки-пеструшки в разных участках лесного массива была приблизительно одинаковой (табл. 6), птенцы в лиственном лесу реально получали значительно больше пищи (основная ее часть состояла из «мягких», хорошо усвояемых кормов), чем птенцы в хвойном лесу, хотя номинально общее количество приносимых пищевых объектов было примерно равным во всех древостоях в силу сходной интенсивности кормления в каждом из них. Так, число пищевых объектов, приносимое к гнезду взрослой птицей у мухоловки-пеструшки очень стабильно как в разных частях ее ареала, так и в разных местообитаниях. Обычно птица приносит 2—3 объекта, в среднем 2,4. Различия в пищевом рационе обусловили различную выживаемость птенцов, и в конечном итоге именно пища явилась экологическим фактором, обусловившим отличия в среднем количестве птенцов благополучно оставляющих гнездо в разных по составу древостоях участка леса. Остальные факторы, влияющие на уровень смертности птенцов (температура, осадки, хищники, паразиты и т. п.), в разных участках лесного массива не варьировали заметно. Смертность птенцов мухоловки-пеструшки в лиственных участках лесного массива, где проводились наблюдения, была значительно ниже, чем в хвойных, тогда как в смешанных древостоях она занимала промежуточное положение (табл. 7).

Распределение больших и малых выводков птенцов мухоловки-пеструшки по лесу также подтверждает наличие прямой корреляции между качеством пищи, приносимой птенцам, и количеством слетков. В лиственном лесу, где птенцы выкармливаются более подходящей для них пищей, наиболее обычны выводки в 6 и 7 птенцов, а в хвойном лесу, где птенцы получают менее пригодную для питания пищу, — 6 и 5 (табл. 8).

Более того, птенцы мухоловки-пеструшки в хвойном лесу, получая менее питательную пищу, растут и развиваются медленнее, чем птен-

6. Интенсивность кормления птенцов мухоловки-пеструшки в разных по составу древостоях участках леса*

| Интенсивность кормления | Лиственный лес | Сосняк | Ельник | Заросшая вырубка |
|---------------------------------------|----------------|--------|--------|------------------|
| Число прилетов на одного птенца в час | 4,7 | 4,1 | 4,3 | 4,5 |
| Число часов наблюдений | 32 | 20 | 33 | 10 |

* Под наблюдением находились гнезда с шестью птенцами в возрасте 8—11 дней в период с 7 до 10 ч в безоблачную или малооблачную погоду.

цы в лиственном лесу. Если в 1959 г. в дубняке птенцы провели в гнезде 15—16, в среднем 15,5 дня (среднее по 10 гнездам); в мелко-лиственном лесу — 14—16, в среднем 15 (по 8 гнездам), то в хвойном лесу 15—18, в среднем 16,7 дня (по 28 гнездам).

На изменение смертности птенцов большой синицы в разных типах леса обратил внимание Х. Н. Клуйвер (H. N. Kluijver, 1951), подметивший, что выживаемость выше в гнездах, расположенных в смешанном лесу, и ниже — в хвойном. Недостаток пищи является одним из основных факторов, определяющих смертность птенцов в гнездах с разным их количеством [10, 19].

Приведенные данные позволяют объяснить повышенную смертность птенцов тем, что в определенных условиях, взрослые птицы вынуждены кормить свое потомство нехарактерной и, очевидно, менее пригодной для питания пищей. Однако, для того чтобы понять, чем обусловлены сами эти изменения в составе приносимых птенцам

7. Смертность птенцов мухоловки-пеструшки в разных по составу древостоя участках леса

| Участок леса | Среднее число яиц в кладке | Вылупилось птенцов | Вылетело птенцов | Смертность птенцов, % | Число наблюдававшихся гнезд |
|------------------------------------|----------------------------|--------------------|------------------|-----------------------|-----------------------------|
| Лиственный | 6,5 | 5,8 | 5,7 | 1,7 | 105 |
| Елово - сосново - мелко-лиственный | 6,1 | 5,7 | 5,4 | 5,3 | 103 |
| Сосняк | 5,9 | 5,7 | 5,3 | 7,0 | 94 |
| Ельник | 6,3 | 5,4 | 4,9 | 9,3 | 83 |
| Заросшая вырубка | 6,1 | 6,0 | 5,8 | 3,3 | 35 |

8. Распределение по разным участкам леса больших и маленьких выводков мухоловки-пеструшки, %

| Число слетков в выводке | Лиственный лес | Елово-сосново-мелколиственный лес | Сосняк | Ельник | Заросшая вырубка |
|----------------------------|----------------|-----------------------------------|--------|--------|------------------|
| 8 | 9 | 10 | — | — | 5 |
| 7 | 30 | 15 | 19 | 15 | 30 |
| 6 | 35 | 30 | 29 | 30 | 25 |
| 5 | 15 | 25 | 30 | 20 | 22 |
| 4 | 6 | 11 | 12 | 19 | 10 |
| 3 и меньше | 5 | 9 | 10 | 16 | 8 |
| Всего просмотрено выводков | 162 | 175 | 141 | 147 | 59 |

кормов, необходимо сравнить их с варьирующей в разных средах кормовой обеспеченностью и самими условиями добывания пищи. Следовательно, надо знать причины и масштабы колебания выборочности в питании птиц.

Отличия в питании птенцов мухоловки-пеструшки в разных по составу древостоя участках леса не дают еще возможности судить об избирательности в питании; для этого, кроме данных по составу потребляемой птенцами пищи, необходимо знать о количестве и соотношении в каждом участке леса собираемых птицами групп кормов. Сравнение спектра питания с соотношением пищевых объектов в лесу и позволит выявить выборочность в питании. Видовой состав, численность и в особенности соотношение отдельных групп, доступных для охотящихся мухоловок открытоживущих беспозвоночных, населяющих травяной покров, подлесок и подрост, колебались в разных участках леса в общем незначительно, что, по-видимому, объясняется их небольшими размерами и близким соседством друг с другом. Последнее приводит к тому, что довольно часто типичные листоядные виды насекомых оказывались в хвойных древостоях, а виды, характерные для хвойных пород, — в лиственных. Тем не менее больше всего насекомых было на открытых, хорошо прогреваемых, сухих участках (на вырубке и в разреженных местах соснового леса). Здесь их численность (в пересчете на площадь) в травостое, подлеске и подросте была приблизительно в 1,5 раза выше, чем в остальном лесу. Численность беспозвоночных в хвойном лесу была несколько выше, чем в лиственном; происходило это исключительно за счет групп, не употребляемых или слабоупотребляемых в пищу мухоловками (муравьев, клопов, равнокрылых, колембол, голых слизней и т. п.).¹

В травяном покрове, подлеске и подросте лиственных участков леса преобладающей (по числу особей) группой беспозвоночных были пауки ($\frac{1}{4}$ от числа всех беспозвоночных, учтенных при кошени энтомологическим сачком). В сосновом лесу в населении травяного покрова, подлеска и подроста преобладали пауки и равнокрылые; в ельнике — пауки, а на зарастающей вырубке — равнокрылые (рис. 27). Однако в силу мелких размеров равнокрылых численность их недоучтена во время энтомологического кошения, а соответственно и их доля, отображенная графически, сильно занижена. В целом полученные показатели не претендуют на высокую точность, давая лишь известное (в силу трудности учета беспозвоночных) представление о мере явления.

¹ Учитывались только открытоживущие виды мезофауны (беспозвоночные, длина тела которых составляла 1—3 мм, в силу применявшихся методик, значительно недоучтена; — длина тела которых составляла менее 1 мм не учитывались).

Сопоставляя процентное соотношение различных групп беспозвоночных, обитающих в травяном покрове, подлеске и подросте со значением этих же групп в питании птенцов мухоловки-пеструшки, следует отметить, что в перечисленных ярусах леса взрослые птицы собирают примерно половину кормов [12, 14]. Таким образом, подобное сопоставление дает возможность в определенной мере выявить избирательность в потреблении кормов данным видом.

Под выборочностью в питании подразумевается способность птицы поесть какие-либо корма в иной пропорции, чем они представлены в природе. Для характеристики величины выборочности наиболее удобен показатель элективности: $E = (b - a) / (a + b)$. Применительно к насекомоядным птицам в этой формуле «b» — процентное значение данного корма в пищевом рационе (спектре питания) исследуемого вида, тогда как «a» — доля, %, того же корма в окружающем птицу населении беспозвоночных (ее потенциальной добычи), из числа которых она черпает пищу. Положительное значение показателя «E» свидетельствует о том, что данный вид корма (например, пауки) избирается в процессе питания, отрицательное значение показателя избегается.

Колебания этого показателя для разных групп кормов в различных по составу древостоях участков леса показывают, что избирательность

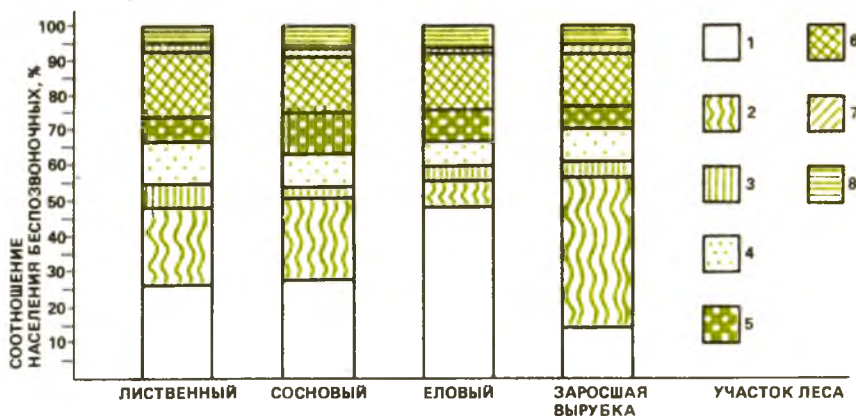


Рис. 27. Соотношение отдельных групп открытоживущих беспозвоночных, встречающихся в травяном покрове, подлеске и подросте на разных по составу древостоях участках леса, Московская обл. (июнь):

1 — пауки; 2 — равнокрылые; 3 — полужесткокрылые; 4 — жесткокрылые; 5 — перепончатокрылые; 6 — двукрылые; 7 — чешуекрылые; 8 — прочие беспозвоночные (преимущественно ногохвостки)

в питании мухоловок не постоянно по отношению к одному и тому же корму, а изменяется в зависимости от окружающих условий (рис. 28). Увеличение или уменьшение в лесу численности какой-нибудь потенциальной добычи иногда не влечет за собой адекватное изменение в составе потребляемой пищи. В других случаях с увеличением численности некоторых кормов в лесу увеличивается и их значение в питании птенцов мухоловки-пеструшки. Так, в мелколиственном лесу в 1958 г., когда численность гусениц непарного шелкопряда была высокой, они приносились птенцам в значительно большей степени, чем в 1959 г., когда численность гусениц снизилась. В 1958 г. во всех участках леса численность мух-толстоножек была большей, чем в 1959 г. Соответственно изменилось и количество их, потребляемое птенцами. Таким образом, закономерности в потреблении многих групп насекомых соответствовали известному представлению, что птицы широко используют прежде всего наиболее массовые виды корма. Можно констатировать, что именно биоценоз каждого из типов леса более или менее обуславливал преобладание тех или иных компонентов в питании птенцов гнездящихся мухоловок. Все это как будто свидетельствует о нестабильности в пищевых предпочтениях птиц. Однако это не совсем так. Во всех участках леса избирательно потреблялись личинки пилильщиков, гусеницы и сами бабочки, личинки божьих коровок и некоторые двукрылые



Рис. 28. Избирательность в потреблении кормов мухоловками-пеструшками в разных участках леса, Московская обл. (июнь):

1 — пауки; 2 — равнокрылые; 3 — полужесткокрылые; 4 — мягкотелки (имаго); 5 — шелкоуны (личинки); 6 — тлевые коровки (личинки); 7 — долгоносики (имаго); 8 — прочие жуки (имаго); 9 — пилильщики (личинки); 10 — пилильщики (имаго); 11 — наездники (имаго); 12 — муравьи (имаго); 13 — прочие перепончатокрылые (имаго); 14 — бекасницы (имаго); 15 — мухи настоящие (имаго); 16 — толстоножки (имаго); 17 — прочие двукрылые (имаго); 18 — непарный шелкопряд (гусеницы); 19 — прочие чешуекрылые (гусеницы); 20 — прочие чешуекрылые (имаго); 21 — прочие беспозвоночные (имаго); 22 — прочие беспозвоночные (личинки)

(например, мухи-бикасницы). Наоборот, по отношению к паукам, равнокрылым, полужесткокрылым, мелким двукрылым наблюдалась стойкая отрицательная избирательность.

Подобный характер пищевых предпочтений, когда часть кормов всегда избирается, часть отвергается, а некоторые (они называются заменяющими и дополнительными) потребляются в зависимости от обстоятельств, свидетельствует о выборочности, говорит об уровне специализации в питании.

Действительно, в лиственных участках леса мухоловка-пеструшка проявляет положительную избирательность (+0,8...+1,0) лишь к узкому кругу наиболее пригодных для питания насекомых. В итоге птенцы мухоловки растут и развиваются в гнездах исключительно за счет узкого набора наиболее пригодных для себя кормов, который обеспечивает им оптимальные условия питания, и очень мало или совсем не получают большинства менее пригодных беспозвоночных, имеющих в окружающей среде.

Напротив, в хвойном лесу, где абсолютная численность наиболее пригодных для питания птенцов гусениц бабочек (в сосновом лесу из гусениц преобладала шишковая огневка, которая питается в шишках и молодых побегах сосны и поэтому недоступна для мухоловок), личинок божьих коровок, бикасниц и некоторых других двукрылых меньше, чем в лиственном, хотя эти корма в высшей степени и избираются (+1,0), они не могут покрыть потребность в пище растущих птенцов. Кроме того, численность видов и групп беспозвоночных мало или совсем не употребляемых в пищу птенцами мухоловки-пеструшки в хвойном лесу увеличивается очень значительно, а количество гусениц бабочек, доступных для охотящихся мухоловок, личинок божьих коровок и т. п. «предпочитаемых» кормов колеблется в относительно небольших пределах. В результате этого «предпочитаемые» птенцами корма составляют в хвойном лесу значительно меньшую долю населения беспозвоночных, чем в лиственном, а значит, охотящимся в хвойном лесу птицам труднее найти необходимых жертв, так как частота встреч с ними уменьшается, а встречаемость «малоупотребляемых» беспозвоночных соответственно возрастает. Поэтому вполне естественно, что в таком малоспециализированном в питании виде насекомоядной пищи, какую мухоловка-пеструшка начинает приносить в хвойном лесу птенцам, значительно меньше гусениц бабочек, мух-бикасниц и т. д.

Параллельно изменяемая в обеспеченности подходящими для питания птенцов мухоловки-пеструшки кормами (что зависит в пределах отдельного лесного массива исключительно от состава древостоя) изменяется и размер охотничьего участка, т. е. территории, с которой собирает корм для себя и птенцов данная пара птиц в

гнездовой период. Например, у мухоловки-пеструшки он больше в хвойном лесу, где птице необходимо обловить значительную площадь для сбора корма, и меньше в лиственном, где подходящих для питания птенцов насекомых отыскать легче (табл. 9).

9. Изменение площади, м², охотничьего участка мухоловки-пеструшки в разных по составу древостоях участках леса, Московская обл.

| Время сбора данных | дуб- няк | мелко- лист- венный | елово-сосно- во-мелко- лиственный | елово- сосно- вый | сос- новый | ельник ши- рокотрав- ный | ельник жерд- няк | зарос- шая выруб- ка | Проме- рено участ- ков |
|---|-------------|---------------------------|---|-------------------------|---------------|--------------------------------|---------------------|-------------------------------|---------------------------------|
| 1959 г. | 2870 | 1500 | 2150 | 3500 | 2775 | 3512 | 3200 | 5000 | 29 |
| Средние за 1957— | | | | | | | | | |
| 1959 гг. | 2250 | 1500 | 1800 | 2730 | 2880 | 3100 | 4100 | 2700 | 87 |
| Число изме- ренных участков за 1957— | | | | | | | | | |
| 1959 гг. | 6 | 22 | 15 | 9 | 12 | 10 | 9 | 4 | 87 |

Сходно изменяются размеры охотничьих участков и у ряда других видов птиц. У большой синицы охотничий участок в сосново-еловом лесу равнялся в среднем 10,4 тыс. м², а в елово-сосново-мелколиственном — 8,5 тыс. м². У горихвостки в сосново-еловом лесу площадь охотничьего участка была 3,6 тыс. м², а в ельнике-жердняке — более 13 тыс. м² [14, 37]. Однако такая закономерность (меньшие охотничьи участки в лиственных биотопах и большие в хвойных) наблюдается лишь у насекомоядных птиц, пища которых разнообразна. т. е. у относительно малоспециализированных по отношению к видам пищи (мухоловка-пеструшка, горихвостка), или же состоит в основном из беспозвоночных, обитающих на лиственных деревьях (большая синица).

У видов специализированных к питанию обитателями хвойных пород наблюдается обратная закономерность. У хохлатой синицы охотничий участок в ельнике с небольшой примесью сосны составлял 11,5 тыс. м², а в елово-сосново-мелколиственном лесу — 22,4 тыс. м². Охотничий участок буроголовой гайчки в сосняке с незначительной примесью ели равнялся 5,7 тыс. м², в ельнике он занимал 6,3 тыс. м², в березово-осиновом лесу составлял более 10 тыс. м² [14, 37].

Следует отметить, что размеры охотничьих участков одноименных видов птиц, гнездящихся в сходных условиях, обычно почти равны

по площади. Например, площадь охотничьего участка мухоловки-пеструшки в мелколиственном лесу в 1958 г. равнялась 1450 м², а в 1959 г. — 1500 м². Охотничий участок другой пары мухоловок, гнездившихся в ельнике широколиственном, имел площадь 3200 м², в 1957 г. и 3300 м² в 1958 г. У белой трясогузки охотничьи участки, находившиеся в сходных условиях (между лесом и строениями поселка), были почти точно равны по площади: несовпадение составляло менее 3% от размеров площади участков [37]. Чрезвычайно показательны в этом отношении наблюдения, сделанные Заком и Фалсом (Zach, Falls, 1975) в лесах Алгонкинского национального парка (Канада). Здесь в условиях массового размножения еловой листовертки-почкоеда размеры территории, с которой пара желтоголовых американских славок собирала корм для птенцов, составляли 0,48 га. В той же местности в годы с низкой численностью листовертки охотничий участок пары птиц имел среднюю площадь 0,83 га. Таким образом, связь размеров охотничьих участков насекомоядных птиц с обилием насекомых и других беспозвоночных, составляющих их обычный кормовой рацион, не вызывает сомнения.

С позиции изложенного становится очевидным, что увеличение размеров охотничьего участка, обусловленное ухудшением возможности отыскания наиболее подходящей для кормления птенцов пищи, заставляет птицу с меньшей тщательностью выбирать свою добычу. Поэтому в хвойных участках леса птенцам мухоловки-пеструшки значительно чаще, чем в лиственном, приносятся малоценные для питания беспозвоночные: многоножки, муравьи, некоторые жуки и пр.

В результате снижения абсолютной и относительной численности наиболее пригодных для питания птенцов мухоловки-пеструшки насекомых в хвойном лесу значительная избирательность проявляется здесь также и по отношению к малопитательным группам беспозвоночных. При этом чем беднее лес «основными кормами», тем в большей степени в пищевой рацион включаются альтернативные и дополнительные корма: наибольшее разнообразие кормов (число групп беспозвоночных — отдельных пищевых компонентов), к которым проявляется положительная избирательность.

Приведенные данные показывают, что на избирательность мухоловки-пеструшки влияют в первую очередь наличие и доступность основных кормов и затем численность альтернативных и дополнительных.

Но в таком случае при массовом размножении вида, служащего птице основным кормом, ее пища могла бы стать однообразной. В действительности этого не происходит. Например, во время вспышки массового размножения шелкопряда-монашенки в

лесах междуречья Вислы и Немана ее гусеницы в пище синиц редко составляли более 50% рациона. На отсутствие в пище птенцов синиц очень резкого преобладания какого-нибудь вида жертвы, численность которой была особенно высока в лесу, указывает также Л. Н. Тинберген (L. Tinbergen, 1960). Наконец, есть все основания полагать, что птицы предпочитают питаться разнообразной пищей. Действительно, хотя численность отдельных видов и групп беспозвоночных в разные годы и в разных типах леса Подмоскovie колебалась в широких пределах, в пище птенцов мухоловки-пеструшки ни один из кормов не составил более 20%, т. е. птицы избегали кормить птенцов только исключительно тем, что было очень обильно. Следовательно, корреляция между обилием тех или иных кормов в окружающей среде и в пище птенцов нарушалась. В результате этого общий состав рациона птенцов мухоловки остался характерным для данного вида, хотя и изменялся в зависимости от условий окружающей среды.

Сравнение питания мухоловки-пеструшки в разных биоценозах свидетельствует об избирательном потреблении в лиственном лесу многих номинально полезных беспозвоночных: личинок тлевых коровок, имаго хищных мух, некоторых других насекомых. В то же время по отношению ко многим растительноядным насекомым¹ проявляется (например, к жукам) отрицательная избирательность. В хвойном лесу охотящиеся мухоловки потребляют личинок тлевых коровок и имаго хищных мух почти на таком же уровне, как и в лиственном. Зато количество избирательно потребляемых растительноядных насекомых значительно расширяется, главным образом за счет жуков. Учитывая изложенное, с достаточной степенью обоснованности можно предположить, что проводимые в последние годы в европейской части СССР широкомасштабные мероприятия по привлечению мухоловки-пеструшки дают совершенно различный биоценотический эффект (с точки зрения влияния на сложившиеся трофические связи и на различные группы насекомых) в лиственных и хвойных лесах. Соответственно будет иной и хозяйственно-экономическая оценка итогов такого привлечения в комплексе биотехнических мероприятий, направленных на защиту неодинаковых по составу древостоев, что не учитывается в сегодняшней лесохозяйственной практике.

¹ Растительноядные насекомые, способные давать вспышки массового размножения, обычно считаются вредителями, хотя в действительности «вредителями» они становятся лишь тогда, когда численность их особей достигает определенного уровня. «Уровень» этот непостоянен и зависит от условий среды. В одних типах леса 6—8 личинок майского жука не страшны дереву, которое в других типах леса могут погубить 2 личинки.

Очевидно, что продемонстрированные на примере мухоловки-пеструшки закономерности в питании свойственны большинству, во всяком случае, потребляющих более или менее широкий набор кормов лесных птиц, так как состав потребляемой ими пищи в разных условиях различен.

Следовательно, эту особенность их экологии — изменение состава потребляемой одним и тем же видом птицы пищи в разных лесных биоценозах — необходимо учитывать при осуществлении мероприятий, связанных с изменением или регулированием животного мира каждого древостоя: будь то естественный лесной массив, нарушенный уже древостой рекреационной зоны или парк в центре большого города.

Влияние условий среды на пищевые взаимоотношения птиц. Специфические требования каждого вида птиц к подходящим защитным и кормовым условиям (в пределах каждого региона), проявляющиеся, например, как легко регистрируемая зависимость питания и связанная с ней сторона экологии (смертность гнездовых птенцов, размер охотничьего участка и т. п.), а также зависимость заселенности искусственных гнездований от типа леса, обуславливают неоднородность птичьего населения в разных по составу древостоев участках каждого лесного массива. Каждый вид, как правило, тяготеет к какому-то определенному по составу древостоев участку и в силу этого каждый тип леса, даже если его площадь невелика, имеет свой специфичный комплекс птиц. Кроме того, птицы, обитающие в пределах однотипного древостоя, в процессе поисков пищи посещают и облавливают определенные ярусы леса, т. е. пространство в пределах каждого биоценоза строго дифференцировано между видами и в силу этого беспозвоночные, обитающие в том или ином ярусе, подвергаются воздействию со стороны ограниченного числа птиц. Даже во внешне монолитной зимней стае птицы в поисках пищи занимают на деревьях разные участки кроны. Специальные исследования Г. Т. Аустина и С. Е. Линвуда (G. T. Austin, S. E. Linwood, 1972) в дубравах Южной Аризоны показали: в стае насекомоядных птиц входящие в нее особи используют разные способы добычи пищи в различных ярусах древостоя, что устраняет возможность конкуренции.

В лесах Московской обл. из синиц обитают буроголовая гаичка, московка, два вида лазоревок — большая или хохлатая. Однако в ельнике обычно встречаются только буроголовая гаичка, московка, хохлатая и большая синицы (последняя очень редко). Остальные виды в глубине елового леса не встречаются, хотя в соседних с ним участках лесного массива они могут быть многочисленны. В самом же ельнике дифференциация пространства между охотящимися

птицами такова, что столкновения из-за пищи между особями разных видов синиц сводятся к минимуму: большая синица отыскивает пищу на крупных ветвях в кронах, гаичка собирает большую часть своих жертв на тонких неохвоенных ветвях, а хохлатая — в лапах елей, московка осматривает концевые охвоенные побеги периферии верхней (незатененной рядом стоящими деревьями) части кроны (рис. 29). К тому же птицы, отыскивая насекомых среди ветвей и хвои, пользуются несколько отличающимися способами охоты. Наконец, имея различные размеры тела и массу (хохлатая синица — 10,7 г, гаичка — 9,9 г, большая — 19,3 г, московка — 8,1 г в гнездовой период), каждая из видов синиц, очевидно, и вылавливает преимущественно разных насекомых. Это тем более вероятно, что значение перекрытий в пищевых предпочтениях, как показал Г. А. Хеспенхейд (Н. А. Hespentheide, 1971), пропорционально сходству масс сравниваемых видов насекомоядных птиц. А так как разные систематические группы насекомых различаются по размерам, различия в предпочитаемых разными видами синиц размерах добычи отражаются на составе их пищевого рациона (как таксономические различия в поедаемых насекомых).

Действительно, как показали наблюдения в зимнее время, состав кормов, потребляемых разными видами синиц, входящих в одну стаю и кормящихся в одном и том же месте, довольно заметно отличается. Значимость отдельных компонентов пищи для разных видов синиц существенно различна (рис. 30).

Удельная значимость отдельного компонента корма рассчитывалась, как доля произведения его значения в спектре питания и частоты встречаемости от суммы произведений значения каждого компонента на его встречаемость:

$$K = \frac{A_i B_i}{\sum (A_i B_i)} 100,$$

где A_i — доля данного компонента в пищевом спектре; B_i — частота его встречаемости в питании; $(A_i B_i)$ — отдельные цифровые выражения упомянутых пар признаков каждого компонента пищи.

При этом уровень различий в составе кормов, потребляемых каждым видом, пропорционален диапазону разнообразия мест сбора добычи и характеру, манере ее отыскания и извлечения. Таким образом, пищевые ниши синиц оказываются различными, хотя частично и перекрываются.

Вопреки имеющемуся мнению о сужении пищевой ниши насекомоядных птиц в неблагоприятных условиях (и большей соответственно специализации каждого вида в добывании определенных кормов), синицы в лесах средней полосы европейской части СССР, кажется, делают как раз наоборот. Зимой все они часто кормятся в

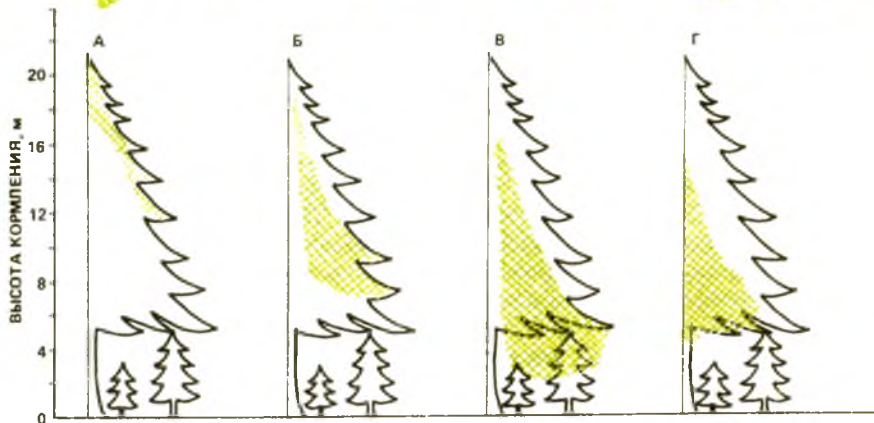


Рис. 29. Локализация мест кормежки синиц в еловых лесах Московской обл. в гнездовой период:

А — москowska; Б — хохлатая синица; В — буроголовая гайчка; Г — большая синица



Рис. 30. Удельная значимость отдельных компонентов в пище синиц, кормящихся в хвойном лесу Московской обл. (начало декабря):

1 — пауки; 2 — равнокрылые; 3 — жесткокрылые; 4 — двукрылые; 5 — перепончатокрылые; 6 — гусеницы; 7 — прочие фазы развития чешуекрылых; 8 — семена ели; 9 — прочие семена

подросте и подлесе, ищут здесь яйца и куколки насекомых, склевывают семена в высохшей траве, собирают на снегу опавшие семена — «летучки» ели и сосны (соответственно набор кормов, потребляемых осенью и зимой, шире, чем летом), тогда как в летнее время синицы обычно держатся в кронах деревьев первого яруса и семена поедают редко.

Нарисованная картина, однако, осложняется тем, что синицы, как это было выяснено в результате скрупулезных исследований С. Хафторна (S. Haftorn, 1956) в лесах Норвегии и установлено также для наших синиц [37], в значительной мере питаются в зимний период пищей (насекомыми, паучками, семенами и пр.), запасенной летом и в начале осени и спрятанной за отставшей корой ствола, в мутовке хвоинок, расщепе ветви и других кладовых. Потребление зимой этих запасов составляет значительную часть рациона птичек в самое тяжелое, голодное для них время года. Тем не менее и в зимнее время состав поедаемых разными видами синиц кормов существенно различен (табл. 10).

Приведенные факты свидетельствуют, что каждый вид птицы является (вне периода вспышки численности какого-либо насекомого, когда трофические связи в результате обилия насекомых могут сильно изменяться) потребителем определенного набора жертв, обитающих лишь в данном ярусе конкретного типа леса. Приняв это очевидное положение, необходимо признать, что для контроля над численностью какого-либо вида насекомого бесполезно привлекать насекомоядных птиц вообще, а только виды (или даже один), которые собирали бы пищу именно в том ярусе леса, где обитает упомянутое насекомое. При этом необходимо, чтобы привлекаемые птицы были достаточно специализированы в потреблении данного насекомого: пищуха, собирая свою пищу на стволах, тем не менее не способна добывать жуков-ксилофагов из-под коры, что легко делают дятлы. Лесной конек — типичная насекомоядная птица, однако с точки зрения защиты древостоя от возможных вредителей этот вид мало пригоден, так как взрослые особи в гнездовой период собирают корм исключительно в траве и, следовательно, вылавливают, главным образом, не связанных трофически с древостоем травоядных насекомых. Напротив, лазоревка, обитающая в тех же условиях, ищет насекомых на деревьях и кустарниках (в лиственном лесу), а следовательно, потенциально полезна с точки зрения защиты древостоя от возможных вредителей (в корме ее птенцов преобладали виды насекомых, питающиеся тканями листьев деревьев).

Наличие в лесу отчетливо выраженной дифференцировки в распределении питающихся птиц в то же время не исключает возможности потребления различными видами птиц одного и того же

**10. Спектры питания синиц в хвойном лесу
(Московская обл., конец декабря)**

| Компоненты пищи | Значение ингредиента, % | | | |
|---------------------------|-----------------------------|-----------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| | Большая синица (6 желудков) | Московка (8 желудков) | Хохлатая синица (18 желудков) | Буроголовая гаичка (20 желудков) |
| Паукообразные | | | | |
| Пауки | 1,8 | 0,9 | 8,9 | 2,7 |
| Насекомые | | | | |
| Равнокрылые: | | | | |
| кобылочки | | | 20,3 | 0,3 |
| листоблошки | | 12,4 | | 44,0 |
| тли | | 8,8 | | |
| щитовки | | | 38,4 | |
| Полужесткокрылые: | | | | |
| щитники | 0,6 | | | 1,2 |
| прочие клопы | | | | 0,6 |
| Жесткокрылые: | | | | |
| земляные блошки | | | | 2,7 |
| долгоносики | | | 3,2 | 3,3 |
| прочие жуки | 4,9 | 0,9 | 10,4 | 0,9 |
| Двукрылые: | | | | |
| мухи | | 1,8 | 1,2 | 2,7 |
| пулாரии мух | 0,6 | | 2,2 | 0,3 |
| Перепончатокрылые: | | | | |
| пилильщики | | | 0,5 | 0,3 |
| наездники | | | | 0,6 |
| орехотворки | | | | 12,1 |
| хальциды | | 5,3 | | |
| муравьи | 1,2 | 2,7 | | 0,9 |
| прочие перепончатокрылые | 1,2 | 0,9 | 0,2 | |
| Чешуекрылые: | | | | |
| листовертки (гусеницы) | 3,0 | 45,9 | | 9,4 |
| совки (гусеницы) | | | | 1,5 |
| прочие чешуекрылые (яйца) | 48,9 | 4,4 | | |
| то же (гусеницы) | 4,9 | 1,8 | 9,7 | 2,4 |
| » (коконы) | | 0,9 | 0,5 | |
| » (имаго) | | | 0,8 | 2,4 |
| Прочие насекомые | | | | |
| | Семена | | | |
| Ели | 0,6 | 13,3 | 3,5 | 1,5 |
| Трав | | | | 3,6 |
| Прочие | 32,3 | | 0,2 | 6,6 |
| Всего | 164 | 113 | 404 | 332 |

вида насекомого (особенно разных фаз его развития). Использование охотящимися в одном и том же ярусе леса птицами одинаковой добычи может приводить к межвидовой конкуренции. Однако даже очень упрощенная схематизация сложных пищевых взаимоотношений птиц в процессе выкармливания птенцов, большинство которых потребляет исключительно насекомых и пауков, показывает, что у очень близких по составу поедаемых кормов синиц сходство в питании (особенно принимая во внимание проведение сравнения главным образом по отрядам) незначительно (рис. 31).

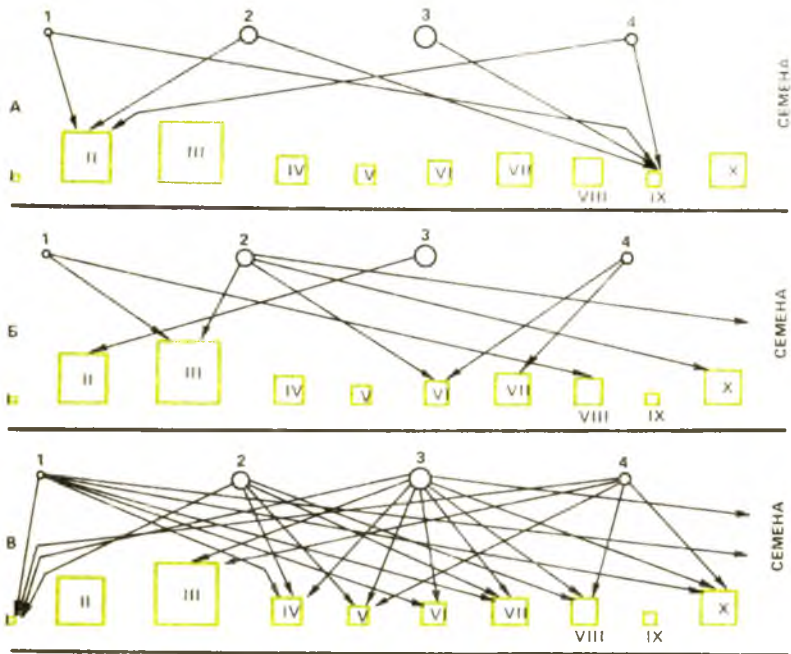


Рис. 31. Пищевые связи синиц с их кормовой базой в хвойном лесу в сезон размножения (Московская обл.), 1957—1959 гг.:

A — сильные — связи с группами организмов, частота встречаемости которых в пище больше 40%; *B* — средней силы — связи с группами организмов, частота встречаемости которых в пище равна 10—40%; *B* — слабые — связи с группами организмов, частота встречаемости которых в пище меньше 10%; 1 — москковка; 2 — хохлатая синица; 3 — буроголовая гаичка; 4 — большая синица (размеры кружочков пропорциональны встречаемости птиц в лесу); I — моллюски с раковинками; II — пауки; III — равнокрылые; IV — полужесткокрылые; V — долгоносики; VI — прочие жесткокрылые; VII — двукрылые; VIII — перепончатокрылые; IX — гусеницы; X — прочие беспозвоночные (размеры квадратов пропорциональны встречаемости корма)

Например, у обитающих летом в лесах Московской обл. зеленой лазоревки, большой синицы, буроголовой гаички, хохлатой синицы и московки только гусеницы и пауки служат основой для выкармливания птенцов. Но пауки составляют значительную часть населения беспозвоночных леса (а кроме того, и весьма разнообразны в видовом отношении), высокая частота их встречаемости в пище скорее может быть объяснена не положительной избирательностью потребляющих их видов птиц, а, отсутствием отрицательной избирательности. Кроме того, каждый вид синиц отлавливал преимущественно какую-то одну «свою» группу пауков. Гусеницы, потребляемые синицами, принадлежат к разным семействам и родам: в то время как в хвойном лесу птенцам буроголовой гаички приносились в основном совки, хохлатая синица выкармливала птенцов огневками, московка — листовертками, а большая синица — шелкопрядами, бражниками (рис. 32).

Изложенное позволяет заключить, что, по-видимому, у большинства насекомоядных птиц основу питания каждого вида составляет ограниченное число видов беспозвоночных. Очевидно, поэтому каждый вид птицы может играть заметную роль в регулировании (в обычных условиях — вне очага вспышки массового размножения какого-то насекомого) численности лишь одного или нескольких видов беспозвоночных. Следовательно, для того чтобы получить желаемый эффект, нужно одновременно привлекать определенный комплекс птиц, способных наиболее эффективно влиять на численность основных потенциальных вредителей древесных пород в данном лесном биоценозе.

То, что массовые виды насекомых поедаются многими видами птиц, ничего принципиального не меняет, так как вместе с уменьшением численности этих насекомых в лесу сокращается (нередко до немногих или даже одного) и число видов птиц, поедающих их более или менее регулярно. Подмечено, что в условиях обилия пищи состав поедаемых кормов разными видами птиц может в значительной мере перекрываться, меньшее обилие и разнообразие (в «бедных» биотопах) обуславливают меньшее перекрывание (Croxall, 1977). В годы высокой численности еловой листовертки-почкоеда в лесах Канады желтоголовая американская славка изменяет даже способ добычи жертв и начинает собирать их не только в нижнем ярусе леса, но и на ветвях деревьев, хотя плохо приспособлена к охоте за насекомыми в кронах (Zach, Falls, 1975).

Доля массового вида насекомого в кормовом рационе каждой потребляющей его птицы не бывает большей, чем значение этого насекомого (%) в населении беспозвоночных, доступных для охотящейся птицы. В то же время группы беспозвоночных, редко употреб-

ляемые в пищу, могут истребляться в значительной мере, потому что хотя и в небольших количествах, но иногда вылавливаются многими видами птиц.

Однако приведенные данные и рассуждения не позволяют судить о степени воздействия, оказываемой птицами на беспозвоночных; не дают наглядного представления о том уроне, который наносят птицы населению доступных им беспозвоночных (т. е. о доле населения беспозвоночных, изымаемой в процессе питания охотящимися на них птицами за определенный период времени), и только оценка значения каждого вида насекомоядной птицы в регулировании числен-

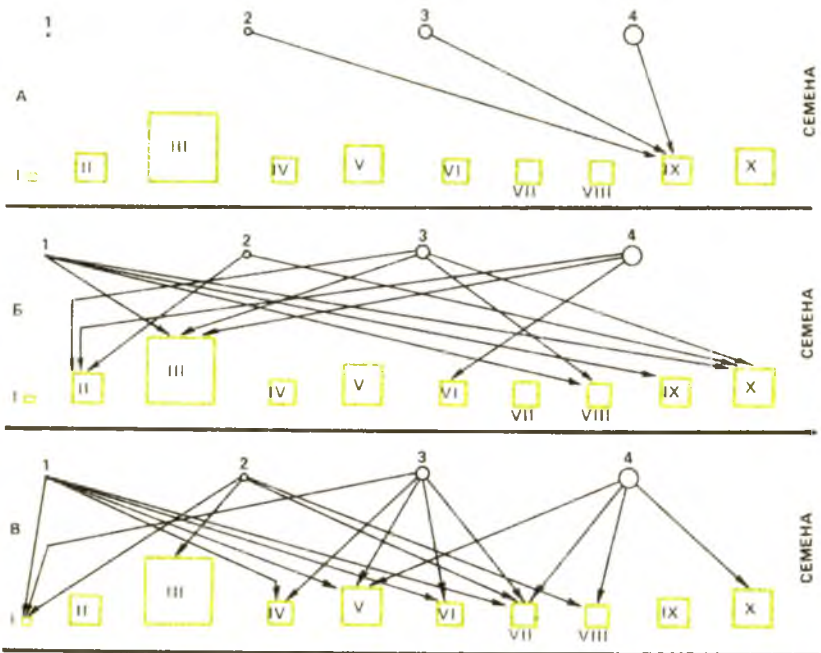


Рис. 32. Пищевые связи синиц с их кормовой базой в лиственном лесу в сезон размножения (Московская обл.), 1957—1959 гг.:

А — сильные — связи с группами организмов, частота встречаемости которых в пище больше 40%; Б — средней силы — связи с группами организмов, частота встречаемости которых в пище равна 10—40%; В — слабые — связи с группами организмов, частота встречаемости которых в пище меньше 10%; 1 — москковка; 2 — лазоревка; 3 — буроголовая гаичка; 4 — большая синица (размеры кружочков пропорциональны встречаемости птиц); I — моллюски с раковинками; II — пауки; III — равнокрылые; IV — полужесткокрылые; V — долгоносики; VI — прочие жесткокрылые; VII — двукрылые; VIII — перепончатокрылые; IX — гусеницы; X — прочие беспозвоночные (размеры квадратов пропорциональны встречаемости корма)

ности поедаемых видов насекомых может позволить в полном объеме судить о ее роли в биоценозе.

Значение насекомоядных птиц в ограничении численности лесных насекомых. Вылавливая в процессе активной охоты и поедая различных беспозвоночных животных, насекомоядные птицы являются хищниками в широком экологическом смысле этого слова. С этих позиций взаимоотношения птиц с насекомыми ничем принципиально не отличаются от взаимоотношений между хищными птицами и их добычей (грызунами, другими мелкими млекопитающими и птицами): все они «укладываются» в рамки особого типа трофических взаимоотношений «хищник — жертва».

Исследованию отношений «хищник — жертва» (как на самых различных объектах в природе и в лабораторных условиях, так и путем абстрактных математических построений) посвящено очень много работ, однако огромное многообразие особенностей взаимодействий в разных парах хищника и жертвы, а также влияние, оказываемое на этот процесс экологической обстановкой, затрудняют познание этого интересного в теоретическом плане вопроса. На современном уровне знаний еще многие аспекты затронутого вопроса остаются неясны и невозможно даже высказать определенные утверждения отчасти потому, что пока неизвестны общие закономерности, характерные для всех хищников.

Рассматриваемый вопрос имеет существенное значение и для практики применения биологического контроля численности насекомых (в необходимых случаях — биологического метода подавления вредителей лесного хозяйства). Тем не менее сделанных на достаточно значительном статистически достоверном материале исследований как по оценке воздействия (доли изъятия из населения жертвы) отдельных видов птиц на численность насекомых, так и интегральной оценке суммарного воздействия всего обитающего в том или ином биоценозе орнитокомплекса на население беспозвоночных выполнено немного. Причина — огромная трудоемкость процесса сбора исходного материала, неразработанность методов интерпретации полученных данных.

Цифры, характеризующие процент уничтожаемых насекомых размножающимися синицами, полученные, с одной стороны, Л. Тинбергеном (L. Tinbergen, 1949), а с другой — М. М. Бетс (M. M. Betts, 1955), оказались столь отличны, что необходимость продолжения соответствующих исследований даже по видам синиц, изучавшихся названными авторами, очевидна. Наконец, в итоге исследований нужно ответить на вопрос, сколь существенно для хозяйства изъятие, которое производится птицами среди вредителей. Для этого необходимо связывать изучение экологии птиц с изучением биологии по-

требляемых ими животных. Однако именно значение насекомоядных птиц в колебаниях численности беспозвоночных изучено особенно слабо.

Многие энтомологи, рассматривая проблему подавления вредителей леса, не считают нужным в своих работах даже упомянуть о значении птиц. Попытки же оценить интегральное значение комплекса птиц в снижении численности тех или иных насекомых — вредителей леса, а следовательно, и экономическую целесообразность использования их в биологическом методе борьбы часто приводят к противоречивым результатам. Например, в литературе сообщалось, что на участке леса в долине среднего течения Эльбы, где 30 лет проводилось привлечение птиц-дуплогнездников, численность (и амплитуда колебания) сосновой пяденицы оказалась значительно меньше, чем в окружающих лесах. Сделанное М. Хербергом (M. Herberg, 1963) на основании этих данных заключение о существенной роли птиц в контроле численности сосновой пяденицы подверглось В. Ебертом (W. Ebert, 1969) критике, так как анализ картосхем численности этого вредителя в северной и центральной частях ГДР за последние 45 лет показал, что динамика численности этого вида бабочки в других районах, аналогичных по природным условиям опытному участку в долине Эльбы, была такой же. И это не единственный случай совершенно различных оценок, даваемых разными учеными одним и тем же фактам.

Экспериментальные исследования воздействия птиц на естественные жертвы и на выкладываемые в разных вариантах опытов модели также не дают однозначного ответа. В то же время орнитологами накоплено значительное количество фактов, иллюстрирующих способность птиц при определенных условиях уменьшать последствия вредной деятельности растительноядных насекомых. На участках леса, где проводились мероприятия по привлечению птиц, численность чешуекрылых вредителей леса была значительно ниже, чем на контрольных площадках. Давно подмечено, что участки леса, обильные птицами, слабее повреждаются первичными вредителями.

Знание истинной роли птиц в снижении численности насекомых-фитофагов в лесах имеет немаловажное значение. Дело в том, что в лесных биоценозах упрощение сообществ (а следовательно, и укорочение цепей питания), вызванное вмешательством человека, не зашло еще столь далеко, как на обрабатываемых землях, на которых в силу этого растительные ценозы значительно чаще подвергаются массовым нашествиям вредителей. Поэтому если в упрощенных «агроценозах» в настоящее время наиболее приемлемый путь поддержания равновесия — прямое подавление человеком вспышек массового размножения вредителей, то в лесу с его малоизме-

ненными человеком сложными (а поэтому и более устойчивыми) взаимоотношениями растений и животных наиболее приемлем метод биологического контроля численности вредных насекомых. Ряд исследователей особо подчеркивают, что в лесах, существующих достаточно долго, где условия жизни организмов еще незначительно изменены хозяйственной деятельностью человека, а затраты на защиту растений окупаются обычно только через многие годы, наиболее рационально сохранение и максимальное использование естественных механизмов регуляции численности.

Одним из немаловажных агрегатов такого «механизма» являются насекомоядные птицы. Как фактор, влияющий на численность насекомых, птицы давно привлекали внимание орнитологов, работающих в области прикладной зоологии. Анализ питания птиц, проводившийся многими исследователями, показал, что подавляющее число видов лесных насекомоядных птиц поедает «вредных» насекомых. При этом было установлено, что эти насекомые поедаются чаще, чем полезные. Поскольку среди употреблявшихся в пищу насекомых-фитофагов многие считались безусловными вредителями, полезность насекомоядных птиц казалась самоочевидной, а их привлечение в сады и лесные насаждения — весьма желательным мероприятием.

Однако, сам по себе факт уничтожения птицей «вредных» насекомых мало что говорит. Известно, например, что многие виды воробьиных птиц уничтожают тлей, но неизвестно, оказывают ли они ощутимое воздействие на динамику численности этих насекомых, количество которых в лесу очень велико. Кроме того, анализируя полученные в ходе исследований сведения о питании насекомоядных птиц преимущественно насекомыми-фитофагами, орнитологи обычно не учитывали того, что подавляющую часть населения мезофауны, обитающей на дневной поверхности (беспозвоночных, доступных для охотящихся птиц), в любом лесном биоценозе составляют именно растительноядные виды.

Положение осложняется еще и тем, что птицы одновременно с уничтожением вредных насекомых нередко поедают и полезных, а также питаются растительными кормами, что в ряде случаев может наносить ощутимый ущерб древостоям и кустарникам [2, 27, 32, 35]. Так, например, в 1938 г., когда в Московской обл. даже в садах с очень высокой агротехникой, поражение плодожоркой достигало 80—100%; в саду, где привлекались птицы, была повреждена только половина плодов. Основную роль в уничтожении вредителя играли воробьи и синицы. Однако в 1954—1955 гг. эти же виды птиц уничтожили в садах Англии (графство Кент) свыше 90% цветочных почек, преимущественно груш ценных сортов, а летом портили плоды.

Таким образом, оценить роль того или иного вида насекомоядной птицы (или всего их комплекса) в биоценозе можно лишь на основе количественного подхода, выявления выедаемой части популяций жертв. На актуальность и важность для целей прикладной орнитологии строго научной оценки действительного влияния птиц на численность насекомых указывают многие ученые.

Эффективность влияния отдельных видов насекомоядных птиц на численность беспозвоночных животных. Значение одних и тех же видов птиц в ограничении численности беспозвоночных в очаге вспышки массового размножения какого-либо вида насекомого и вне его, очевидно, будет неодинаково. По-видимому, неидентичными будут аналогичные зависимости и для разных видов насекомоядных птиц, охотящихся в разных ярусах древостоя и занимающих различные экологические ниши в лесном биоценозе.

В качестве иллюстрации приведем результаты исследования значения мухоловки-пеструшки в ограничении численности беспозвоночных. Вид этот в процессе поисков и сбора корма посещает все ярусы леса — от травяного покрова до верхней части кроны, и таким образом в сборах птиц обычно бывают представлены все те открытоживущие беспозвоночные, которые обитают в биоценозе и регистрируются при энтомологических учетах. При этом вместе с изменениями в составе энтомофауны более или менее адекватно изменяется и спектр питания охотящихся мухоловок.

В общем, за время пребывания птенцов в гнезде (15—17 дней) родители скармливают им примерно 0,5% обитающих на площади охотничьего участка беспозвоночных (из числа доступных и имеющих длину тела 2 мм и более). При этом «выедание» большинства групп кормов оказывается ничтожным (табл. 11). Эту незначительную степень «выедания», по-видимому, следует объяснить в большинстве случаев не недоступностью тех или иных беспозвоночных, а непригодностью их для питания. Исключение представляют личинки двукрылых, проволочники, личинки жужелиц и долгоносиков, куколки мух и пр. Все эти насекомые, как и личинки двукрылых, сосредоточены в верхней части лесной подстилки — нижней части травянистого покрова, откуда добывать их мухоловке-пеструшке с ее специфическим стилем охоты сложно. Беспозвоночных, имеющих длину тела менее 2 мм (тли, хермесы, ногохвостки), мухоловки практически не ловят, по-видимому, в силу энергетической нецелесообразности их индивидуального склевывания. Виды беспозвоночных, наиболее часто и в больших количествах приносимые птенцам, оказываются подверженными наиболее значительному «давлению» со стороны мухоловки. Это в первую очередь мягкие, легко перевариваемые личинки насекомых.

В очаге массового размножения дубовой и боярышниковой листоверток в дубовом лесу (под Тулой) мухоловки кормили своих птенцов преимущественно гусеницами и куколками этих чешуекрылых (в пище птенцов они составляли до 60—70%). Однако количество чешуекрылых в лесу было столь велико, что роль мухоловки в снижении их численности в очаге массового размножения не могла быть значительной. Весьма показательны и то, что в самых различных условиях общее изъятие с территории охотничьего участка

II. Воздействие мухоловки-пеструшки на доступное охотящимся птицам население беспозвоночных в разных лесных биоценозах (июнь)

| Некоторые компоненты пищи | Вне очага массового размножения | | | |
|--|--|--------------------------------------|--|--|
| | Мелколиственный лес, Московская обл., 1959 г. | Еловый лес, Московская обл., 1964 г. | Сосновый лес, Московская обл., 1964 г. | В очаге массового размножения дубовой и боярышниковой листоверток Дубовый лес, Тульская обл., 1967 г. |
| | Изъято взрослыми птицами с охотничьего участка, %, и скормлено птенцам за время их пребывания в гнезде | | | |
| | 15 дней | 17 дней | 17 дней | 14 дней |
| Пауки | 1,8 | 0,1 | 0,1 | 1,7 |
| Полужесткокрылые | 0,6 | 0,1 | 0,1 | 1,2 |
| Жуки | 0,7 | 0,7 | 1,4 | 2,0 |
| Личинки тлевых коровок | 5,1 | 0,9 | 1,5 | 3,5 |
| Перепончатокрылые | 7,8 | 0,7 | 1,1 | 1,2 |
| Личинки пилильщиков | 19,0 | 6,2 | 10,7 | 2,2 |
| Чешуекрылые (исключительно гусеницы) | 2,5 | 4,0 | 4,1 | 0,5 |
| Площадь охотничьего участка, тыс. м ² | 1,5 | 3,5 | 2,9 | 2,2 |
| Беспозвоночных на охотничьем участке (по данным энтомологических учетов) | 1,8 млн. экз. 6,3 млн. экз. 3,5 млн. экз. 2,4 млн. экз.* | | | |
| Уничтожено на охотничьем участке в процессе выкармливания гнездовых птенцов, % | 0,85 | 0,25 | 0,40 | 0,65 |

* Не учтены тли (1 млн. экз.).

оказалось величиной почти стабильной. Как правило, за период пребывания птенцов в гнезде им скармливается около половины процента от числа доступных птицам беспозвоночных, обитающих на охотничьем участке. Это, по-видимому, объясняется существующими корреляциями между количеством птенцов в гнезде, интенсивностью их кормления и размерами охотничьего участка, определяемого обилием и разнообразием на его территории пригодных для питания птенцов мухоловки-пеструшки беспозвоночных. В то же время выборочность охотящихся птиц резко изменяется в зависимости от экологических условий: если вне периода вспышки массового размножения какого-либо вредителя (в мелколиственном лесу, ельнике и сосняке) мухоловки выборочно потребляли значительную часть беспозвоночных, то в очаге массового размножения листоверток (в дубовом лесу) птицы предпочитали кормить птенцов преимущественно листовертками. В результате степень воздействия на многие группы беспозвоночных в очаге массового размножения листоверток оказалась ниже, чем вне его. При этом, несмотря на то что листовертки в очаге их массового размножения скармливались птенцам в огромном количестве и составляли более половины в их кормовом рационе, степень воздействия мухоловок на гусениц, куколок и бабочек оказалась меньшей, чем на многих других беспозвоночных, имеющих небольшое значение в питании. В очаге оказывается небольшим (меньшим, чем вне его) и воздействие мухоловок на гусениц листоверток. Из чего следует, что значение мухоловки-пеструшки как фактора, воздействующего на численность чешуекрылых, при прочих равных условиях связано обратной зависимостью с плотностью их популяций.

Размеры изъятия жертв в тех же условиях (мелколиственном, еловом, сосновом лесах и в очаге массового размножения листоверток в дубняке) некоторыми другими видами насекомоядных птиц, характеризующихся иными, чем мухоловка-пеструшка, способами охоты и местами сбора пищи, составляли около 0,3% численности доступных птицам беспозвоночных на охотничьем участке. Так, облавливающий в процессе сбора корма травянистую растительность, землю, склевывающий насекомых с пней и во мху лесной конек за 14—15 дней скармливает птенцам 5 тыс. экз. различных мелких животных — около 0,3% населения обитающих в нижнем ярусе мелколиственного леса на территории охотничьего участка (около 5 тыс. м²) беспозвоночных. Только наиболее предпочитаемые насекомые (личинки пилильщиков, гусеницы бабочек, цикады и некоторые мухи) истреблялись за указанный срок на несколько процентов (рис. 33).

Имеющая довольно узкую пищевую специализацию зеленая лазоревка собирает корм исключительно в кронах лиственных деревьев

первого яруса, значительно реже — в подлеске и крайне редко — в травянистом покрове. За время выкармливания птенцов первого выводка (около 20 дней) лазоревки вылавливают со своего охотничьего участка, имеющего площадь приблизительно 5 тыс. м², более 7,5 тыс. экз. гусениц, пауков и т. п., уничтожая около 0,2% населения беспозвоночных, обитающих во всех ярусах мелколиственного леса [14]. Однако, несмотря на общее низкое «давление» охотящихся лазоревок на население доступных им беспозвоночных, наиболее часто приносимая птенцам добыча — гусеницы чешуекрылых (составляющие в пище птенцов около 60%) — уничтожалась довольно интенсивно.

За 20 дней выкармливания птенцов первого выводка им было принесено 7% гусениц листоверток (от их числа, обитавшего на охотничьем участке лазоревок), 3% совок.

В условиях массового размножения листоверток в островных дубравах Тульской обл. полевые воробьи собирали корм для птенцов

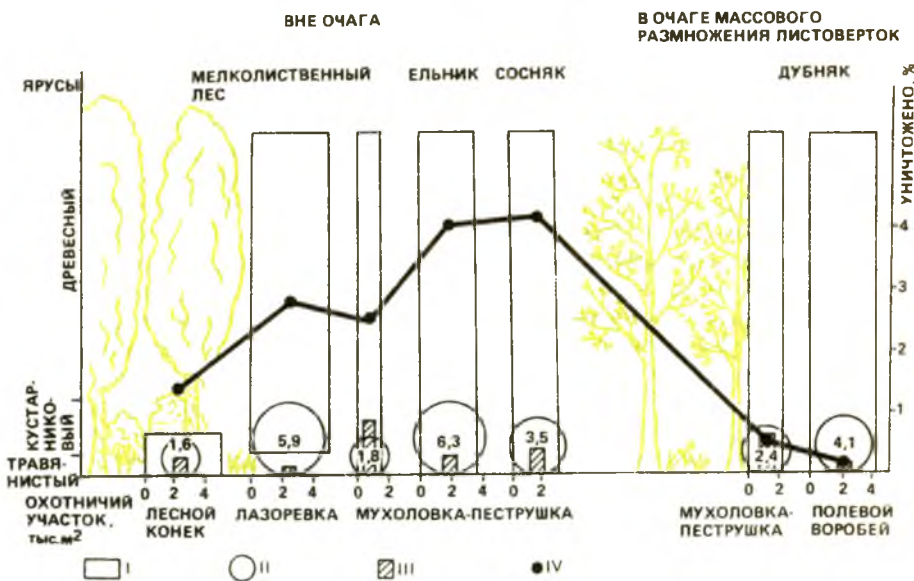


Рис. 33. Колебание масштабов уничтожения беспозвоночных, доступных для насекомоядных птиц, в процессе выкармливания гнездовых птенцов:

I — охотничий участок (и ярусы леса, облавливаемые взрослыми птицами); II — численность беспозвоночных (цифры в круге — млн. экз.), доступных охотящимся птицам (в дублянке не учтены тли); III — доля населения беспозвоночных, скормленная птенцам; IV — доля населения чешуекрылых (гусениц и куколок), скормленная птенцам

с охотничьего участка в 4 тыс. м², облавливая преимущественно кроны деревьев и подлесок, но часто посещали также и землю. За 14 дней пребывания птенцов в гнезде взрослые птицы скармливали им 7 тыс. экз. пищевых объектов, уничтожая таким образом 0,2% населения беспозвоночных охотничьего участка. За это время они принесли птенцам около 0,4% жуков, 0,4% перепончатокрылых, 0,5% двукрылых, обитавших на охотничьем участке (см. рис. 33). Все эти насекомые поедались птенцами полевых воробьев в небольшом числе: двукрылые составляли в спектре питания птенцов всего 4%, жуки — около 2%. Поэтому слабое воздействие на перечисленные группы насекомых воспринимается как само собою разумеющееся. Гусеницы и куколки листоверток, составляющие 80—90% пищевых объектов, поедаемых птенцами, были уничтожены на охотничьем участке за гнездовой период (14 дней) только на 0,1—0,2%. Таким образом, несмотря на огромное количество листоверток, поедаемое птенцами количество этих чешуекрылых в период их массового размножения было столь велико в лесу, что роль воробьев в снижении численности этих насекомых оказалась незначительной.

Подводя общие итоги эффективности отдельных видов насекомоядных птиц в ограничении численности беспозвоночных, следует обратить внимание на размер общего изъятия с территории охотничьего участка, осуществляемого взрослыми птицами в процессе выкармливания гнездовых птенцов, это, как оказалось, величина довольно постоянная. За период гнездового развития птенцам мухоловки-пеструшки как в очаге вспышки массового размножения какого-либо насекомого, так и вне его скармливалось 0,2—0,9% беспозвоночных, обитающих на охотничьем участке и доступных для собирающих корм взрослых птиц, птенцам лесного конька — 0,3%, лазоревки — 0,1%, полевого воробья — 0,2%. При этом вне вспышки массового размножения какого-нибудь насекомого виды птиц, специализирующиеся на преимущественном потреблении определенного типа кормов (например, лазоревка, питающаяся исключительно гусеницами чешуекрылых), оказывают в целом меньшее давление на беспозвоночных, обитающих в пределах охотничьего участка (в одном и том же участке мелколиственного леса в конце июня 1959 г. мухоловки-пеструшки скормили птенцам за время их пребывания в гнезде 0,9% беспозвоночных, а лазоревки — только 0,1%).

Специализация лесных видов птиц в добывании пищи внешне выражается в приуроченности охотящихся насекомоядных птиц к различным ярусам древостоя. Виды, строго приуроченные к определенному ярусу леса, занимающие относительно узкую пищевую нишу в лесном биоценозе (например, лесной конек, собирающий корм исключительно в нижнем ярусе леса, или лазоревка, склеываю-

щая гусениц в кронах деревьев), оказывают в целом на общую численность беспозвоночных (в пределах своих охотничьих участков) меньшее воздействие, чем малоспециализированные виды насекомоядных птиц, собирающие корм во всех ярусах (например, мухоловка-пеструшка). Кроме того, виды со строго локализованными ярусами сбора пищи уничтожают меньший процент основных жертв: вне «вспышки» охотящиеся в верхнем ярусе мелколиственного леса лазоревки скармливают птенцам за период их гнездового развития всего 2—3% голых гусениц, обитающих на территории охотничьего участка; охотящиеся в травяном покрове мелколиственного леса лесные коньки — менее 2%; в то же время мухоловки-пеструшки, облавливая все ярусы леса как в мелколиственном, так и в еловом и сосновом лесах, уничтожают примерно 4% голых гусениц. Столь незначительное воздействие видов насекомоядных птиц, имеющих узкую пищевую нишу, на голых листоядных гусениц вне периода вспышки массового размножения какого-либо насекомого, по-видимому, биологически целесообразно, так как препятствует подрыву кормовой базы (основу питания птенцов, например, лазоревки в условиях, где проводились наблюдения, составляли исключительно гусеницы листоверток, огневок и совок, даже в период депрессии численности популяций этих чешуекрылых).

Эффективность различных видов насекомоядных птиц в ограничении численности беспозвоночных заметно меняется в зависимости от колебаний параметров внешней среды. Если вне вспышки массового размножения какого-либо вредителя насекомоядные птицы (питание которых было рассмотрено) за период гнездового развития птенцов снижали на охотничьих участках численность голых листоядных гусениц в среднем на 1,5—4,2%, то в очаге вспышки массового размножения листоверток при резком возрастании доли этих гусениц в пище птенцов мухоловки-пеструшки принесли гнездовым птенцам лишь около 0,5%, а полевые воробьи — всего 0,2% гусениц листоверток, обитающих на охотничьем участке. Отсюда следует, что эффективность исследованных видов птиц в ограничении численности вредных для древостоя листоядных гусениц выше вне вспышки массового размножения какого-либо насекомого и значительно ниже в очаге массового размножения листоверток.

Подобные приведенным, но полученные другими путями и методами оценки доли населения беспозвоночных, уничтожаемых за определенный период времени, свидетельствуют о довольно значительных вариациях соответствующих показателей. По наблюдениям Х. Н. Клуйвера (Kluijver, 1933), в Голландии скворцы уничтожили в 1930 г. только 1% (в 1931 г. — 0,8%) личинок комаров-долгоножек, хотя, например, в мае 1931 г. эти личинки составляли около

27% всей пищи скворцов. Приблизительная оценка степени воздействия горихвостки на численность куколок сосновой совки составляет примерно 3% за период выкармливания 1-го и 2-го выводков, т. е. за 28 дней [39]. Столь же незначительный процент (от 0,9 до 4,8% в разные годы), характеризующий степень «выедания» синицами в период размножения листовых гусениц, был получен М. М. Бетс (M. M. Betts, 1955) в дубовом лесу Англии. Степень же воздействия на гусениц и куколок зимней пяденицы, составлявшей в питании птенцов синиц около 30% от всех съеденных гусениц и куколок чешуекрылых, колебалась от 0,3 до 2,6% в разные годы на разных участках. В сосновых лесах Восточной Англии синицы-московки за 15 дней поедали сами и скармливали птенцам 3—6% гусениц сосновой хвоевертки.

С другой стороны, по наблюдениям Л. Тинбергена, размножавшиеся в сосновых лесах Голландии синицы уничтожали значительно больший процент своих жертв. В основном уничтожались личиночные фазы развития насекомых: население гусениц сосновой совки — на $\frac{1}{3}$. По данным Дж. А. Джибба (J. A. Gibb, 1958), в сосновых лесах Англии около 45% гусениц *Ernarmonia conicolana*, питающихся семенами внутри молодых шишек сосны, уничтожается синицами за зимний период. Питаясь в зимнее время яйцами непарного шелкопряда, большая синица и лазоревка, по подсчетам Г. Рейхарта (G. Reichart, 1960), повреждают при этом 34—76% кладок, уничтожая 33—69% яиц в больших кладках из 500—740 яиц, а в маленьких — 80—100%.

Эффективность влияния комплекса лесных птиц на численность беспозвоночных животных. Приведенные факты, число которых может быть увеличено ссылками на аналогичные наблюдения как в лесных биоценозах, так и в садах, свидетельствуют о том, что птицы могут оказывать существенное влияние на насекомых, заметно снижая их численность. На участках леса с увеличенной плотностью птиц колебания численности беспозвоночных менее резки, чем в остальном древостое. Тем не менее высказываются сомнения в способности насекомоядных птиц регулировать численность насекомых. Л. О. Говард и В. Ф. Фиске (L. O. Howard, W. F. Fiske, 1911) сделали предположение, что процент насекомых, уничтожаемых птицами, довольно стабилен, а так как он не возрастает с увеличением численности насекомых, птицы не могут ее регулировать. Действительно, в очагах массового размножения листовёртки-почкоеда в лесах Канады все птицы, питающиеся этим видом, уничтожили за лето менее 4% особей вредителя [19]. В очагах массового размножения сибирского шелкопряда птицы за период развития этого чешуекрылого уничтожили 2,5% особей названного вредителя [40]. В очаге массового размножения боярышниковой листовёртки в дубравах Тульской обл. насекомоядные птицы уничто-

жили за весенне-летний период менее 10% особей этого вида, даже на тех участках леса, где плотность населения насекомоядных птиц была повышенной из-за проведенных мероприятий по привлечению дуплогнездников [14]. Изучавший в 1957—1961 гг. в северной Рейн-Вестфалии (ФРГ) роль насекомоядных птиц в очаге массового размножения дубовой листовертки В. Альтенкирч (W. Altenkirch, 1963, 1965) не нашел значительной разницы в численности листоверток на контрольном и опытных участках (хотя плотность населения размножавшихся дуплогнездников на опытном участке была в 3—4 раза выше, чем на контрольном). В очаге массового размножения волосистой пяденицы в лесах низовьев р. Урал их гусениц уничтожали 16 видов птиц, в желудках которых 30% пищевых объектов составляли личиночные фазы этого чешуекрылого; однако заметного урона вредителю птицы нанести не смогли [11].

Изучая в разные годы питание птиц американской белой бабочкой, Г. Д. Тотхилл (J. D. Tothill, 1922) обнаружил, что процент поврежденных птицами паутинных гнезд этого чешуекрылого был значительно выше при низкой численности гусениц, чем при высокой. Проведенные в последующем исследования по питанию насекомоядных птиц вне очагов массового размножения каких-либо насекомых показали, что размеры уничтожаемой птицами доли популяций их жертв в этих условиях чаще оказываются значительными. Так, размножающиеся в сосновых лесах Голландии синицы уничтожают от нескольких процентов до $\frac{1}{3}$ особей в популяциях своих основных жертв. Домовые воробьи убивают до 98% особей американской белой бабочки до того, как эти насекомые отложат яйца. Размножающиеся в сосновом лесу Восточной Англии синицы за период выкармливания птенцов уничтожили более 20% гусениц сосновой хвоевертки. В целом же весь комплекс насекомоядных птиц уничтожает за летний период обычно $\frac{1}{3}$ особей основных своих жертв.

Исследования трофических связей лугового конька, лапландского подорожника, варакушки и др. в тундре Южного Ямала, где насыщенность биоценоза воробьиными птицами близка к предельной, показали, что птицы оказывают существенное влияние на численность беспозвоночных, уничтожая за гнездовой период около $\frac{1}{2}$ личинок пилильщиков.

Однако в других условиях, в одном из дубовых лесов Англии, воздействие птиц на численность листоядных гусениц в период невысокой плотности их населения было относительно невелико. Как показали двухлетние наблюдения, все синицы, обитавшие в лесу, ежегодно скармливали птенцам от 0,9 до 4,8% особей пяденицы и других листоядных гусениц. В лесах северо-западного Нового Брансуика (Канада) в период относительно низкой численности черноголовой листовертки 9 видов

птиц, регулярно поедавших гусениц и куколок этого чешуекрылого (и выкармливающих ими птенцов), ежегодно уничтожали 1,8—4,8% особей его популяции.

Эти немногочисленные результаты некоторых исследований наводят на мысль, что значение комплекса насекомоядных птиц в снижении численности беспозвоночных будет различным в зависимости от условий среды (как и для каждого отдельного вида птицы в уже рассмотренных ситуациях). Выявить и оценить эти различия можно путем сравнения интегрального влияния птиц на численность потребляемых ими насекомых в условиях значительных колебаний плотности населения отдельных видов энтомофауны, т. е. в очаге вспышки массового размножения какого-либо вида насекомого и вне его.

Параллельно с использованием однотипной методики проведенные в очаге массового размножения боярышниковой и дубовой листовертки (дубравы Тульской обл.) и вне вспышки массового размножения насекомых (леса Московской обл.) исследования позволили сравнить уровни истребления доступного населения мезофауны комплексом насекомоядных птиц. Оказалось, что на участках леса с естественно сложившимся комплексом птиц они за 12 дней снижают численность доступных им беспозвоночных приблизительно на 0,5% как в очаге массового размножения, так и вне его [14]. При этом в условиях отсутствия резкого преобладания в энтомофауне какого-либо вида насекомого, птицы в гнездовой период сосредоточивают «давление» на наиболее пригодных для выкармливания птенцов жертвах — обычно на голых гусеницах чешуекрылых. При плотности голых гусениц от 50 тыс. до 500 тыс. экз. на 1 га птицы снижают их численность (за 12 дней в процессе выкармливания птенцов и собственного питания) на 2—5%. За весь гнездовой период (учитывая, что птицы истребляют также куколок и бабочек) весь комплекс обитающих в лесу птиц уничтожает около 20% особей популяций большинства видов чешуекрылых.

В очаге воздействие птиц на голых гусениц оказывается меньшим, чем вне очага: если в дубовом лесу вне очага за 12 дней было уничтожено 1,8% гусениц, то в очаге, где подавляющую часть чешуекрылых составляли гусеницы листовертки, — 0,9%. Кроме того, хотя с увеличением численности гусениц в биоценозе возрастало и их потребление, степень воздействия птиц на эту фазу развития листовертки обратно коррелировала с увеличением ее плотности в окружающей среде. В очаге массового размножения листовертки на участке дубового леса, где численность птиц была увеличена за счет развески искусственных гнездовых для дуплогнездников, комплекс насекомоядных птиц за 12 дней уничтожил 3% гусениц боярышниковой листовертки (при плотности гусениц 700 тыс. экз/га), а при увеличении плотности листовертки (до 2200 тыс. экз/га) — только 1,5% (рис. 34).

Аналогичные результаты дали работы в дубовых лесах северо-западной части ФРГ: даже при значительной плотности размножающихся на опытном участке птиц-дуплогнездящих (25 выводков на 1 га) разница в численности дубовой листовертки на участке, где велась развеска искусственных гнездовий, и на контрольном участке была незначительной. По другим наблюдениям, при «средней» численности дубовой листовертки птицы уничтожают до 50% ее популяции; однако в условиях пика численности листовертки птицы не оказывают на нее существенного влияния. Поэтому считают, что птицы могут играть профилактическую роль в предотвращении вспышки массового размножения листоверток; однако, для этого требуется очень высокая плотность населения птиц (до 30 пар на 1 га), которая не везде может быть достигнута. В то же время систематическое в течение многих лет привлечение птиц-дуплогнездящих (большой синицы, лазоревки, мухоловки-пеструшки, полевого во-

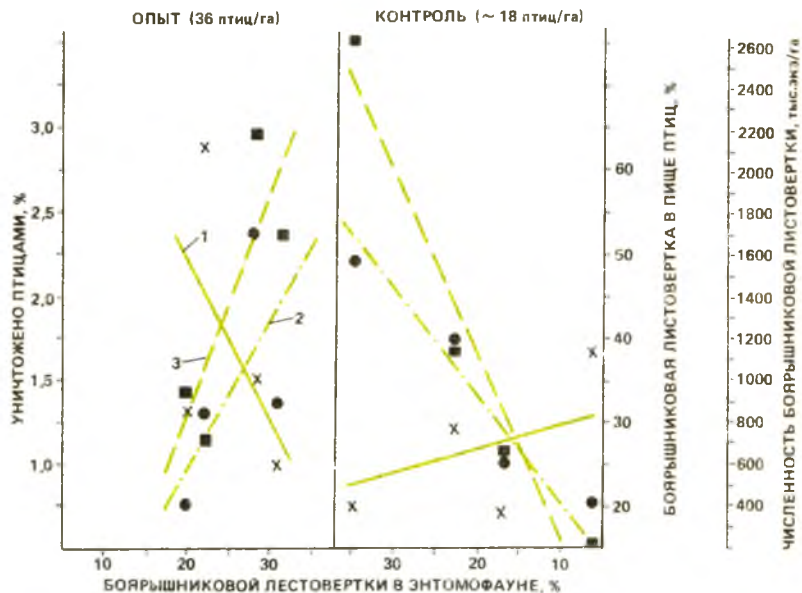


Рис. 34. Изменение элиминирующего значения насекомоядных птиц в зависимости от численности гусениц боярышниковой листовертки на участках дубового леса с естественной (контроль) и искусственно увеличенной (опыт) плотностью населения гнездящихся птиц (с птенцами):

1 — уничтожено гусениц за 12 дней (крестик — фактические данные); 2 — гусеницы в пище птиц (кружок — фактические данные); 3 — плотность населения боярышниковой листовертки в окружающей среде (квадратик — фактические данные)

робья в очаг размножения дубовой листовертки в смешанных лесах юго-запада ФРГ постепенно привело к значительному сокращению объедания листья дубов.

Сходные закономерности выявлены и в ряде исследований на других видах вредителей. Например, в очаге массового размножения сосновой пяденицы в Чехословакии процент ее особей, уничтоженный птицами, обратно коррелировал с численностью этого чешуекрылого в сосновом лесу. В 1957 г. (при исходной плотности популяции сосновой пяденицы в 843 тыс. яиц на 1 га) птицы, плотность которых составила 1308 экз. на 100 га, уничтожили 1,4% ее куколок, 2,1% яиц и 13,6% гусениц (число уничтоженных бабочек не установлено); в 1958 г. при исходной плотности пяденицы 409 тыс. яиц на 1 га птицы (994 экз. на 100 га) уничтожили 1,5% куколок, 2,2% бабочек и 13,8% гусениц (число уничтоженных яиц не установлено); в 1959 г. при 122 тыс. яиц пяденицы на 1 га птицами (596 экз. на 100 га) было уничтожено 5,7% куколок, 7,2% бабочек, 22,9% гусениц и 10,7% яиц. Уничтожение птицами листоблошек, обитающих на листьях эвкалипта в Австралии, и пилильчиков в лиственных лесах Канады также оказалось значительнее при низкой плотности жертвы.

В некоторых других исследованиях отмечается, что в период невысокой плотности популяции жертвы насекомоядные птицы обуславливают большую ее смертность, чем при высокой. Эта закономерность — уменьшение изымаемой комплексом лесных птиц доли населения насекомого при возрастании плотности его популяции — особенно четко прослеживается при нарастании численности гусениц (пище, предпочитаемой для большинства насекомоядных птиц наших лесов) в очагах массового размножения чешуекрылых. Например, в водоохранном с преобладанием дуба лиственных лесах долины р. Бузулук в Волгоградской обл. на участке с естественно сложившимся орнитоценозом, в котором преобладали серая мухоловка, зяблик, сорокопут-жулан и скворец, птицы (около 20 экз. взрослых и птенцов на 1 га) за 12 дней уничтожали около 2% голых листовых гусениц (среди которых преобладала дубовая листовертка), когда их плотность составляла 0,5 млн. экз./га, и более 3,5% — при 180 тыс. экз./га. Одновременно птицы уничтожали 0,5% волосатых гусениц непарного и кольчатого шелкопряда при плотности их населения 200 тыс. экз./га и 0,6% — при плотности 100 тыс. экз./га.

На участке, где путем привлечения дуплогнездящих птиц была доведена до 80—85 взрослых особей с птенцами (половина их количества приходилась на полевого воробья, а большую часть другой половины составляли большая синица, лазоревка и мухоловка-пеструшка), они уничтожали 6,3% населения голых листовых гусениц (исключительно дубовой листовертки)

при их численности около 1 млн. экз/га и 17,6% — при 160 тыс. экз/га. На этом же участке леса птицы уничтожили 2,4% волосатых гусениц кольчатого и непарного шелкопрядов при их численности в 280 тыс. экз/га и 8,4% — при плотности 95 тыс. экз/га.

Хотя в целом закономерности потребления насекомоядными птицами гусениц разных видов чешуекрылых сходны, а эффект интегрального значения птиц в истреблении чешуекрылых в очаге их массового размножения возрастает более или менее пропорционально увеличению численности (в расчете на единицу площади) насекомоядных птиц, мохнатые гусеницы кольчатого и непарного шелкопрядов уничтожаются значительно слабее, чем неопушенные гусеницы других чешуекрылых. В конечном итоге на участке, где проводились мероприятия по привлечению дуплогнездников, птицы уничтожают примерно 20% особей в популяции дубовой листовертки (контактируя с ней в течение двух месяцев — от появления гусениц и до откладки яиц новым поколением бабочек) и около 6—8% особей непарного и кольчатого шелкопрядов (за 2,5—3 весенне-летних месяца). В тех же массивах леса при естественной плотности населения насекомоядные птицы уничтожали за весенне-летний период около 5% особей в популяции дубовой листовертки и около 2% — в популяциях непарного и кольчатого шелкопрядов [14].

В очаге массового размножения непарного шелкопряда в дубово-грабниновом лесу во время очень высокой численности вредителя (10 млн. гусениц и куколок на 1 га) даже на участках, где в течение нескольких лет интенсивно проводились мероприятия по привлечению дуплогнездников, птицы уничтожали за весенне-летний период 0,5% особей его популяции.

Все сказанное позволяет заключить, что при естественной плотности населения насекомоядные птицы не могут существенно разрядить плотность населения вида в очаге его массового размножения и не способны оказать значительного влияния на динамику численности того или иного открытоживущего растительноядного насекомого. Даже очень резкое увеличение (обусловленное успешным привлечением дуплогнездников) плотности населения насекомоядных птиц в очаге не вносит принципиальных изменений в их значение как истребителей массового вредителя. В конечном итоге на участках леса с экспериментально увеличенной численностью насекомоядных птиц в очаге массового размножения листоверток охотящиеся в лесу птицы уничтожали за весенне-летнее время менее 10% особей в популяциях чешуекрылых, тогда как вне очага — до 40% популяций большинства видов чешуекрылых.

Изменение значения комплекса лесных птиц в ограничении численности беспозвоночных на разных стадиях развития очага вспышки

массового размножения вредных насекомых. В предыдущем разделе было показано, что роль комплекса насекомоядных птиц как фактора, лимитирующего численность беспозвоночных, уменьшается в очаге массового размножения того или иного насекомого и возрастает вне его. Отсюда вытекает, что указанная закономерность должна проявляться и на разных стадиях развития очага. Действительно, как показали многолетние наблюдения, проведенные на разных стадиях развития очага массового размножения листоверток в дубравах Тульской обл., интегральное значение комплекса лесных птиц в снижении численности насекомых, за которыми они охотились, закономерно изменялось во времени [14].

В наибольшем количестве на всех стадиях развития очага насекомоядные птицы истребляли чешуекрылых, особенно самых массовых из них в исследовавшемся дубовом лесу, — дубовую и боярышниковую листоверток. При этом четко выявляется закономерность: чем больше численность того или иного вида листовертки в биоценозе, тем больше и его доля в пище насекомоядных птиц. В то же время воздействие, оказываемое естественно сложившимся орнитоценозом на численность этих чешуекрылых, обратно коррелирует с их плотностью в окружающей среде, т. е. зависит от стадии развития очага (рис. 35).

Интенсивность воздействия естественно сложившегося комплекса насекомоядных птиц как на популяции отдельных видов насекомых, так и на численность беспозвоночных в целом в течение вегетационного периода максимально возрастала в июне, а затем довольно быстро падала. Изменение интенсивности интегрального воздействия птиц на численность беспозвоночных в течение лета определяется двумя причинами. Во-первых, наибольшее потребление птицами беспозвоночных наблюдалось в июне, когда численность насекомоядных птиц в лесу бывает максимальной (это совпадало по времени с периодом вылета из гнезд массовых видов). Во-вторых, максимальная численность беспозвоночных, доступных и пригодных для питания по своим размерам насекомоядным птицам, охотящимся на участке, приходится на конец мая; затем она постепенно снижается и к моменту наибольшей численности птиц в дубовом лесу (середине — концу июня) уменьшается примерно вдвое. Такая именно размерность изменения численности беспозвоночных определяется сроками прохождения фаз развития и временем завершения активной части жизненного цикла листовертками, а также изменениями их численности во времени. В дальнейшем вместе с уменьшением численности беспозвоночных быстро падает (в связи с уменьшением плотности населения насекомоядных птиц в лесу) и трофическая активность комплекса птиц, что приводит к снижению его «давления» на беспозвоночных. Таким образом, уровень воздействия естественно сложившегося

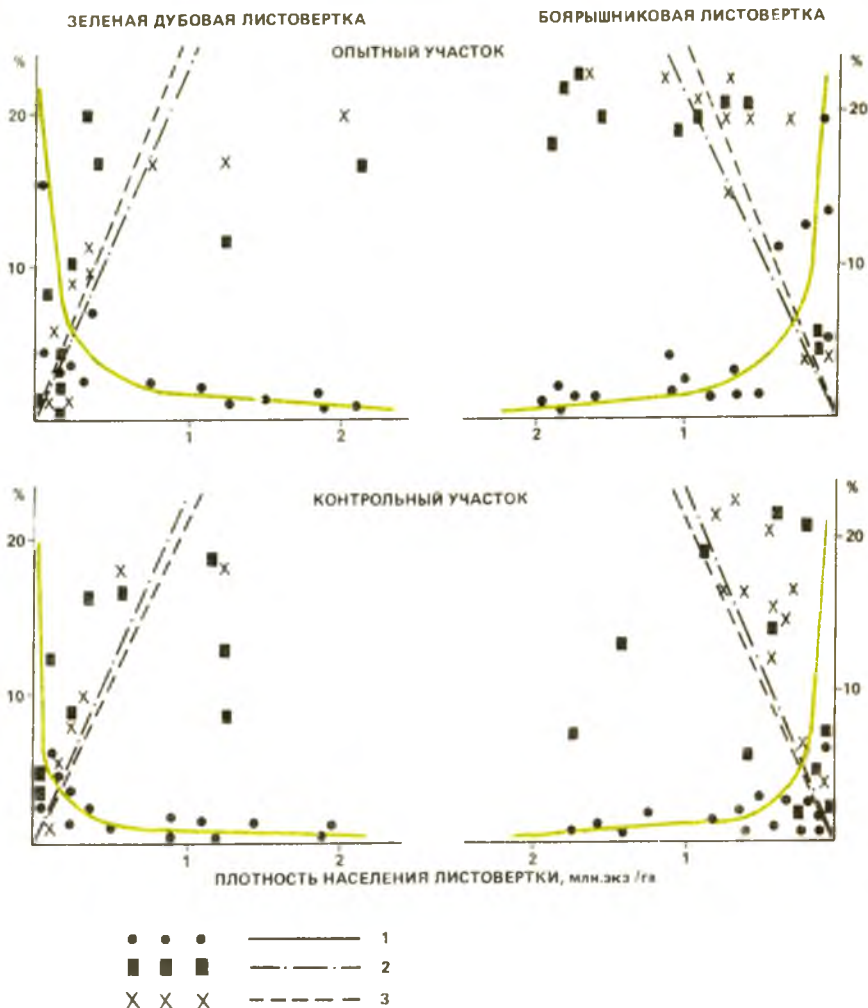


Рис. 35. Изменение элиминирующего значения комплекса лесных птиц в зависимости от плотности популяций листоев в дубовом лесу:

1 — степень воздействия птиц за 12 дней; 2 — доля каждой из листоев в пище птиц; 3 — доля каждой из листоев в общем населении открытоживущих беспозвоночных мезофауны.

Отдельные значки — экспериментальные данные; линии — расчетные

комплекса насекомоядных птиц на численность особей в популяциях жертв этих птиц в определенной степени сбалансирован сезонным ходом изменения численности, с одной стороны, беспозвоночных, а с другой — потребляющих их птиц. Из этого можно заключить, что значение естественно сложившегося комплекса насекомоядных птиц в уничтожении беспозвоночных будет тем меньше, чем больше будут отличаться численность и соотношения отдельных групп беспозвоночных в биоценозе от обычных (оптимальных для данной среды). Очевидно, значение орнитоценоза в уничтожении беспозвоночных будет меньше при максимальном уровне численности листоверток в очаге их массового размножения и больше в тех случаях, когда очаг угасает (или только зарождается).

Там, где на опытных участках леса путем развески искусственных гнездовых для дуплогнездников была увеличена численность гнездящихся птиц, их интегральное воздействие на весь комплекс беспозвоночных возросло более или менее пропорционально увеличению плотности населения насекомоядных птиц.

Графические изображения этих зависимостей позволяют заключить, что увеличение потребления обоих видов листоверток насекомоядными птицами происходит прямо пропорционально возрастанию численности популяций этих чешуекрылых в биоценозе. При сходных значениях плотностей особей дубовой и боярышниковой листоверток в окружающей среде птицы уничтожают сходные доли популяции каждой из них, что, очевидно, говорит о равноценности для насекомоядных птиц этих кормов (как в отношении их качества, так и трудности добывания).

Зависимость элиминирующего значения комплекса насекомоядных птиц (выраженного в процентах) от плотности населения листоверток в биоценозе не является прямой. Как показывают экспериментальные данные, при увеличении численности листовертки в биоценозе степень воздействия на нее птиц уменьшается. Теоретически рассчитанная кривая близка к экспериментально полученным точкам (см. рис. 35).

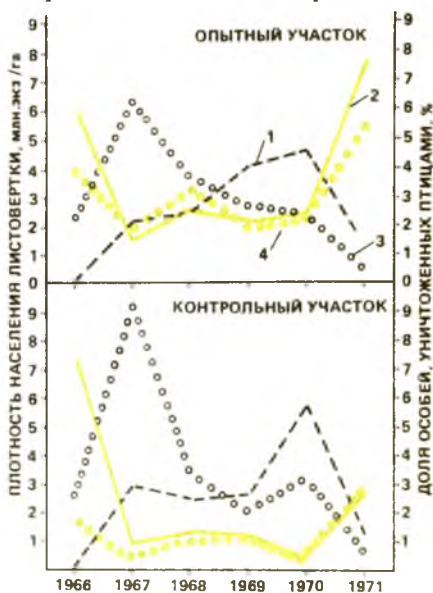
Изложенное позволяет заключить, что значение комплекса насекомоядных птиц как фактора, влияющего на численность листоверток, возрастает (до определенной степени) с уменьшением плотности популяций этих чешуекрылых в биоценозе. В целом, если учесть, что активный период жизни (от появления гусениц и до откладки яиц новым поколением бабочек) дубовой и боярышниковой листоверток продолжается приблизительно два месяца, можно рассчитать, что в дубравах Тульской обл. в 1966—1971 гг. при естественной плотности населения птиц ежегодно уничтожалось около 1% листоверток; на участках с искусственно повышенной численностью насекомоядных птиц — 2—3%.

Однако элиминирующая роль авифауны не была стабильна в течение всего периода исследования (1966—1971 гг.). Уровень воздействия комплекса насекомоядных птиц на численность особей в популяциях листоверток обратно коррелирует с их плотностью в биоценозе, т. е. определяется стадией развития очага массового размножения листоверток (рис. 36).

Регуляторная роль специфических естественных врагов, как показано В. А. Заславским и Е. С. Сугоняевым (1967) на основании критического обзора энтомологических работ, проявляется обычно уже при низкой плотности популяций хозяев вследствие того, что задержка реакции на изменение плотности последних у них минимальна. В результате флуктуации популяций хозяев происходят в ограниченном диапазоне. Реакция многоядных естественных врагов (подавляющее большинство насекомоядных птиц) проявляется чаще при относительно более высокой плотности популяций хозяев (жертв). Л. Тинберген (L. Tinbergen, 1960) со своими учениками, изучая факторы, влияющие на интенсивность хищничества синиц в сосновых лесах Голландии, показал, что при определенной для каждого вида плотности популяции жертвы у синиц вырабатывается «стереотипная методика отыскания и поимки» жертв данного вида, но она используется синицами лишь при определенной плотности данного вида жертвы. При малочисленности жертвы «стереотип» на нее не вырабатывается; а когда плотность жертвы возрастает выше определенного критического предела и начинает составлять в пище синиц достаточно высокий процент, птицы прекращают его использовать, в результате значение этого вида жертвы в пище становится непропорционально мало — падает и влияние хищни-

Рис. 36. Колебания элиминирующего значения комплекса лесных птиц на разных стадиях развития очага массового размножения листоверток в дубняке:

1 — максимальная плотность населения гусениц зеленой дубовой листовертки; 2 — уничтожено зеленой дубовой листовертки; 3 — максимальная плотность населения гусениц боярышниковой листовертки; 4 — уничтожено боярышниковой листовертки



ка на жертву. Появляющиеся в последнее время работы свидетельствуют, что именно при «средней» (не высокой, но и не более низкой, чем какой-то критический уровень) плотности популяции насекомого-жертвы птицы оказывают наиболее заметное влияние на его численность, обуславливая значительную часть смертности жертвы, и в целом играют доминирующую роль в предотвращении увеличения численности насекомых. Поскольку насекомоядные птицы истребляют главным образом беспозвоночных с достаточно высокой численностью, они являются фактором апостатического отбора, поддерживающего полиморфизм жертв.

Проявляясь при относительно более высокой («средней») плотности популяций жертв, реакция многоядных естественных врагов к тому же осуществляется с большой задержкой. В этом случае амплитуды колебаний плотности популяций жертв оказываются значительными и нередко принимают такой размах, что выходят за пределы регуляторных возможностей многоядных хищников. Учитывая, что регулятором численности насекомого может быть только фактор, интенсивность действия которого увеличивается с возрастанием плотности жертвы, не следует гиперболизировать значение насекомоядных птиц как самостоятельного фактора, регулирующего динамику численности особей в популяциях насекомых. Насекомоядные птицы являются фактором, лимитирующим численность насекомых (при этом наиболее эффективно лишь при невысоких плотностях их популяций).

Однако это не означает, что роль орнитоценоза в регулировании численности особей в популяциях насекомых незначительна: при высоком уровне общей смертности вредителя даже незначительное дополнительное воздействие птиц может оказаться решающим. Поэтому, несмотря на достаточно детальные исследования значения отдельных видов и групп энтомофагов в регулировании численности того или иного вида насекомого, часто не удается выделить какой-либо один вид хищника (или паразита), который бы играл решающую роль. Энтомологи, изучавшие динамику численности стволовых вредителей (малого соснового лубоеда и большого осинового скрипуна) пришли к выводу, что численность этих видов регулируется всем комплексом естественных врагов (в том числе и птицами), которые взаимосвязаны и оказывают на вредителя разностороннее воздействие, определяемое условиями среды.

Значение комплекса лесных птиц как фактора, ограничивающего численность насекомого в очаге массового размножения, закономерно изменяется во времени. В период очень низкой численности насекомого оно незаметно; при «средней», наиболее «обычной» для данного биоценоза плотности населения вредителя оно делается значи-

тельным (достигая 6—12% популяции данной жертвы, уничтоженной за один весенне-летний гнездовой сезон). В следующие годы при дальнейшем увеличении численности давшего вспышку массового размножения насекомого воздействие на него птиц все больше и больше «отстает» от роста его популяции, становясь минимальным в год, когда плотность населения вредителя достигает максимума. Затем по мере затухания очага уровень изъятия птицами насекомого постепенно возрастает. Казалось бы, все повторяется вновь, но в обратном порядке, а соответственно изменяется и роль птиц в регулировании численности давшего вспышку массового размножения насекомого.

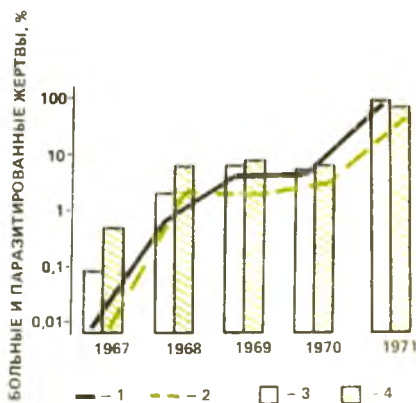
Однако это не так. Дело в том, что какая-то часть популяции насекомого всегда бывает поражена в большей или меньшей степени паразитами или болезнями. Доля эта непостоянна и в значительной мере зависит от плотности населения насекомого. Нестабильным является и процесс выборочности насекомоядными птицами жертв с разным «физиологическим» состоянием, т. е. больных, паразитированных, поврежденных хищниками или здоровых. Птицы легко различают здоровых и паразитированных насекомых даже в тех случаях, когда жертва непосредственно не видна: куколка, которая находится в коконе, личинка — в галле и т. п. (Nielsen, 1977; Schlichter, 1978).

Как показали исследования в дубравах Тульской обл. [14], на средних стадиях развития очага массового размножения листоверток (на третий-четвертый год его существования), когда их численность достигала максимума — более 10 млн. гусениц первого возраста на 1 га древостоя — популяции этих вредителей были очень слабо заражены болезнями и паразитами. Лишь около 0,5% июньских гусениц и куколок листоверток имели в 1967 г. признаки болезней или были заражены паразитами. При столь низком проценте неполноценных жертв птицы проявляли явную тенденцию кормиться здоровыми особями листоверток (рис. 37). Со временем, по мере «старения» очага, процент больных и

Рис. 37. Изменение поедаемости птицами больных и паразитированных на разных стадиях листоверток во время развития очага вспышки массового размножения:

доля больных и паразитированных гусениц и куколок зеленой дубовой листовертки:
1 — в пище; 3 — в биоценозе;

доля больных и паразитированных гусениц и куколок боярышниковой листовертки:
2 — в пище; 4 — в биоценозе



паразитированных гусениц и куколок чешуекрылых в нем возрастал. В 1968 г., когда уже более 4% особей в популяциях чешуекрылых в фазе гусеницы или куколки имели (в июне) признаки болезней или были заражены паразитами только около 1% неполноценных особей поедалось птицами.

На конечных стадиях развития очага вспышки массового размножения листоверток зараженность гусениц и куколок чешуекрылых болезнями и паразитами продолжала возрастать, превысив в 1969—1970 гг. 5%. Значительно возрастает в этот период и доля неполноценных жертв в пище насекомоядных птиц (см. рис. 37). Наконец, в 1971 г., когда началось угасание очага (плотность гусениц листоверток первого возраста снизилась до 1,5 млн. на 1 га леса), больные и паразитированные гусеницы и куколки составили более половины. Потребление их птицами также резко возросло: доля больных и паразитированных гусениц и куколок в пище птиц превысила 40% от числа особей неимагинальных фаз развития всех съеденных птицами чешуекрылых.

В течение активной части жизненного цикла листоверток их зараженность паразитическими насекомыми и микроорганизмами не остается постоянной. Обычно весной больные и паразитированные гусеницы встречаются редко. Повторные энтомологические пробы на зараженность чешуекрылых показывают, что со временем доля больных и паразитированных особей неуклонно возрастает, достигая максимума к моменту окукливания. Таким образом, отстающие в своем развитии гусеницы оказываются основными носителями болезней и развивающихся паразитов. В годы максимальной численности листоверток, когда гусеницы полностью объедают листву дубов, именно отставшие в своем развитии больные и зараженные паразитами гусеницы не успевают окуклиться и для завершения своего питания вынуждены опускаться на орешник и даже в травяной покров. Здесь они, как правило, обречены на гибель из-за отсутствия характерной пищи, а вместе с ними гибнут и развивающиеся в них паразиты. Поскольку с опустившимися в нижний ярус леса и погибшими от болезней гусеницами здоровые особи популяции, уже окуклившиеся в объеденных кронах дубов, контактировать не могут, прекращается и распространение заболеваний. Следовательно, можно предположить, что избыточная численность в биоценозе дубового леса гусениц листоверток, приводящая к полному объеданию крон деревьев, одновременно препятствует распространению паразитов и болезней и тем самым способствует поддержанию высокой численности вредителя в очаге его массового размножения.

Охотящиеся в кронах деревьев птицы — фактор, действующий в противоположном направлении, выбирая самую жизнеспособную

часть популяции листоверток, — оказывают заметное влияние на динамику колебаний численности обоих видов чешуекрылых.

Увеличение зараженности паразитическими насекомыми гусениц и куколок листоверток в кризисной стадии развития очага приводит к тому, что птицы начинают потреблять паразитированных чешуекрылых (кормиться которыми при невысокой зараженности жертвы они избегали) пропорционально (или даже чаще) их встречаемости в окружающей среде, чем, по-видимому, способствуют оздоровлению популяции жертвы. Следовательно, в период затухания очага вспышки массового размножения листоверток значение птиц в снижении численности особей в популяциях этих чешуекрылых падает.

Окуклившиеся первыми листовертки слабее заражены болезнями и меньше паразитированы; среди задержавшихся в развитии особей доля паразитированных, зараженных болезнями и поврежденных кожеедами куколок возрастает. Насекомоядные птицы довольно чутко реагируют на изменение в биоценозе доли больных и паразитированных насекомых. В начале (во второй и третьей декадах мая) больные и паразитированные листовертки в пище птиц составляют немногим более процента, затем их значение быстро возрастает (рис. 38).

Хотя имеющиеся «на сегодня» исследования об отношении мелких лесных птиц к паразитированным или больным насекомым малочисленны, они в большинстве случаев свидетельствуют об определен-

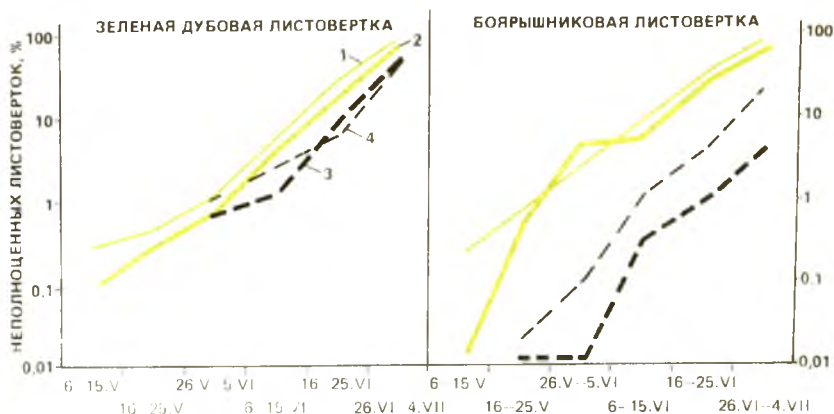


Рис. 38. Возрастание доли неполноценных листоверток в биоценозе и в пище птиц к концу окукливания гусениц (Тульская обл.), %:

1 — больных и паразитированных гусениц в энтомофауне; 2 — больных и паразитированных куколок в энтомофауне; 3 — больных и паразитированных гусениц в пище птиц; 4 — больных и паразитированных куколок в пище птиц

ных закономерностях в селекции таких жертв птицами. Так, в очагах массового размножения сосновой совки, поедая после сгребания подстилки и рыхления почвы ее куколок, синицы гаички изменили соотношение между вредителем и его паразитами: если в начале (до рыхления) на 1 м² почвы приходилось 13,6 здоровых куколок совки и 10,2 экз. ее паразитов, то через два дня оно составило 3 и 3,7. Изучение воздействия птиц на численность вредных насекомых [17] показало, что обычно птицы не снижают эффективности воздействия специализированных паразитов на вредителей; выбирая чаще здоровых насекомых, птицы ускоряют уничтожение вредителей. Однако, когда в лесостепных дубравах была высокой зараженности гусениц непарного шелкопряда перепончатокрыльми, птицы уничтожали паразитированных гусениц в большей пропорции, чем здоровых. Интенсивно уничтожая в местах скопления куколок шелкопрядов, птицы часто потребляли больший процент паразитированных куколок, чем здоровых, снижая тем самым численность некоторых полезных насекомых. На то, что птицы в значительном количестве потребляют больных и паразитированных насекомых, указывают многие исследователи. Так, по наблюдениям С. Пфейфера и В. Кейля (S. Pfeifer, W. Keil, 1958), наибольшее количество съеденных большой синицей зараженных гусениц зеленой дубовой листовертки составляло 28,6%, а куколок того же вредителя, съеденных мухоловкой-пеструшкой, — 12,0%. По другим данным, соответствующие показатели составляли 20—25%.

Установление закономерности в уничтожении птицами неполноценных жертв имеет большое значение для практики использования насекомоядных птиц. Если они выборочно потребляют больных и паразитированных насекомых, то тем самым ослабляют полезную деятельность паразитов и болезнетворных микроорганизмов по подавлению вредителей, препятствуют распространению заболеваний и паразитов в популяциях насекомых. Если же насекомоядные птицы поедают в основном здоровых безвредных насекомых, их роль в уничтожении вредителей, бесспорно, должна быть оценена положительно.

Насколько позволяют судить имеющиеся в настоящее время результаты исследований трофических связей лесных птиц, при высокой зараженности вредителя (основная часть которого, следовательно, обречена на гибель) насекомоядные птицы существенно снижают не только численность хозяев, но и их паразитов. Как показывают приведенные данные, с увеличением зараженности хозяев, как правило, увеличивается и доля паразитированных и больных жертв, потребляемых птицами в процессе питания (рис. 39). Количество паразитированных и больных особей в популяции давшего вспышку массового размножения вида насекомого возрастает по мере угасания очага

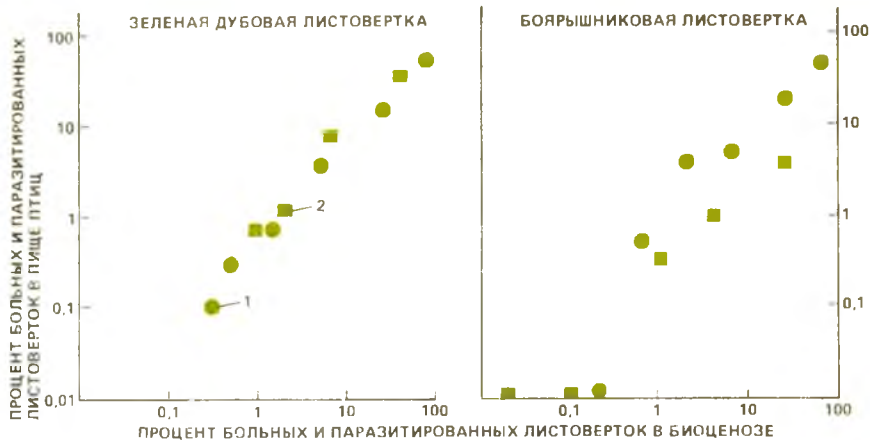


Рис. 39. Зависимость степени потребления птицами неполноценных жертв от их доли в популяции листоверток, 1970 г., Тульская обл.

1 — доля больных и паразитированных гусениц; 2 — доля больных и паразитированных куколок

(см. рис. 37). Поэтому значение насекомоядных птиц в снижении численности вредителя со временем уменьшается.

Подводя итог изложенному, следует подчеркнуть, что на начальных стадиях развития очага вспышки массового размножения насекомых птицы, выбирая и поедая физиологически полноценных жертв, оказывают наиболее сильное воздействие на численность особей в популяции вредителя. На поздних стадиях развития очага роль насекомоядных птиц в регулировании численности особей в популяции вредителя (в массе зараженного паразитами и болезнями) становится минимальной: значение птиц сводится к уменьшению физиологического вреда, наносимого древостоем насекомыми.

Малоэффективные в отдельности многоядные хищники и паразиты формируют достаточно устойчивые для каждого биоценоза комплексы, суммарная деятельность которых имеет важное стабилизирующее значение. Будучи сами не способны регулировать плотность популяций своих жертв (при низкой и очень высокой численности последних), насекомоядные птицы замедляют темпы роста популяции потенциального вредителя, сокращают амплитуду колебаний его численности и уменьшают экономический ущерб, причиняемый вредителями. Наконец, на разных этапах колебаний численности проис-

ходит смена одних регуляторных механизмов другими. Последнее хорошо видно на разных стадиях развития очага массового размножения насекомого в меняющемся соотношении доли его населения, уничтожаемой комплексом птиц и паразитических насекомых (табл. 12).

12. Изменение роли отдельных биотических факторов в смертности боярышниковой листовертки на разных стадиях развития очага ее массового размножения (дубовый лес, Тульская обл.)

| Участок | Плотность населения птиц, экз/га, в начале июня | Плотность популяции листовертки, млн, экз/га | Погибло в фазе гусеницы и куколки, % | | |
|---------|---|--|--------------------------------------|----------------|--------------------------|
| | | | всего | в том числе от | |
| | | | | птиц* | паразитических насекомых |

1966 г., стадия нарастания численности боярышниковой листовертки

| | | | | | |
|-------------|----|-----|----|-----|-----|
| Опытный | 34 | 2,2 | 70 | 3,8 | 1,8 |
| Контрольный | 21 | 2,6 | 70 | 1,6 | |
| Загущенный | 27 | 1,5 | 60 | 7,8 | |

1970 г., стадия кризиса (начало) численности боярышниковой листовертки

| | | | | | |
|-------------|-----------------------|-----|----|-----|------|
| Опытный | 50 | 2,3 | 80 | 2,1 | 32,4 |
| Контрольный | 23 | 3,2 | 80 | 0,2 | |
| Загущенный | Работы не проводились | | | | |

* Учтено только воздействие птиц, гнездившихся на участках.

Биотические факторы играют доминирующую роль в сложных гетерогенных, преимущественно естественных, сообществах. Значение орнитоценоза, как и других биотических факторов, возрастает в устойчивой среде. Следовательно, основными силами, влияющими на роль лесных насекомоядных птиц, являются экологические факторы, изменяющие «полезную» деятельность орнитоценоза в широком диапазоне. Даже при одних и тех же пищевых связях роль птиц в разных обстоятельствах оказывается различной.

Таким образом, привлечение птиц в очаги массового размножения вредителей — лишь путь к уменьшению вредоносности насекомых, численность которых резко возросла или возрастает. Наибольший хозяйственный эффект в предотвращении массового размножения насекомых в лесу и нанесения ими существенного вреда древостоем следует ожидать от мероприятий, направленных на поддержание устойчивого «равновесия» между потенциально вредными насекомыми и комплексом насекомоядных птиц, истребляющим их. Иными слова-

ми, привлечение в леса определенного комплекса насекомоядных птиц, способных сдерживать нарастание численности характерных для данного древостоя вредителей, необходимо начинать проводить еще при низкой численности последних, в период их депрессии.

Аномальные случаи очень существенного влияния птиц на численность насекомых. В вышеприведенную схему не укладывается ряд факторов, резко от нее отклоняющихся. Так, еще И. Я. Шевирев (1892) подробно описал случай подавления очага массового размножения ильмового ногохвоста в степных древостоях Бердянского лесничества (на юге Украины) скворцами, в огромном количестве поедавшими его гусениц и скармливавшими их птенцам. О ликвидации птицами очага массового размножения сосновой пяденицы в Донецком лесхозе сообщал В. Г. Аверин (1941). В степных лесных насаждениях Камышинского опытного пункта Волгоградской обл. во время вспышки массового размножения лесной пяденицы сороки за лето и осень 1949 г. уничтожили 80% коконов березового пилильщика [45]. В полезащитных лесополосах Ростовской обл. сороки за осенний период расклевали более 36% коконов златогузки. В островном дубовом лесу на территории Теллермановского опытного лесничества (Воронежская обл.), расположенного на границе зоны степей, в очаге массового размножения непарного шелкопряда и зимней пяденицы птицы уничтожали около половины их гусениц [17]. В искусственных лесонасаждениях Джаныбекского стационара (глинистая полупустыня северного Прикаспия) пролетные птицы (пролет начинается в марте и продолжается с перерывом на 1—2 летних месяца до декабря) при массовом размножении зеленой дубовой листовертки, по исследованиям Г. Е. Корольковой (1971), снизили численность ее гусениц на 38%, а куколок на 60%. Численность обитающих в подстилке полезащитного лесонасаждения клопов, среди которых преобладала черепашка, снижалась птицами (в основном осенью) на 55%. В очаге массового размножения кольчатого шелкопряда в Бузулукском бору (Волгоградской обл.) птицы за лето 1950 г. снизили численность куколок кольчатого шелкопряда на 20,1%. В течение зимы кочующие стаи синиц ликвидировали очаг златогузки в двух плодовых садах на Украине.

Существенное влияние птиц отмечено во многих случаях в небольших локальных очагах. На маленьком по площади изолированном участке дубового леса в Пензенской обл., где зараженность достигала 1—3,5 тыс. яиц непарного шелкопряда на одно дерево (что угрожало полным объеданием листьев гусеницами), птицы-дуплогнездки при их массовом привлечении развеской искусственных гнездовий (более 10 шт/га) уничтожали 96% вредителей, «погасив очаг». В небольших очагах массового размножения дубовой листовертки

птицы-дуплогнездники при их массовом привлечении снижали численность вредителя в несколько раз, эффективно подавляя «вспышки» [3, 39].

Перечисленные факты значительного воздействия птиц на численность насекомых в очагах их массового размножения относятся к лесостепным древостоям, полезащитным насаждениям в степи или древостоям, произрастающим у южной границы лесной зоны. Здесь во время пролета концентрируются значительные массы птиц, часть которых задерживается и гнездится в местах с повышенной обеспеченностью кормами (часто это очаги массового размножения насекомых). Есть и другие наблюдения, показывающие, что в период миграций птицы могут концентрироваться в очагах массового размножения насекомых и существенно влиять на их численность [3, 7, 45]. В таком случае, повышенная численность птиц в очаге массового размножения вредителя является прямой количественной реакцией хищника на обилие жертв. А поскольку при совпадающем ходе движения численности жертвы и хищника последний может играть существенное значение в регуляции численности жертвы, нет ничего удивительного в том, что в условиях лесостепных насаждений насекомоядные птицы уничтожают большую часть популяции в массе размножившегося насекомого, а в отдельных случаях «подавляют» небольшие «очаги».

Очевидно, аналогичная ситуация имеет место и во взаимоотношениях зимующих в умеренной полосе птиц с насекомыми. Свободно перемещающиеся в осенне-зимне-весенний период по лесу синицы, пищухи, корольки и некоторые другие виды лесных насекомоядных птиц надолго задерживаются, концентрируясь там, где высока плотность населения зимующих насекомых¹. Обычно к весне птицы повреждают 70—90% зимних гнезд златогузки, поедая до 70% находящихся в них гусениц. Сравнительно с другими факторами, определяющими смертность златогузки в осенне-весенний период, деятельность птиц даже в очагах массового размножения этого вредителя оказывается преобладающей.

В Черноморском заповеднике за зиму 1959 г. большие синицы расклевали 12%, а в 1960 г. — 18% яйцекладок непарного шелкопряда. В местах массового размножения этого вредителя птицы в течение осени — весны повреждают 34—76% его кладок, уничтожая в них 33—69% яиц. За зимний период птицы (в основном дятлы) уничтожали в штате Арканзас (США) на полях с зерновыми культурами от 1,7—24,6 (зима 1961/62 г.) до 5,5—54,6% (зима 1962/63 г.) личинок зерновых точильщиков. В штате

¹ Исключение подтверждает правило. Привязанные к своим индивидуальным кормовым участкам в зимнее время дятлы за зиму уничтожили в небольшом лесу (Голландия) лишь около 5% рабочих особей рыжего лесного муравья из муравейников (De Bruyn and oth., 1972).

Висконсин (США) птицы за зиму снизили численность гусениц моли-чехлоноски на 23,5%, а в штате Иллинойс уничтожили за зиму 86,5% коконов бабочки-хилофоры, расположенных на стволах и крупных ветвях деревьев. В фруктовых садах Новой Шотландии дятлы в 1950—1956 гг. уменьшали к весне численность зимующих на стволах деревьев гусениц яблоневой плодожорки на 52—90%. При этом хищничество дятлов было интенсивнее в садах с более высокой плотностью популяции плодожорки.

В сосновых лесах Англии приблизительно 45% гусениц эрнармонии кониколаны, обитающих внутри молодых шишек сосны, поедаются синицами в течение зимы. При этом потребление гусениц синицами возрастало по мере увеличения плотности популяции этого чешуекрылого в лесу и, кроме того, оказалось значительнее на деревьях, где степень заселенности шишек вредителем была выше. Таким образом, в целом хищничество синиц — главный фактор смертности гусениц старших возрастов и куколок этой бабочки.

В горных сосновых лесах к востоку от Сьерра-Невады (США) шлемоносные чечевичники весной 1962 г. концентрировались в очаге массового размножения минирующей сосновой моли, где в значительных количествах поедали гусениц последнего возраста. И чем больше было гусениц в биоценозе, тем выше была и их поедаемость птицами.

Как видно из последних двух примеров, механизм реакции птиц на скрытую в тканях растения, но обильную (и, очевидно, предпочитаемую) добычу — прямой. Чем больше гусениц и куколок в биоценозе, тем выше их поедаемость. Следуя этой функциональной реакции, растет и количество насекомоядных птиц на инвазированном участке. Таким образом, количественная реакция — результат иммиграции хищника в биоценоз, где плотность жертвы повышена.

Учитывая изложенное, особый интерес должно вызывать установление роли таких высокоспециализированных птиц, как дятлы, в регулировании численности насекомых — ксилофагов. В лесах Горьковской обл. птицы (дятлы, лищуха, поползень) уничтожили всего 2% от общего числа особей в популяции малого соснового лубоеда. В лесах Черниговской и Брянской областей дятлы (в основном большой пестрый) уничтожают до 20% зимующих личинок последнего возраста осинового скрипуна. В культурах тополей 3—7-летнего возраста (Черниговская обл.) большой и малый пестрый дятлы раздолбили от 72,2 до 94,5% галлов с личинками осинового усача. В хвойном лесу Сьерра-Невады (США) дятлы за год уничтожили 31,8% особей в популяции соснового лубоеда. В штате Миссисипи (США) американские золотистые дятлы с октября по март уничтожили 63,7% личинок огневки, зимующих в основании стеблей злаков.

Приведенные факты показывают значительную вариабельность уровня воздействия дятлов на численность ксилофагов. Детальный анализ ряда более полных наблюдений дает необходимый материал для суждения о факторах, обуславливающих этот уровень.

Из естественных факторов, ограничивающих численность лубоеда, поражавшего энгельманову ель на больших площадях в Скалистых горах (Колорадо), наибольшую роль играли дятлы. На сильно пораженных деревьях они уничтожали 45—64% этих жуков. По данным Г. Е. Корольковой, изучавшей воздействие дятлов на популяции малого ясеневое лубоеда, вязового заболонника, заболонника-разрушителя в дубравах Теллермановского массива и Старобельской степи, в очагах массового размножения названных ксилофагов дятлы снижали численность этих вредителей на 33—69%.

Между плотностью популяции ксилофага и степенью воздействия на него дятлов

имеется определенная связь. В ЧССР в насаждениях с повышенной численностью осинового скрипуна дятлы (исключительно большой пестрый) извлекали из подкорковых ходов больший процент личинок, чем на участках леса, где зараженность была ниже. В сосновых лесах Голландии дятлы обычно потребляют лишь незначительный процент личинок долгоносика — сосновой жердняковой смолевки. Но если эти жуки становятся многочисленными, дятлы убивают до 95% их личинок и куколок.

По наблюдениям в лесах штата Колорадо (США), осенне-зимняя популяция дятлов (трехпалого, пушистого и волосатого) колебалась в зависимости от численности елового лубоеда. При низкой плотности популяции елового лубоеда (около 1 тыс. личинок на 0,4 га леса) численность каждого из дятлов составляла всего несколько экземпляров на 40 га, при высокой плотности лубоеда (160 тыс. личинок на 0,4 га) — соответственно 10—60 экз.; при вспышке массового размножения лубоеда, когда численность его личинок превышала 1,6 млн. экз. на 0,4 га, — 30—70 особей на 40 га леса. При низкой плотности популяции елового лубоеда дятлы уничтожили около 20% популяций этого вредителя, при высокой — 85%, а в очаге массового размножения — 50%. На способность дятлов эффективно контролировать численностьксилофагов при определенной плотности их популяции указывает и Б. Е. Викман (В. Е. Wickman, 1965), наблюдавший в Северо-Восточной Калифорнии уничтожение птицами личинок жуков-усачей на ветровальных участках леса.

В общем, можно считать, что в условиях, когда дятлы могут свободно концентрироваться в местах массового размноженияксилофагов (чему, однако, препятствует наличие у многих видов дятлов, во всяком случае у обитающих в лесах средней полосы СССР, индивидуальных кормовых участков зимой, а также гнездовых территорий в период размножения), их воздействие на этих насекомых является величиной, зависимой от плотности популяцииксилофагов жертв в широком диапазоне значений последней величины. Зона активности у дятлов оказывается, таким образом, значительно шире, чем у большинства обычных многоядных энтомофагов. Как и специализированные хищники и паразиты, дятлы могут наращивать численность с ростом плотности популяции жертв, благодаря чему их регулирующая роль охватывает очень широкий интервал значений плотности населенияксилофага.

Общие закономерности влияния лесных птиц на население беспозвоночных. Как показывают приведенные данные, роль отдельных видов и групп птиц в регулировании численности тех или иных видов насекомых, а также и общее значение орнитоценоза в лесном биоценозе определяются целым комплексом различных факторов. Одним из важнейших является пища, а наличие у птиц известной выборочности по отношению к имеющимся в биоценозе кормам дает основание надеяться на перспективность использования тех или иных видов для целенаправленного регулирования численности некоторых потенциально вредных насекомых.

Чтобы в целом оценить значение птиц в сокращении численности лесных насекомых, представить общие закономерности этого взаимодействия, необходимо вспомнить о выборочности в питании птиц. Хотя отдельные виды насекомоядных птиц используют в пищу разные группы беспозвоночных, в целом характер питания всего ком-

плекса птиц соответствует составу энтомофауны, населяющей участки их совместного обитания. Это положение проиллюстрировано рядом исследований и, по-видимому, справедливо для значительного разнообразия условий среды. Однако степень поедаемости птицами насекомых зависит от массовости последних, от степени их съедобности, размеров, способов передвижения, заметности и степени доступности, наличия дополнительных и альтернативных кормов, а также от экологических особенностей самого места сбора пищи. Поэтому при определенных условиях «пропорциональная» поедаемость насекомых всем комплексом птиц не будет иметь место. В обычных условиях каждый вид насекомого испытывает на себе воздействие одного или немногих видов птиц; массовые же виды насекомых поедаются многими видами птиц. Многие, дающие вспышки массового размножения листовядные вредители (например, мохнатые гусеницы шелкопрядов) в значительных количествах поедаются птицами лишь в период высокой численности этих насекомых. При массовом размножении зеленой дубовой листовертки в лесах около Дрездена (ГДР) птенцы большой синицы выкармливались исключительно ее гусеницами и куколками.

Для некоторых видов насекомоядных птиц доказано наличие визуальной селекции. По наблюдениям Р. А. Камерона (R. A. D. Cameron, 1969), певчие дрозды выборочно потребляли морфы улиток, имеющие розовые раковины. Кроме этого, зимой они чаще поедали улиток *Ariant arbustorum*, а летом — *Serapea hortensis*. Различия в поедаемости улиток объясняются их поведением: первые весь год держатся на земле, тогда как вторые летом выползают на растения, где их легко замечают и схватывают охотящиеся птицы. Таким образом, поедаемость, а следовательно, и размеры изъятия птицами в данном случае зависят от поведения жертвы.

Важное значение имеет также поведение охотящихся птиц. Л. Тинберген (L. Tinbergen, 1960) со своими учениками (Mook and oth., 1960), изучая факторы, влияющие на интенсивность хищничества синиц в сосновых лесах Голландии, установил, что при определенной для каждого вида насекомого плотности популяции у синиц вырабатывается «стереотипная методика отыскания и поимки» данного вида жертвы. Но этот «стереотипный метод охоты» используется синицами лишь при определенной плотности населения этой жертвы. При малочисленности ее стереотип не вырабатывается, а когда численность жертвы сильно возрастает и начинает составлять в пище синиц излишне большой процент, птицы прекращают пользоваться «стереотипом» (в результате значение этого вида жертвы в пище становится непропорционально мало). Наличие у насекомоядных птиц механизма функционирования «стереотипного метода охоты», установленное Л. Тинбергеном, было подтверждено наблюдениями над синицами в сосновых лесах Восточной Англии Дж. А. Джиббом (J. A. Gibb, 1962) и рядом других исследований.

Следует заметить, что имеются данные, противоречащие этой концепции. Например, интенсивность хищничества большой синицы в разных условиях оказалась в ряде случаев эквивалентна только количеству пищевых объектов (на единицу площади) в окружающей среде (Rouama, 1970; Smith, Dawkins, 1971).

Для целей использования орнитоценоза в биологическом методе борьбы с вредными насекомыми (а точнее, для регулирования и удержания численности насекомых-фитофагов на экономически безвредном уровне) необходимо учитывать специфику пищевых реакций птиц в разных условиях среды и обеспеченности пищей. Однако именно в этой области (вопросы селективности в питании) существующие сведения все еще очень скудны. Очевидно, что дальнейшие наблюдения и исследования, направленные на выяснение пищевых предпочтений охотящихся в лесу птиц, представляют как теоретическую, так и прикладную значимость. Оценивая защитную деятельность птиц в лесу, мы должны признать, что главное ее значение заключается в постоянном контроле над размножением насекомых, имеющих сравнительно небольшую численность, и предотвращении всплеск массового размножения вредителя. Поэтому многие вопросы, связанные с изучением профилактической деятельности птиц, нужно исследовать не в местах массового размножения вредных насекомых, а на тех участках леса, где естественные соотношения между видами насекомых не изменены [11].

Несмотря на большую сложность механизма пищевой реакции насекомоядных птиц на увеличение плотности популяции жертвы, общая картина (с позиции современного уровня знаний) может быть представлена следующим образом. Птицы избегают кормиться очень редкими в биоценозе насекомыми, даже если они относятся к предпочитаемым. Экологический механизм этого в общем понятен: при более низкой, чем какой-то критический уровень, плотности населения жертвы на «изучение» и поимку незнакомого животного птица затрачивает слишком много времени и энергии. Поэтому и в ее пище такие жертвы встречаются реже, чем в окружающей среде: не каждую такую жертву птица станет рассматривать (чаще не обратит внимания), а если и осмотрит — не всегда решится склевать незнакомый объект. При некотором увеличении плотности популяции такой «редкой» жертвы, остающейся еще на достаточно низком уровне, птицы начинают ловить ее чаще, но лишь пропорционально увеличению плотности. При возрастании плотности популяции жертвы выше какого-то определенного уровня птицы начинают сталкиваться с ней настолько часто, что у них (если насекомое имеет достаточно высокие пищевые качества) вырабатывается стереотипный метод охоты: у нее происходит запечатление «образа искомого», встретив которое птица не изучает его, не выбирает позицию для атаки, а автомати-

чески пускает в ход уже выработавшийся стереотипный прием. По-видимому, запечатлеваются и места, в которых надо искать данную жертву. Все это приводит к тому, что доля такой добычи в спектре питания птицы непропорционально сильно увеличивается. Однако такой «стереотипный метод» отыскания и поимки жертвы используется птицами лишь в определенных границах плотности населения данного вида жертвы. При малочисленности жертвы «стереотип» на нее не вырабатывается («образ» данной жертвы стирается в памяти, не будучи подкрепленным частыми встречами), а когда плотность популяции жертвы возрастает выше определенного критического предела и начинает составлять в пище птиц достаточно высокий процент, использование «стереотипа» прекращается. Более того, насекомоядные птицы, стремясь питаться достаточно разнообразно, потребляют очень массовый вид жертвы даже реже, чем он встречается в окружающей среде. Очевидно, поэтому именно при «средней» (не высокой, но и не более низкой, чем какой-то критический уровень) плотности популяции насекомого-жертвы птицы оказывают наиболее заметное влияние на его численность, играют наибольшую роль в предотвращении дальнейшего увеличения его численности. Поскольку, таким образом, насекомоядные птицы истребляют исключительно жертв, имеющих достаточно высокую численность, они к тому же являются фактором, поддерживающим разнообразие беспозвоночных в лесу.

Резюмируя изложенное, можно считать установленным, что лесные птицы, поедая беспозвоночных-фитофагов, уменьшают размеры ущерба, наносимого древостою насекомыми. При этом роль птиц в снижении численности фитофагов существенней при невысокой плотности популяции жертвы. В период миграций и зимних кочевок птицы могут концентрироваться в местах с повышенной численностью тех или иных насекомых. В это время многие виды птиц проявляют как функциональную, так и количественную реакцию на плотность популяции жертвы, а у высокоспециализированных к питанию определенными видами жертв птиц (например, дятлы — насекомые ксилофаги) эта реакция бывает до известной степени сходна с таковой у специфических естественных врагов насекомых.

Пути использования лесных птиц в регулировании численности насекомых. В настоящее время представляется бесспорным, что именно экологическое направление должно быть основным, по которому следует вести защиту растений, так как создание длительного существования уравновешенных систем вредитель — комплекс его естественных врагов в принципе наиболее выгодно. Однако поскольку вспышки массового размножения — существующая реальность (особенно в агроценозах и монокультурных лесах), не должно преумень-

шаться и значение истребительных мер борьбы с насекомыми — вредителями растений. Наиболее широкие и достижимые перспективы открываются, как считают многие авторы, перед интегрированной борьбой, под которой подразумевается не только сочетание химического и биологического методов, но и вся сумма факторов и приемов, способствующих созданию устойчивости в биоценозе.

Птицы часто занимают далеко не первое место среди биологических факторов, влияющих на уровень численности насекомых. Следовательно, их роль в общем ряду условий среды, определяющих численность того или иного вредителя, будет почти всегда незначительной. Однако это совсем не означает, что роль птиц несущественна.

Исследуя факторы, регулирующие плотность популяции мух-пестрокрылки, Г. К. Варли (G. C. Varley, 1947) показал, что численность вида может регулироваться фактором, от которого зависит лишь относительно небольшая доля смертности, при условии, что действие его зависит от плотности популяции. В то же время при высоком уровне смертности вредителя даже незначительное дополнительное воздействие птиц может оказаться решающим.

Вообще, несмотря на достаточно детальные исследования значения отдельных видов и групп энтомофагов в регулировании численности того или иного вида насекомого, часто оказывается невозможным выделить какой-либо один вид хищника или паразита, который бы играл решающую роль. Описанные наблюдения за динамикой развития очага массового размножения листоверток в дубовых лесах показали, что значение отдельных видов энтомофагов закономерно меняется по мере развития очага. На начальных фазах развития очага наибольшее значение в лимитировании числа выживающих особей вредителя играли хищники. Основная роль в этом принадлежала насекомоядным птицам. Выбирая в кронах деревьев наиболее жизнеспособную часть популяции вредителя, птицы оказывали существенное воздействие на колебания его численности. При затухании очага значение хищников падает; наиболее важную роль в уничтожении насекомого-вредителя играют его специфические враги — паразитические насекомые. Таким образом, многоядные хищники (насекомоядные птицы, хищные насекомые и др.) и паразиты в целом формируют достаточно устойчивые для каждого биоценоза комплексы, суммарная деятельность которых играет важное стабилизирующее значение. Этим положением определяется значение и место насекомоядных птиц в интегрированной борьбе с вредителями лесного хозяйства.

Рассматривая факторы, поддерживающие равновесие в растительных и животных сообществах и обуславливающие их целостность, исследователи уже давно заметили, что устойчивость биоценоза обеспечивается механизмами, препятствующими нарушению в нем внут-

ренных связей и структур. Хозяйственная деятельность человека является мощным фактором, изменяющим среду, нарушающим сложившиеся в биоценозах связи, способствующим расселению растений и животных. Все это уменьшает способность биогеоценозов осуществлять гомеостаз системы, причем особенно сокращается роль биocenотических механизмов в регуляции и возрастает значение популяционных, зависимых от плотности и колебаний физико-географических условий, что увеличивает неустойчивость системы, создает предпосылки для вспышек численности вредителей.

Вмешиваясь в жизнь экологических систем, человек стремится везде, где только возможно (в том числе и в лесах), насадить монокультуру и тем самым упрощает структуру биоценоза. В таких упрощенных биоценозах резкие колебания численности отдельных видов — правило. Поэтому благодаря основному характеру противоречий между эксплуатацией и естественной сукцессией полное сохранение климаксовых экосистем, по-видимому, невозможно. В то же время очевидно, что для создания стабильности надо найти пути повышения реактивности экосистем, в которых в результате эксплуатации человеком упрощается структура и ускоряются круговорот вещества и перенос энергии. Таким путем могут быть созданы условия для существования диких видов животных, способствующих поддержанию в устойчивом состоянии и на достаточно низком уровне популяций основных потенциальных вредителей хозяйственно важных растений того или иного биоценоза.

Лес — биоценоз, в котором упрощение сообщества (следовательно, и укорочение цепей питания), вызванное вмешательством человека, заинтересованного в «упрощении ради эффективности», не зашло еще столь далеко, как на обрабатываемых землях, которые в силу этого значительно чаще подвергаются нашествиям и вспышкам массового размножения вредителей [47]. Поэтому, если наиболее приемлемый путь поддержания равновесия в упрощенных «окультуренных биоценозах» — прямое подавление человеком возникающих вспышек массового размножения вредителей, чаще всего осуществляемое путем применения химических препаратов, то в лесу с его малоизмененными человеком сложными (а потому более устойчивыми) взаимоотношениями растений и животных наиболее приемлем метод биологического контроля численности вредных насекомых, осуществляемый птицами, амфибиями, хищными и паразитическими насекомыми и т. п.

Весьма эфемерное в лесах средней полосы европейской части СССР «состояние равновесия» может нарушиться при массовом появлении гусениц, которое затронет весь биоценоз. В этом случае виды животных, способствующие сокращению численности гусениц

явятся звеньями механизма, препятствующего нарушению структуры и связей между организмами в биоценозе. В уничтожении чешуекрылых в лесах немаловажное значение имеют хищные и паразитические виды насекомых, мелкие лесные птицы. Поедая в массе размножившихся вредителей, насекомоядные птицы заметно изменяют масштабы своей истребительной деятельности в зависимости от условий среды. Степень воздействия комплекса насекомоядных птиц на насекомое-вредителя есть функция плотности популяции этой жертвы и экологической обстановки биоценоза.

В свою очередь, численность в биоценозе насекомоядных птиц находится под сложным влиянием плотности популяций основных своих жертв. Обилие пищи определяет территориальное поведение и конкуренцию, влияет на рождаемость и выживаемость птиц. Таким образом, обеспечивается известная стабильность популяций насекомоядных птиц в ненарушенных экосистемах. Поскольку на численность насекомоядных птиц влияют также многие другие факторы внешней среды (обеспеченность местами для гнездования, архитектура среды и т. п.), создаются реальные предпосылки для управления плотностью популяций насекомоядных птиц при использовании их в целях регулирования численности насекомых — потенциальных вредителей лесного хозяйства.

Для достижения оптимальной для данного лесного биоценоза плотности населения насекомоядных птиц и наиболее рационального использования их полезной деятельности необходимо прежде всего учитывать потребности каждого вида в условиях, обеспечивающих их максимальную численность. Осуществление одних только мер по привлечению дуплогнездников (путем развески искусственных гнездовий) не даст необходимого эффекта, если они не будут сочетаться с обширными и разнообразными биотехническими мероприятиями, направленными на создание оптимальных условий для жизни и размножения насекомоядных птиц. Сохранение в лесу подлеска, дуплистых деревьев и других укрытий, охрана гнезд и самих насекомоядных птиц — лишь неполный перечень первоочередных мер, позволяющих заметно повысить роль птиц в поддержании численности насекомых на безвредном для леса уровне.

Проводя работы по повышению биологической активности птиц, необходимо учитывать, что только весь комплекс мероприятий по созданию в лесу оптимальных условий существования полезных для человека животных (насекомых-энтомофагов, птиц, млекопитающих, амфибий) может обеспечить необходимую эффективность биологического метода регулирования численности растительноядных насекомых. Насекомоядные птицы являются одним из полезнейших для человека компонентов лесной фауны, однако их положительное

значение наиболее существенно не само по себе, а как одного из факторов интегральной борьбы. Биотехнические мероприятия, направленные на увеличение численности птиц в лесу, необходимо тесно увязывать с лесохозяйственной практикой (рубками, работами по возобновлению древостоя и его охране, лесомелиоративными мерами и т. п.). Очевидно, именно такой путь может дать максимальный экономический эффект.

Хорошей иллюстрацией могут служить описанные Ю. Н. Куражсковским (1966) итоги параллельного изучения частей Усманского островного леса (Воронежская обл.), находившегося в условиях заповедного и обычного для лесхозов режимов. В лесах Воронежского заповедника, где были проведены разнообразные лесоустроительные и биотехнические мероприятия, обеспечивающие высокую биологическую устойчивость насаждений, потребность в специальных мерах по защите леса была сведена до минимума, на 15—30% повысилась его продуктивность и снизилась стоимость древесины.

Наконец, проводя биотехнические мероприятия по защите леса от вредителей, следует иметь в виду, что большинство растительноядных насекомых, представляющих опасных вредителей древостоев, обладает высокой подвижностью (например, чешуекрылые). Отсюда следует, что достаточно значительный и стойкий эффект от мер, направленных на повышение численности насекомоядных птиц (как и других энтомофагов и паразитических насекомых), можно ожидать лишь в случае проведения биотехнических мероприятий на значительных территориях.

Птицы как одна из основных и постоянных частей лесной фауны являются существенным, главное, постоянным компонентом сложного механизма, регулирующего численность лесных насекомых, особенно наиболее многочисленных из них — фитофагов.

В лесных биоценозах с их довольно устойчивой экологической обстановкой насекомые обычно присутствуют в количествах, значительно превосходящих минимум, необходимый для питания птиц. К такому соотношению и адаптированы трофические связи обитающих в лесу насекомоядных птиц. В период депрессии размножения некоторых насекомых последние уничтожаются птицами в максимальной степени. Отсюда следует, что основное направление использования птиц в биологической борьбе с вредными насекомыми — поддержание наибольшего разнообразия и высокой численности насекомоядных птиц в период депрессивного состояния популяций насекомых-фитофагов. Таким образом, охрана насекомоядных птиц — наиболее эффективное мероприятие в их использовании для борьбы с вредителями лесного хозяйства. Однако использование птиц должно рассчитываться не только на эти экстремальные для насеко-

ных-фитофагов условия, но и на постоянные, обычные экологические условия их существования.

В распоряжении работников лесного хозяйства находятся и должны быть последовательно в течение многих лет использованы эффективные меры управления численностью птиц, например путем подбора древесных и кустарниковых пород, необходимых для дополнительного питания, гнездования и укрытия птиц, их подкормки в критические периоды, а также путем развески искусственных гнездовий и т. п. Так как в разных зонах и типах леса экологическая обстановка очень разнообразна и сложна и может резко меняться (например, при сплошных рубках, пожарах, полезащитном лесоразведении и других лесомелиоративных мероприятиях), то для всех возникающих условий необходимы разработка и определение не отдельных мероприятий, а комплексов, обеспечивающих оптимальное существование и соответствующую ему наиболее полезную деятельность лесных птиц.

ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ЛЕСА

Пернатые хищники — дневные птицы и совы (ночные птицы) — далекие друг от друга по происхождению, но экологически близкие отряды одного класса животных. Большинство из них плотоядны и активно охотятся на достаточно крупную (по отношению к размерам собственного тела) живую добычу — чаще на позвоночных животных. Поскольку и человек с незапамятных времен охотился на этих же животных, к хищным птицам и оценке их значимости в природе люди всегда относились с особым пристрастием. Было время, когда хищные птицы, используемые в качестве ловцов, помогали человеку на охоте, а потому ценились и оберегались, но с развитием ружейной охоты оказались ненужными; их даже начали рассматривать как вредных конкурентов и стали безжалостно уничтожать. Такое отношение было «теоретически» подкреплено просуществовавшим, например, в нашей стране до середины шестидесятых годов текущего столетия мнением о безусловной вредности хищных птиц, снижающих поголовье охотничье-промысловых млекопитающих и птиц, нападающих на домашних животных. Основано это мнение было только на том, что в питании хищных птиц встречаются пушные звери, дичь и певчие птицы.

Однако для суждения о действительном значении хищных птиц в лесных биоценозах необходимы данные о том, какие виды животных и в каком количестве поедаются ими за сезон (за год), какова численность их жертв в лесу (например, на 1 км²) и численность самой хищной птицы, которая изучается. Лишь опубликован-

ная в 1946 г. работа голландского орнитолога Л. Тинбергена положила начало подобному строго научному анализу. Работа эта, в частности, показала, что даже такие высокоспециализированные орнитофаги, как «кровожадные разбойники» ястреба-перепелятника, за гнездовой период (32 дня) уничтожали лишь 8,4% населения домовых воробьев, 5,7% — больших синиц, 2,6% — зябликов, 2,3% — синиц-москвок.

Какова же с позиций современных зоологических знаний роль хищных птиц в лесных биоценозах?

В лесах нашей страны встречаются более 30 видов дневных хищных птиц, однако численность их обычно невелика. На европейской части СССР в густых таежных лесах севера средняя плотность гнездящихся хищников составляет примерно 20 пар на 100 км²; в разреженных, перемежающихся открытыми пространствами лесах южной тайги — в 2—3 раза выше (порядка 50 пар); а в островных лесах у южной границы лесной зоны составляет до 300 гнездящихся пар на 100 км² [6]. Примерно такая же плотность населения сов, в лесах их встречается 15 видов. Десяток видов сов, гнездящихся в лесах центра европейской части нашей страны, составляют вместе примерно 40 пар на 100 км². Учитывая, что таким образом на каждую пару пернатых хищников приходится примерно 5—10 тыс. мышевидных грызунов, 3—7 тыс. лягушек, 200—400 гнездящихся пар птиц на 1 км² территории (не считая пресмыкающихся, рыб и крупных насекомых, которые тоже входят в пищевой рацион ряда хищных птиц), можно, очевидно, говорить только о крайне незначительном в настоящее время их прямом воздействии на своих жертв (уничтожении части особей в популяциях).

Действительно, проведенные в различных лесных регионах центра европейской части страны исследования показали, что даже суммарное изъятие, осуществляемое за летний сезон всеми дневными хищными птицами, обычно не превышает 5—7% общего поголовья наиболее часто потребляемых видов птиц; чаще оно бывает значительно ниже [6]. Если теперь вспомнить, что примерно $\frac{3}{4}$ мелкой и средней величины птиц, поедаемых в основном хищными птицами, ежегодно погибают от различных естественных причин, станет ясно, что заметно влиять на естественный ход изменения численности добываемых птиц пернатые хищники не могут.

Однако столь незначительное уничтожение части поголовья птиц, на которых охотятся хищные птицы, не означает, что роль последних незначительна. Детальными наблюдениями, проведенными в последнее время, было доказано, что хищные птицы отлавливают в первую очередь и в значительно большей пропорции больных и ослабленных птиц (таких жертв просто легче поймать: обычно не более

$\frac{1}{3}$ нападений заканчиваются успешно — здоровая жертва обычно ускользает). Этим путем, с одной стороны, пернатые хищники оздоравливают популяции птиц, за которыми охотятся, а с другой, выбирая неполноценных особей, являются факторами естественного отбора, направляющим эволюцию своих жертв в благоприятную для них сторону и в конечном счете способствующим их процветанию.

К началу текущего столетия в Северной Норвегии было завершено поголовное истребление хищников, что привело к заметному увеличению численности белых куропаток (на что и была рассчитана истребительная кампания). Однако через несколько лет среди птиц вспыхнула эпизоотия кокцидиоза, начались и другие заболевания. Не отлавливаемые хищниками больные птицы в условиях повышенной численности куропаток благодаря частым контактам легко заражали здоровых. Численность куропаток стала стремительно сокращаться, стабилизировавшись еще через несколько лет на значительно более низком уровне, чем до отстрела хищных птиц.

Есть и более новые научные данные избирательного вылова хищниками больных и ослабленных животных. Например, в Забайкалье из остатков 178 сурков, найденных в гнездах хищных птиц, в трех были обнаружены возбудители чумы, тогда как ни у одного из почти 22 тыс. отловленных капканами сурков этого возбудителя не было. В начале 50-х годов во Франции в порядке борьбы с массовым размножением кроликов их заразили инфекционным миксомотозом. Вспыхнувшая эпизоотия погубила 95—99% кроликов Западной Европы. Однако на приморских низменностях Южной Испании эта болезнь так и не достигла размеров эпизоотии: многочисленные, как нигде больше в Европе, хищные птицы настолько быстро вылавливали здесь заболевших животных, что не давали инфекции распространяться [29].

Среди отловленных пернатыми хищниками птиц животных с физическими недостатками и увечьями оказывается больше, чем их доля в природе. Наконец, надо иметь в виду, что еще П. Л. Эрингтоном (P. L. Errington, 1946) было показано, а впоследствии многократно подтверждено другими исследователями: пернатые хищники вылавливают в первую очередь «нетерриториальных» (т. е. не имеющих собственной территории, а поэтому устраненных от гнездования) в сезон размножения птиц. Таким образом, и в этом случае преимущественно уничтожаются наименее, по-видимому, ценные для популяции особи, которые в конкурентной борьбе с птицами своего вида не смогли в силу тех или иных причин отстоять право на оставление собственного потомства, и, следовательно, наименее значимые для воспроизводства популяции, а значит, и существования вида в целом.

Если в настоящее время можно считать доказанным, что пернатые хищники-орнитофаги отлавливают преимущественно больных и ослабленных (обычно с пониженной активностью) птиц, то у миофагов наблюдается иная тенденция. Так, в лесу Южной Англии обыкновенная неясыть чаще (чем они попадают в биоценозе) ловит подвижных лесных мышей, нежели медлительных рыжих полевков (Southern, 1959; Southern, Lowe, 1982). Имеются исследования, свидетельствующие, что пернатые хищники легче обнаруживают роющихся в лесной подстилке и бегающих в траве наиболее активных (а потому сильнее демаскирующих себя) мышевидных грызунов, среди которых преобладают взрослые зверьки (чаще самцы, разыскивающие самок), имеющие, таким образом, наибольшие шансы угодить в когти к дневному или ночному хищнику. Если это будет подтверждено более точными количественными исследованиями, то станет очевидным, что птицы-миофаги, избирательно отлавливая в сезон размножения производителей популяции, чрезвычайно существенно влияют на колебания численности мышевидных грызунов.

Охотясь на мышевидных грызунов, пернатые хищники истребляют значительную часть особей в популяциях. Кольцеванием грызунов и последующим подсчетом колец, обнаруженных в гнездах поедающих их хищников, было установлено, что совы за 19 дней уничтожили 3,3% населения этих зверьков (Изотов, 1932).

Аналогичными исследованиями Н. И. Калабухова и В. В. Раевского (1933, 1935), проведенными на Северном Кавказе, было показано, что зимой охотящиеся около скирд соломы совы (Б. К. Фенюк 5 марта 1933 года на маршруте в 18 км встретил 34 совы, 2 луны, 5 зимняков и 4 пустельги) уничтожали 1,4—1,6% околованных домовых мышей каждые сутки. За 22 дня было истреблено $\frac{9}{10}$ зверьков на небольшом участке, где охотились совы. Однако после того, как число обитающих в скирдах мышей сильно уменьшилось, темпы уничтожения их резко снизились: за последующие 16 дней число мышей понизилось всего на 0,8%, после чего совы откочевали.

В лесостепи восточной части Воронежской обл. основные миофаги — канюк и обыкновенная неясыть — за год вылавливали до 10—15% населения мышевидных грызунов при их высокой численности; при низкой они переходили на питание другой добычей. При высокой численности водяной крысы (до 20 тыс/км²) в Барабинской низменности охотящиеся здесь большой подорлик, черный коршун, канюк, полевой лушь, пустельга и болотная сова уничтожили за летний сезон около 7,5% особей в популяции этого грызуна (Данилов, 1976).

На севере США (в штате Мичиган) 6 видов дневных хищных птиц и 4 вида сов за осень и зиму уничтожили 26% населения

пенсильванской полевки, 22% белоногих хомячков, 5% белок, около 5% птиц и т. д. (J. Craighead, F. Craighead, 1956). В лесу близ Оксфорда (Англия) серые неясыти за любой двухмесячный период года изымали 20—30% численности (на данный момент) рыжих полевок и 18—46% лесных мышей (Southern, Lowe, 1982).

Приведенные цифры достаточно существенны, и некоторые исследователи поэтому даже считают, что хищники — фактор, определяющий динамику численности мышевидных грызунов. Есть мнение, что смертность лесных полевок вызывается в основном совами.

Регуляторная роль пернатых хищников, вероятно, значительна (во всяком случае по отношению к мышевидным грызунам), так как в отличие от мелких насекомоядных птиц, из года в год имеющих более или менее стабильную величину кладки и достаточно прочно связанных с определенными территориями, где плотность их населения, за исключением времени пролета, колеблется слабо, дневные и ночные хищные птицы проявляют очень четко выраженную численную реакцию на изменение количества основных своих жертв. Так, на европейском Севере у границы тайги и тундры в годы массового размножения лемингов («леминговые» годы) у бородатой неясыти в кладке бывает до 7—9 яиц, у ястребиной совы — 11—13, у филина — 6 яиц. В годы, когда грызунов мало, число яиц в кладках бывает в 2 раза меньше, а в годы вымирания лемингов хищные птицы совсем не размножаются [10, 36]. Кроме того, в ряде случаев (что бывает не так уж и редко) при взаимодействии пернатых хищников с мышевидными грызунами движение численности и «хищника», и «жертвы» осуществляется синхронно. Способность хищника быстро и с минимальной задержкой наращивать свою численность в ответ на увеличение плотности населения мышевидных грызунов свидетельствует о его эффективной регуляторной роли, обуславливающей уменьшение размеров флуктуации численности жертв, стабилизирующей их популяцию.

Таким образом, значение пернатых хищников в лесных биоценозах определяется не столько качественным составом и количеством уничтоженных жертв, среди которых обычно преобладают грызуны, сколько тем, что они служат важнейшим фактором стабилизации уровня численности населения, поведения и фенотипа (внешнего облика) основных жертв — высших позвоночных животных. В естественных условиях отношения между пернатыми хищниками и их жертвами в лесу так сбалансированы в результате сопряженной эволюции (многотысячелетнего сосуществования, во время которого непрерывно происходила и сейчас происходит «подгонка» — взаимное приспособление друг к другу), что говорить о вреде или пользе хищных птиц бессмысленно. Они необходимы природе, нужны лесу.

Совсем другая ситуация складывается на антропогенно преобразованных территориях, где хозяйственная деятельность человека резко изменяет трофические связи в сообществах. Например, в полезащитных посадках леса или в лесопитомниках поселившиеся здесь миофаги — канюк, пустельга, болотная и ушастая совы — полезны, так как, поедая мышевидных грызунов, защищают деревца от уничтожения вредителями, сберегают посадочный материал и труд человека. Несомненно, полезны для человека и пернатые хищники, которые гнездятся в лесу, а охотятся на прилегающих нивах, где ловят мышевидных грызунов и тем защищают урожай зерновых культур (канюк, пустельга и многие совы). Чем больше птица выловит мышей, полевок и других зверьков, уничтожающих плоды труда земледельца, тем она полезней. Например, в условиях Московской обл. один выводок канюков уничтожает за лето 1 тыс. полевок (а зверек съедает за год примерно 1 кг зерна). Несложные подсчеты показывают, что масса сбереженного одной семьей канюков хлеба составляет примерно 500 кг! А это в условиях Подмоскovie — урожай зерна почти с 0,5 га. Таким образом, деятельность десятка пар канюков, обычно охотящихся на полях среднего по размерам колхоза, равноценна нескольким лишним гектаром хлебной нивы!

В то же время ястреб-перепелятник, поселившийся в парке, где ведется привлечение насекомоядных птиц, ястреб-тетеревятник (или другая достаточно крупных размеров хищная птица), обитающий рядом с птичьим двором, прудом с утками или зверофермой, — не желательные соседи. Деятельность таких особей, специализирующихся обычно на добывании разводимых человеком животных, конечно, должна быть оценена как вредная. И дело не в том, что в этом последнем случае проявилась «вредность» хищника, просто хищные птицы предпочитают, как правило, наиболее многочисленные и доступные виды жертв.

Таким образом, трофические связи отдельных хищников сильно изменяются в зависимости от условий окружающей среды. Поэтому оценки их биоценотической роли в жизни леса и хозяйственного значения должны делаться применительно к конкретным территориям и населяющим их биоценозам. В свете современной популяционной экологии ни один вид птиц не может считаться ни вредным, ни полезным. Не вид, как такой, в лице его отдельных представителей вреден или полезен, а население данного вида (т. е. совокупность живущих в данный момент и на данной территории особей оказывает суммарное воздействие на объекты питания, может быть либо вредно, либо полезно, либо, что часто бывает, просто безразлично [46].

Хозяйственная деятельность людей вносит значительные изменения в условия существования лесных животных, в том числе и

пернатых хищников. Даже не преследуемые в настоящее время многие хищные птицы просто не выносят беспокойства со стороны человека (соседства с отдыхающими, работающей в лесу техникой и т. п.), особенно в период гнездования — эффективность размножения у них в таких местах крайне низка. Некоторые хищные птицы (канюк, ястреба, некоторые совы) довольно легко переносят умеренные антропогенные преобразования ландшафтов и достаточно терпимы к фактору беспокойства (хозяйственные работы, пастьба скота, сбор грибов и ягод и т. п.). Их численность в последние годы возрастает, хотя и очень медленно. В целом же в лесах Советского Союза, особенно антропогенно освоенных, произрастающих на европейской части страны и на Урале, численность подавляющего большинства видов пернатых хищников низка. Например, на 1000 км² лесов здесь можно встретить одну пару беркутов и лишь в немногих местах. Говорить в этих условиях о каком бы то ни было хозяйственном значении редких хищных птиц, очевидно, бессмысленно, но их следует охранять как бесценный дар эволюции жизни на нашей планете, памятник природы.

РАСТИТЕЛЬНояДНЫЕ ПТИЦЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ЛЕСА

Подавляющее число видов птиц, обитающих в лесах нашей страны, в той или иной мере (хотя бы и в очень небольшом количестве) употребляют растительную пищу. Даже у таких в высшей степени насекомоядных птиц, как желтоголовый королек, ополовничек, зимой в пище регулярно встречаются семена. Поедание семян и вегетативных частей растений разнообразными птицами (и часто в значительных количествах) обуславливает повреждения вегетативных и генеративных органов, что может приводить даже к гибели отдельных растений, но наиболее существенным образом влияет на возобновление лесного фитоценоза.

А так как отдельные виды пернатых биоценотически связаны с разными группами древесно-кустарниковых пород, деятельность каждого оказывает различное воздействие на состав и характер растительных сообществ. В конечном итоге, избирательно поедая отдельные части растений, способствуя или препятствуя рассеиванию растительных зачатков, птицы влияют на состав и структуру лесных фитоценозов. Таким образом, находясь в постоянной зависимости от лесной растительности, птицы сами оказывают на нее разнообразное влияние.

Поедание птицами вегетативных частей растений. Многие птицы, особенно при ограниченности пищевых ресурсов в осенне-зимний период, поедают отдельные органы растений. Даже на крайнем

северном пределе распространения лесов (на Кольском п-ове), где фауна птиц бедна, хвою ели поедают 9 видов птиц. Листья, стебли, цветы, плоды около 60 видов травянистых растений здесь употребляют в пищу очень многие птицы, например осок — 14 видов птиц [27].

Голуби, куриные, дрозды и некоторые другие птицы весной и в начале лета регулярно склевывают нежные молодые побеги и верхушки листьев различных лесных растений. Иногда выдергивают и таким образом губят прорастающее растение. В зимнее время куропатки, рябчик, тетерев, некоторые воробьиные птицы поедают в огромном количестве почки лиственных деревьев. Например, в зобах пяти рябчиков было обнаружено 2805 листовых и цветочных почек ольхи, 482 почки березы, 481 рябины, 392 почки ив, 1586 черешков перечисленных пород [27]. Совершенно очевидно, что в биотопах, где концентрируются и кормятся в зимний период эти птицы, растительность должна испытывать определенные последствия такого воздействия. Действительно, наблюдения, проведенные в лесах центра европейской части страны, показывают, что тетерева, рябчики в осенне-зимний периоды, поедая березовые почки и сережки, а также почки и генеративные органы некоторых других древесных и кустарниковых пород, иногда так объедают отдельные растения (обычно это деревья, стоящие на опушке или с краю поляны), что крона у них совершенно деформируется, дерево плохо растет. Питающиеся зимой исключительно сосновой хвоей глухари порой так общипывают крону (ежедневно глухарь съедает около 300 г хвои), что наиболее часто посещаемые деревья засыхают. Скусывая верхушки и молодые побеги маленьких лиственниц, каменные глухари в северных лесах Восточной Сибири таким образом замедляют развитие подроста; поврежденные деревца кустятся, а поэтому их древесина теряет товарную ценность. Почки ели систематически склевывают щуры, а молодые шишечки сосны, молодые побеги можжевельника и его ягодоподобные шишки — глухарь и тетерева; почки ивы, особенно в большом количестве зимой, поедает белая куропатка. Куропатки и рябчики ощипывают массу побегов черники. В зобах куропаток находили по 1,5 тыс. обрывков веточек черники в среднем, а у рябчиков — по 600—800 веточек [27]. Почками разнообразных древесных пород кормятся голуби, зеленушка, снегирь, чечевица и некоторые другие вьюрковые птицы. Прокалывая клювом кору берез, кленов и некоторых других деревьев (чтобы ранней весной, когда начинается интенсивное сокодвижение, пить выделяющийся из ранок сладковатый сок), большие пестрые, а также белоспинные дятлы вызывают суховершинность, многократно «кольцуемых» деревьев. Кроме этого, через повреждения в коре в дерево могут попадать споры разрушающих древесину грибов; ослаб-

ленные многократными «сокопусканиями» деревья легче заселяются насекомыми-ксилофагами.

Количественная характеристика масштабов изъятия птицами растительных кормов практически отсутствует, а имеющиеся сведения свидетельствуют о незначительном прямом влиянии орнитоценоза на фитоценоз. По данным Б. А. Михайловского (1972), в лесах Дальнего Востока рябчик потребляет 0,4—0,7% молодых побегов лещины и березы, 2—6% сережек березы и почек клена. Соответствующие показатели в Нижнем Приангарье составляли для сережек берез и ольховника обычно менее одного процента [4].

Однако в антропогенно преобразованных ландшафтах, где биоцено- тические отношения резко нарушены, птицы могут сильно повре- ждать и достаточно большие по площади древесные насаждения. Например, снегирь, зяблик, большая синица и лазоревка повреждают во Франции $1/2$ и более почек фруктовых деревьев (Gautier, 1981).

Строя гнезда, многие виды лесных птиц используют для этого живые веточки растущих неподалеку деревьев и кустарников. Эти незначительные повреждения, наносимые древесно-кустарниковой растительности, становятся довольно заметными вблизи гнездовой колониальной птиц. Например, в 1946 г. в парках Аскании-Нова грачи выстроили более 6 тыс. гнезд; каждое из них было сложено в среднем из 270 веточек, 37% которых (600 тыс. молодых побегов) были живыми. В результате этих повреждений, а также сильного загрязнения листьев экскрементами многие деревья начали болеть и усыхать (Иваненко, 1955). Подсчеты, проведенные в грачевнике, находящемся в пойменном лесу (Ростовская обл.), где плотность населения колебалась в разные годы от 273 до 628 грачей на 1 га площади, занятой колонией, показали, что при строительстве новых и ремонте старых гнезд здесь используется до 320 кг/га веточного материала ежегодно (Тараненко, 1975). В отдельных случаях мас- совые скопления гнездящихся птиц (бакланов, цапель, а также грачей) вызывают локальные отмирания древесной растительности, обусловленные систематическим обламыванием ветвей. Иногда под тяжестью крупных гнезд (или нескольких гнезд колониальных птиц) ломаются крупные ветви и даже стволы деревьев. Однако подобные случаи скорее исключение, чем правило.

Вред, причиняемый птицами растениям при поедании (или использо- вании для гнездостроения) отдельных их частей, носит узколокаль- ный характер, а гибель целых полновозрастных экземпляров — редкость: страдают чаще лишь отдельные особи, у которых на- рушаются физиологические отправления, угнетается рост, подавляет- ся продуцирование зачатков и т. п. Обычно же растительность хорошо приспособлена к подобному воздействию со стороны птиц, и поеда-

ние ими отдельных частей практически не сказывается ни на взрослых растениях, ни на фитоценозах в целом.

Поедание птицами плодов и семян лесных растений. Поедая семена и плоды лесных растений, птицы в наибольших количествах используют древесные и кустарниковые породы. Семена ели, пихты и сосны, кедра и лиственницы, плоды дуба, грецкого ореха и каштана, клена и липы, рябины и лещины, бука и терна, можжевельника и черемухи, кизила и боярышника, а также еще почти трехсот видов деревьев и кустарников можно обнаружить в пище наших птиц. Вероятно, более $\frac{3}{4}$ встречающихся в лесу птиц хоть изредка используют в питании семена и плоды, но более или менее часто и в значительных количествах — лишь 70—80 видов (в лесах европейской части СССР).

Семена лесных деревьев и кустарников обычно употребляют около 50 видов птиц: голуби, большой пестрый дятел, свиристель, дрозды, зарянка, славки, синицы, пищуха, поползень, чечетка, снегирь, шур, клесты, зяблик и некоторые другие вьюрковые, сойка, кедровка, кукушка. В наших северных таежных лесах, где видовое разнообразие птиц невелико, семена березы поедают 14 видов птиц, а «можжевеловые ягоды» — около 10; плодами вороники питаются 20 видов, черники — 12, брусники — 13 [27].

О масштабах потребления растительных зачатков свидетельствуют следующие цифры. В лесах Марийской АССР на 100 га сосняков, где гнездились три пары больших пестрых дятлов, под «кузницами» было обнаружено 33 780 разбитых прошедшей зимой сосновых шишек (Ефремов, 1964). По другим данным, одиночная птица за зиму 1963/64 г. расклевала 2272 шишки сосны черной, а за зиму 1964/65 г. — 4651 шишку сосны горной (Meijering, 1967). В лесах Европы обычно большой пестрый дятел «обрабатывает» за зимний день 40—70 шишек ели или 70—140 шишек сосны [2, 14].

Перелетая с дерева на дерево, стайки клестов «сбивают» на землю огромное количество еловых (или сосновых) шишек, так как в процессе извлечения семян часто роняют их. Подсчеты, проведенные нами в еловом лесу Московской обл., показали, что один клест за зимний день обронил на землю 217 шишек ели; по двум другим наблюдениям соответственно 106 и 158. И хотя, как показывают многочисленные наблюдения, птицы извлекают из шишек лишь незначительную часть семян (дятлы — около 70%, клесты — 5—15%), в целом к моменту осыпания семян (это бывает в солнечные тихие дни ранней весны) можно заметить, что число сохранившихся на деревьях шишек заметно поубавилось. На этом основании некоторые исследователи клестам и большому пестрому дятлу обычно выносили приговор — «вредители леса», но, во-первых, сбрасывая шишки на

землю, дятлы и клесты (выполняя определенную биоценотическую функцию в лесу) обеспечивают таким образом пропитание разнообразнейших животных — белки, мышевидных грызунов, землероек-бурозубок и др. Более того, срывая шишки, клесты и дятлы положительно влияют на прирост побегов: несорванные шишки годами уже после высыпания из них семян продолжают висеть на дереве, что приводит к усыханию ветвей в местах прикрепления шишек, вызывая снижение числа активно фотосинтезирующих побегов в наиболее деятельной части крон деревьев. Поедая семена, многие синицы, а также клесты и дятлы охотно извлекают из шишек насекомых-карпофагов: гусениц шишковой огневки, еловой шишковой листовертки, личинок некоторых других чешуекрылых и жуков и т. п. Кроме того, сбрасывая на землю слаборасклеванные шишки, клесты и большой пестрый дятел пресекают дальнейшее развитие насекомых-карпофагов, так как на земле в условиях повышенной влажности личинки и куколки этих вредителей обречены на гибель. Таким образом, птицы снижают численность насекомых-семеноядов, влияя на заселенность шишек в следующем году. Во-вторых, так ли уж велика доля этих сбиваемых шишек в общем урожае хвойных деревьев?

Клесты появляются в лесах тех или иных регионов в значительном количестве лишь в годы урожая хвойных (сосны, ели, лиственницы); численность их поэтому из года в год колеблется в очень широких пределах. Будучи узкоспециализированными семеноедами, тесно связанными с хвойными породами, клесты полностью зависят от сроков созревания семян и распределения на территории таежной зоны мест с обильными урожаями. Вследствие этого А. Н. Формозов отмечал у целого ряда географических рас и популяций клестов полную утрату привязанности к гнездовой территории или отсутствие гнездового консерватизма, частые смены гнездовых районов с перемещениями на значительные расстояния. «Птицы-номады», или «птицы-цыгане», как издавна называют клестов немецкие орнитологи, помимо частых переселений, отличаются еще и удивительной пластичностью сроков гнездования — смещением половых циклов на осень, зиму и раннюю весну в зависимости от сроков созревания и наибольшей доступности семян их продуцентов [43].

Соответственно численности клестов в отдельные годы ими сбивается на землю огромное число шишек, а в другие — ни одной или очень мало. Обычно в урожайные годы клесты сбивают за зиму 10—20% созревших шишек ели (в лесах Московской обл.). Тем не менее в лесах, находящихся у северной границы своего распространения, их деятельность оказывает заметное влияние на самовозобновление хвойных пород. Например, у северной границы ареала ели

(на Кольском п-ове), где ее урожайность очень низка, питание клестов семенами и сбивание шишек тормозят процесс естественного возобновления. Исследования, проведенные в еловых лесах Калининской обл. Д. Н. Даниловым, позволили учесть использование основными потребителями за полгода (с июня по декабрь) среднего по обилию урожая. Здесь из первоначального урожая, равного в среднем 23,03 кг на 1 га, было съедено 1,95 кг семян: белкой — 50,2%, большим пестрым дятлом — 29,9% и клестами — 19,9%. Кроме того, за это время было сброшено на землю в шишках 6,73 кг/га семян ели, что соответствовало 29,3% первоначального урожая.

Большая часть сбиваемых на землю шишек — работа клестов. Например, из 5279 шишек, собранных А. Н. Формозовым в лесах разных типов в Костромской области, 79,1% были сброшены клестами, 11,4% — раздолблены дятлами, 7,7% — погрызены белками и 1,8% упали, сильно поврежденные насекомыми. По наблюдениям М. В. Глазова и Н. В. Чернышева (1976), в еловых лесах Валдайской возвышенности с июля 1973 г. по май 1974 г. белка, большой пестрый дятел и клест-еловик сбросили с деревьев от 20 до 40% всего урожая еловых шишек на пробных площадях (обильный урожай колебался на разных площадях от 45 тыс. до 75 тыс. шишек на 1 га). При этом за осенне-зимний период, когда семена ели потребляли практически только три перечисленных вида позвоночных, они съели всего 10—15% семян. Косвенные зоогенные потери примерно вдвое превышали прямые (за счет выедания), что объясняется сбрасыванием клестами шишек, в которых еще оставалось 65—70% полноценных семян. Однако столь сильные прямые зоогенные потери от позвоночных-карпофагов случаются только в годы обильного плодоношения ели.

В течение весны 1974 г. продолжавшие питаться в шишках гусеницы шишковой листовертки сократили число полноценных семян в висящих на деревьях шишках на 5—10%. Вообще же в годы обильного плодоношения зоогенные потери потенциального урожая семян (большую часть которых обуславливают насекомые — гусеницы еловой шишковой листовертки, личинки еловой шишковой галлицы, гусеницы шишковой огневки, личинки еловой мухи и др.) достигают 30—40%, а в годы небольших урожаев семена могут полностью уничтожаться насекомыми.

Клесты, большой пестрый дятел, синицы и другие птицы начинают потреблять семена ели только на стадии молочно-восковой спелости, в конце июня — начале июля. К этому времени многие насекомые, развивающиеся в шишках, заканчивают питание. Таким образом, оказывая более позднее воздействие на урожай семян,

птицы находятся в зависимости от своих кормовых конкурентов-насекомых. Масштабы уничтожения ими семян велики, например, шишковая листовертка повреждает до 67% еловых шишек. Для сравнения укажем, что желудевый долгоносик и желудевая плодожорка уничтожают до 50—90% урожая желудей; бересклетовая огневка в отдельные годы поражает до 90% семян бересклета. Поэтому при низких урожаях, когда насекомые уничтожают все семена (или их основную часть), птицы вынуждены перекочевывать в другие места (клесты, синица-московка, иногда и большой пестрый дятел) или переключаться на другие корма.

Наконец, в зависимости от породного состава деревьев в лесу и пространственного распределения плодоносящих деревьев, доля тех или иных растительных зачатков, потребляемая птицами, существенно изменяется. Например, в Нижнем Приангарье в пихтовых древостоях при очень обильном плодоношении хвойных пород с единичных елей клесты сбивали до 72—86% всего урожая шишек; в пойменных же ельниках доля сбитых шишек колебалась от 0 до 22% [4].

Более детально существующие зависимости между урожаем хвойных пород и размерами потребления их семян птицами-карпофагами можно проследить на примере большого пестрого дятла. Его роль в естественном возобновлении сосны и ели — вот уже более 150 лет предмет многократных исследований и противоречивых мнений специалистов.

Будучи тесно связан с сосной, елью, лиственницей, пихтой, семена которых составляют практически единственную его пищу зимой в лесах нашей страны, большой пестрый дятел проявляет территориальное поведение не только в период размножения, когда с занятого парой участка изгоняются другие особи вида, но и в осенне-зимний период, когда каждая особь завладевает собственным индивидуальным участком. В течение зимы каждый большой пестрый дятел придерживается определенного индивидуального участка, где кормится, площадь его колеблется от 3,5 до 5—6 и даже до 40—80 га.

Размеры индивидуальных кормовых участков дятлов в лесах центра европейской части СССР очень сильно варьируют в зависимости от урожая семян сосны и ели, а также состава древостоя. Например, в елово-сосновом лесу с довольно значительной примесью осины и березы (в Московской обл.) размеры индивидуального кормового участка в разные зимы варьировали от 5—8 до 15 га. На каждом из таких участков обычно бывало от 20—30 до 70 «кузниц», под каждой из которых в апреле можно было обнаружить от 3—5 до 3000—5000 шишек. В среднем под каждой «кузницей» в 1958/59 г. (когда был обильный урожай ели) находилось по 60 еловых и 15—20 сосновых шишек; в 1963/64 г. (когда был обильный урожай сосны) — по 400 сосновых и 20 еловых, соответственно «кузниц» на каждом индивидуальном участке было значительно меньше. Потребление семян ели или сосны всецело зависит от урожая. Как показали наблюдения, в течение дня в январе обрабатывается 70—100 сосновых или 50—70 еловых шишек; а с 21 марта по 21 апреля на участке хвойного леса площадью в 1 га было раздолблено 345 еловых и 104 сосновые шишки. В желудках больших пестрых дятлов, отстрелянных в осенне-зимний период, в хвойных лесах Подмосковья

в годы обильного урожая сосны мы находили по 150—250 семян сосны, в отдельных — до 300. Очень приблизительная прикидка, основанная на знании среднего размера индивидуального кормового участка, урожая ели в зиму 1958/59 г. и сосны — в 1963/64 г., а также количества сбитых шишек, накопившихся на индивидуальных кормовых участках к весне, позволяет предположить, что за 6 месяцев (с осени до весны) дятлы сбивали около 5—6% шишек и в том и в другом случаях [14].

Однако в приведенной оценке не учтены колебания семенной продукции в разных участках леса, различия в размещении дятлов, плотность населения которых в зимний период бывает большей в годы урожая ели и сосны (семена этих деревьев составляют в лесах центра европейской части страны практически единственную пищу для большого пестрого дятла в осенне-зимний период) и в участках леса, где урожай хвойных пород выше. Как показывают наблюдения, даже несущественные, казалось бы, особенности окружающих условий кардинальным образом влияют на масштабы изымания дятлами семенной продукции в том или ином участке хвойного леса. Например, в ельнике-зеленомошнике в окрестностях деревни Ферязкино (Калининская обл.), несмотря на хороший урожай в 1982/83 г. (45 тыс. шишек на 1 га), в глубине елового массива лишь под редкими деревьями можно было обнаружить по 5—7 разбитых дятлами шишек. Зато там, где в окружающем ельнике молодом смешанном лесу попадались старые полусохшие сосны, на тех из них, что были не далее 50—70 м от границы с ельником, дятлы устроили свои «кузницы» — и под каждой большой сосной валялось по 300—500, а иногда и более «битых» шишек ели. Таким образом, дятлы интенсивно использовали семенную продукцию ельника лишь по его краям. Поэтому в среднем по всему еловому массиву изъятие семян дятлами оказалось очень низко (непропорционально размерам урожая ели), что было обусловлено отсутствием на елях подходящих для зажимания раздвигаемых шишек «станков» (узких ниш в усохшей древесине ствола или крупных ветвей). Таким образом, метод расчета грубой оценки размеров уничтожения семенной продукции хвойных пород дятлами в процессе питания, который приводился (именно так ее и получали в большинстве соответствующих исследований), дает лишь очень приблизительный, обычно завышенный результат.

Проделанный нами в конце весны — начале лета учет всего урожая шишек и использованных дятлами показал, что, например, за зимний период 1963/64 г. ими было «обработано» лишь 1,6% шишек сосны и 0,3% — ели (урожай сосны был почти втрое выше, чем ели: в сосняке — 63 тыс. шишек на 1 га, в ельнике — 24 тыс.). При этом доля расклеванных шишек была выше в тех участках леса, где ниже был урожай (рис. 40). Поскольку при снижении урожая хвойных деревьев ниже какого-то определенного уровня дятлы откочевывают из таких лесов, ограниченное узкими рамками определенных (и высоких!) уровней урожайности хвойных пород в лесу их значение в уничтожении семян не может быть существенно.

Приведенные данные свидетельствуют, что большой пестрый дятел не имеет заметного самостоятельного отрицательного значения как потребитель семян, а является лишь одним из необходимых звеньев биоценологических связей, обеспечивающих трансформацию

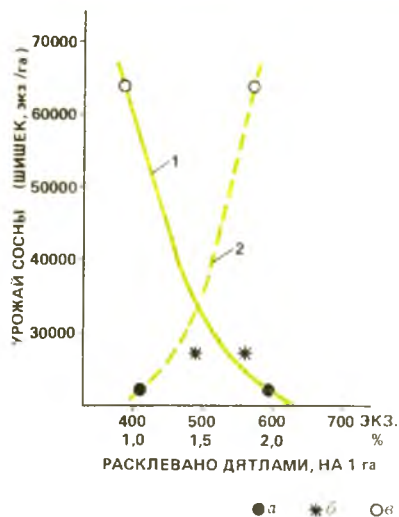


Рис. 40. Зависимость количества расклеванных дятлами шишек от урожая сосны в лесах западного Подмосковья:

1 — процент расклеванных шишек сосны; 2 — число расклеванных шишек сосны; а — елово-сосновый лес; б — елово-сосново-мелколиственный лес; в — сосновый лес

вещества и энергии в лесных экосистемах и тем способствующий их существованию и устойчивому функционированию.

Очевидно, вообще, в естественных климаксовых лесах доля поедаемого птицами урожая растительных зачатков определяется размерами его части, доступной для птиц, и численностью пернатого населения леса, потребляющего ее. Значительные непер-

иодические изменения урожая растительных зачатков основных лесообразующих пород обуславливают в наших лесах большее или меньшее несоответствие между обилием доступных растительных зачатков и численностью использующих их птиц-семеноедов. В качестве эволюционно выработавшейся адаптации к резким колебаниям урожая семенных кормов в лесах следует рассматривать «бродяжничество» клестов в поисках лесов, обильных подходящими кормами, и в меньшей степени некоторых других семенных птиц.

Как установлено в лесах Финляндии А. Рейникайненом (A. Reinkenäinen, 1937), Кольского п-ова Г.А. Новиковым, а также для тайги СССР А.Н.Формозовым, динамика численности клестов точно совпадает с урожайностью семян ели; аналогичным образом изменяется и численность большого пестрого дятла. От урожайности семян березы зависит численность чечеток, а от плодов рябины — свиристеля [27]. Таким образом, имеется четкая синхронность в изменении обилия зачатков соответствующих лесных деревьев и численности птиц-карпофагов (монофаги), специализированных на потреблении узкого набора определенных семенных кормов. Однако большинство видов птиц, использующих семенные корма, реагируют на колебания урожая растительных зачатков иначе: при урожае они поедают растительные зачатки чаще и в большем количестве, при неурожае — лишь изредка. Потребление птицами семенных кормов таким путем приводится в известное соответствие с их урожаем в лесу. Но поскольку в годы обильных урожаев количество проду-

цируемых деревьями зачатков многократно возрастает, значительная их часть не используется, осыпается на землю, образуя так называемый почвенный запас, либо — прорастает весной.

Огромное количество растительных зачатков поедают сойка, кедровка, свиристель, дрозды, славки и многие другие лесные птицы. О количестве уничтожаемых птицами семян и плодов могут дать представление следующие цифры, полученные нами при осенне-зимних наблюдениях в лесах Московской обл. За день сойка съедала 8 — 21, в среднем около 12 — 16 желудей, дрозд-рябинник — 50 — 60 плодов рябины, пищуха — до 100 семян ели (не считая других кормов — беспозвоночных). О значительном количестве поедаемых птицами растительных зачатков свидетельствует и анализ пищеварительных трактов птиц, отстрелянных на месте питания. Например, в желудке снегиря, добытого в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.) 29.I 1937 г., оказалось 500 семян ясеня; 2.III 1955 г. в окрестностях Ленинграда за один прилет к гнезду клест-еловик принес птенцам около 450 еловых семян; в желудке большого пестрого дятла, отстрелянного в западном Подмоскowie в октябре 1958 г., было обнаружено 300 семян сосны [14, 20, 26].

Но можно ли основываясь на этом, считать, что, поедая зачатки растений, птицы препятствуют лесовозобновлению?

На первый взгляд кажется совершенно очевидным, что поедание анемохорных (рассеиваемых ветром) растительных зачатков всегда имеет для соответствующих растений отрицательное значение. В естественных древостоях, однако, лесовосстановление часто не зависит непосредственно от интенсивности обсеменения, а определяется условиями, складывающимися под пологом леса (освещенность, химизм подстилки и почвенной среды, влажность, конкуренция и т. п.), влияющими на прорастание растительных зачатков и развитие всходов. Дело в том, что почвенный запас зачатков анемохорных растений (находящихся в состоянии покоя и «ждущих своего часа», чтобы «тронуться в рост», когда условия станут подходящими) бывает очень велик. Например, в подстилке и почве ельника запас непроросших еловых семян измеряется многими миллионами экземпляров на 1 га (Шавровский, 1972). Такой избыток семян, как и последующее появление (в «благоприятный» год) огромного количества всходов, необходим для подавления густым подростом травянистой растительности, препятствующей лесовозобновлению. Для ненарушенных хозяйственной деятельностью лесов такая смена поколений характерна. Поэтому именно такое избыточное обсеменение — обязательное условие устойчивости лесного сообщества. В этом случае потребление семян позвоночными следует рассматривать как использование «фитоценотически избыточной» продукции. Это в конечном счете

имеет положительное значение, так как насыщает сообщество животными, делает его более устойчивым. В то же время позвоночно-семеноеды в связи с особенностями своей экологии не дают таких всплесков массового размножения, которые могли бы разрушить средообразующее ядро лесной растительности [4].

Роль птиц в расселении лесных растений. Рассеивание семян — основное средство расселения лесных растений, взрослые экземпляры которых неподвижны и неразрывно связаны с тем местом, где они произрастают. Перенос растительных зачатков — важнейшая, как указывал Ч. Дарвин, сторона размножения высших растений, обеспечивающая перемещение особей, завоевание новых территорий и обогащение наследственной природы вида в процессе приспособления к новым условиям существования и перекрестного опыления. Несмотря на биологическую полезность рассеивания семян, многие виды древесных и кустарниковых растений не имеют никаких приспособлений для этого. Желуди, орехи, плоды рябины, терна и кизила, семена кедра, кажется, самой природой предназначены навсегда остаться лежать под материнским растением. Они, как правило, относительно крупны и в них содержится (часто ненужное для самого зачатка) значительное количество питательных веществ, но именно это привлекает к ним разнообразнейших животных. Природа в итоге многотысячелетней сопряженной эволюции создала у многих деревьев и кустарников такие плоды, которые в процессе их потребления рассеиваются животными. Таким образом, поедание животными части (хотя и немалой) плодов и семян — лишь плата растений за услуги, которые оказывают им животные, разнося семена. Зоохория — так называют распространение растительных зачатков животными.

Важнейшее значение в распространении плодов и семян имеют птицы (орнитохория). Как и остальные животные, птицы часто переносят несъедобные растительные зачатки, приставшие к поверхности тела (эпизоохория). Часто птицы поедают плоды и семена не сразу на материнском растении, а унося их в укромное место или предварительно складывая где-то «про запас». При этом часть зачатков теряется и таким образом происходит их рассеивание (синзоохория). Наконец, далеко не все растительные зачатки, попадая в пищеварительный тракт птицы при поедании плодов и семян, полностью перевариваются: часть в неповрежденном виде выводится с экскрементами, выбрасывается с погадками. Это — третий путь рассеивания растительных зачатков птицами и другими животными (эндозоохория).

Различные зоохорные приспособления сыграли, очевидно, немалую роль в эволюции покрытосеменных растений. С одной стороны,







Рябчик — типичная лесная птица, предпочитающая большие массивы темнохвойных лесов с маленькими вырубками, заросшими ольхой или березой



Кедровка — основной разносчик семян кедра в природе



В захламленных с густым подлеском и подростом высокоствольных лесах зарянка — обычная птица





Хохлатая синица весной
обычна в зрелых еловых
и сосновых лесах, где есть
подходящие для устройства
гнезда дупла



Клест-сосновик.

Его благополучие всецело
зависит от урожая сосновых
семян. К извлечению их
из сосновых шишек
и приспособлен в высшей
степени его клюв



Бор-беломошник. В таком
лесу всегда светло
и торжественно. Однако
крона сосен не создает
ни подходящих укрытий,
ни удобных мест для
устройства гнезд. Поэтому
и птичье население сосняков
своеобразно





В осенне-зимний период в сосновом бору нетрудно увидеть пищу, которая выскидывает и извлекает из щелей и трещин коры сосновых стволов спрятавшихся там насекомых. Однако весной она чаще встречается в смешанных лесах, где устраивает гнезда за отставшей берестой или в дуплах старых берез

● Самка ястреба-перепелятника в гнезде с подрастающими пуховыми птенцами

● Обширные труднодоступные заболоченные участки леса, еще сохранившиеся в европейской части нашей страны, — последнее прибежище некоторых редких птиц. Поросль березы на верховом болоте





Беркут, занесенный в Красную книгу СССР, в европейской части Советского Союза встречается исключительно в глухих труднодоступных участках заболоченного леса

●
Чирок-свистунок весной и летом обычен на небольших болотах и озерах в глубине леса, а также по лесным речкам

●
Березовый лес. В годы обильного урожая покормиться семенами березы сюда летом и осенью слетаются большие стаи чижей, чечеток, снегирей и других зерноядных птиц





Опушки лиственных и смешанных лесов — наиболее подходящие места, где на основании боковых ветвей, отходящих от ствола, строит свое гнездо голубь-вяхирь ●

Певчий дрозд устраивает свои гнезда обычно у опушек, недалеко от лесных полян ●

В полях, на лугах, в траве или опавшей листве по опушкам ловит мелкой мышевидных грызунов ночной охотник — ушастая сова. Днем она отсиживается где-нибудь на ветке у самого ствола









По опушкам леса, в старых постройках врановых птиц гнездится пустельга, но охотится она в дневное время в полях и на лугах. Почти полностью оперившийся птенец пустельги — пух частично остался лишь на плечах и голове

●
Малая мухоловка — полудуплогнездник, предпочитающий смешанный лес, но встречающийся и в старых ельниках

●
Днем сплюшка отсиживается на ветке, прижавшись к стволу дерева, или в дупле. Весной и в начале лета с наступлением темноты ее печальное «сплю-у» обычно слышно в старых смешанных лесах европейской части СССР





Трудно заметить на земле среди пожелтой травы и опавшей листвы затаившегося молодого лесного кулика -- вальдшнепа

● Днем сидящая на гнезде самка козодоя больше походит на обломок сухой ветки, местами покрытой лишайником. Прищурив до узеньких щелочек глаза (чтобы не выдали), хорошо видит все и всех вокруг сливающаяся с окружающим фоном птица-невидимка

● Почти вдвое больше, чем собственным птенцам, носят серые сляки насекомых, паучков и других беспозвоночных ненасытному подкидышу-кукушонку





Зяблiк — одна из самых многочисленных птиц, встречающаяся в разнообразных лесах европейской части нашей страны и в Западной Сибири

●
Замечательный вестник русской зимы красавец-снегирь появляется с установлением морозов в лиственных и смешанных лесах средней полосы нашей страны



эти приспособления обеспечивали дальний занос растительных зачатков, а следовательно, освоение широких и новых территорий, а с другой — они явились результатом сопряженной эволюции как зоохорных растений, так и животных — участников разноса. Поэтому некоторые ученые особенно большое значение придают рассеиванию растительных зачатков птицами, полагая, что именно этот способ разноса содействовал наиболее быстрому росту ареалов соответствующих видов растений.

В большинстве случаев орнитохория связана со специальными морфолого-анатомическими, физиологическими и биохимическими приспособлениями семян, плодов или растения в целом, хотя нередко птицы пассивно переносят на своем теле прилипшие с грязью зачатки, не обладающие никакими приспособлениями к эпизоохории. Исследованию и описанию различных приспособлений растений к распространению их зачатков животными посвящена обширная литература, но в ней дается лишь описание различных зоохорных приспособлений или приводятся наблюдения над питанием плодами и семенами различных видов животных, но слишком мало имеется данных о фактическом участии животных в рассеивании зачатков и расселении зоохорных растений.

Эпирнитохория. Плоды, снабженные различными крючками, колючками и т. п., встречаются приблизительно у $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ всех видов семенных растений того или иного региона, а вот растений с «цепкими» семенами совсем мало. Свойственные цепкие плоды только травянистым растениям. Для того чтобы «крючки» на зачатках способствовали их удержанию на теле животного и, в частности, птицы, эти выросты, как считают специалисты ботаники, должны достигать значительных размеров по отношению к размерам и массе плодов. Такими мощными прицепками обладают плоды различных видов растений гравилатов, астрагалов, осок, многих губоцветных, некоторых гвоздичных, сложноцветных, например у васильков, череды (Левина, 1957). Плоды всех этих растений не опадают сами с растения-родителя, а срываются животными, за тело которых цепляются. Начинают цепляться такие плоды только после созревания. Из приведенной характеристики способа прикрепления к животному плодов с прицепками понятно, что роль птиц (тщательно следящих за поддержанием в порядке оперения, обеспечивающего жизненно необходимую способность к полету) в их рассеивании минимальна. А вот более редкие, чем цепкие, липкие плоды и семена (шалфея, многих ситниковых, некоторых сложноцветных и др.) нередко пристают к оперению птиц. Многие растительные зачатки (особенно мелкие), не имеющие вообще никаких приспособлений к зоохории, легко прилипают к телу птиц. Так, при исследовании

ила, снятого с поверхности гела птиц (в основном налипшего на лапки), было обнаружено огромное количество плодов и семян преимущественно болотных растений. В «башмачках» грязи, сваливающихся периодически с лап голубей и куриных птиц, находили по 1—5 зачатков разнообразных видов растений. Ч. Дарвин, специально интересовавшийся этим вопросом, считал, что именно перелетным болотным, озерным и речным птицам принадлежит основная роль в распространении пресноводных растений: в 194 г ила, снятого им с ног птиц, через 3 года проросло 82 семени. Однако таким путем на значительные расстояния могут заноситься лишь единичные растительные зачатки, которые поэтому не могут конкурировать с аборигенными видами (для этого нужен массовый занос). Кроме того, птицы часто и тщательно чистят клюв, оперение, лапы и поэтому приставшие частицы не могут долго оставаться на теле. Быстрое же заселение новых лесных озер, ручьев и речушек, болот и карьеров торфоразработок, находящихся недалеко от леса, водными и околоводными растениями осуществляется, в значительной мере, именно птицами. Например, ряску в новые водоемы очень быстро интродуцируют утки и некоторые кулики, принося на лапах и оперении небольшие кусочки побегов и отдельные листья этих хорошо размножающихся вегетативно растений.

Среди типичных лесных растений лишь для немногих видов нижнего яруса свойственны цепкие или клейкие плоды (ясменник, цирцея, линнея), а поэтому значение эпиорнитохории в жизни лесного биоценоза невелико.

С и н о р н и т о х о р и я. Теряя какую-то часть зачатков растений во время сбора и поедания плодов и семян, а также при их хранении в кладовых, птицы выполняют функцию активных агентов разноса. У многих птиц в процессе эволюции выработались специальные морфологические, физиологические, поведенческие приспособления для сбора, хранения и поедания плодов и семян определенных видов растений. Крепкий конический клюв, приспособленный для дробления семян, характерен для многих вьюрковых и овсянковых птиц; похожий на изогнутые, перекрещивающиеся концы ножиц клюв клеста — идеальное приспособление для вылущивания семян из незрелых шишек хвойных деревьев, когда их чешуйки еще плотно прилегают друг к другу; острые края надклювья и подклювья, наличие объемистого подъязычного мешка, цепкие когти и строение лап сойки — эффективные приспособления для схватывания и удерживания сферической формы с гладкой поверхностью желудей; роговое вздутие подклювья и объемистый подъязычный мешок кедровки — идеальные приспособления для перетаскивания сразу большого количества орешков кедра от материнского растения

к местам запасаения. Однако большинство адаптаций в строении органов захвата пищи птицами (прежде всего клюва) направлено на успешное поедание зачатков растений, что тем самым препятствует их синорнитохорному распространению. Таким образом, для расселения растений имеют значение только те зачатки, которые птицы теряют в процессе их сбора и поедания (что нередко делается в каком-нибудь безопасном месте на некотором расстоянии от плодоносящего растения) или остаются неиспользованными в кладовых. По этой причине зачатки таких растений (синзоохоров) имеют особое строение.

Зачатки растений, рассеиваемые с помощью растаскивающих их птиц, представлены прежде всего сухими плодами или семенами, богатыми питательными веществами. Р. Е. Левина (1957) считает, что всем зачаткам растений, синзоохорно распространяемым птицами и млекопитающими, свойственны сходные приспособительные особенности (ореховидная форма плодов и семян), которые и обуславливают их соби́рание и запасаение. Важнейшими из таких особенностей являются следующие. Питательные вещества, заключенные в зачатках, помимо их основного биологического значения (питание зародыша), одновременно служат приманкой для животных — агентов разноса. Зачатки, как правило, снабжены очень твердыми околоплодниками или семенными оболочками, что обеспечивает сохранность питательных веществ при длительном хранении в кладовых. Поэтому-то и собираются именно ореховидные плоды и семена, которые к тому же требуют при их поедании известных затрат усилий и времени. Последнее обуславливает необходимость расклевывания и поедания таких зачатков в укромном месте, а значит, и перенос на какое-то расстояние от материнского растения.

Перечисленные признаки свойственны ряду широко распространенных на территории СССР деревьев и кустарников. Дуб, бук, кедр, грецкий орех, лещина и многие другие лесные деревья и кустарники, обладающие достаточно тяжелыми плодами или семенами, распространяются только птицами и млекопитающими. Синзоохория играет существенную роль в рассевании плодов клена, липы, бука и некоторых других деревьев и кустарников, хотя их зачатки могут распространяться и другими способами.

Синорнитохория в лесах Советского Союза осуществляется многими видами птиц, но наибольшую роль в растаскивании плодов и семян играют кедровка, сойка, кукушка, некоторые дятлы, поползень, хохлатая синица, буроголовая гаичка, московка и некоторые другие виды. Все эти птицы делают главным образом в конце лета и осенью запасы плодов или семян, однако в зависимости от того, где устраиваются подобные кладовые, вероятность потерянного зачатка превра-

тяться во взрослое растение будет неодинаковой; сообразно этому разной будет и роль той или иной птицы в лесовозобновлении.

Узкоспециализированным потребителем семян кедр (сибирской сосны) — кедровых орешков — является кедровка; она же и главный сеятель этого гиганта наших лесов. Кедровки собирают сразу по многу орешков, которые в подъязычном мешке и ротовой полости переносят от материнского растения и прячут их под лесную подстилку на поверхность почвы. О масштабах растаскивания семенного материала кедровкой свидетельствуют такие факты. У убитых осенью в годы урожая кедр птиц в полости рта и подъязычном мешке находили по 12—25 и до 80 орешков. Есть и сообщения, что кедровка иногда переносит таким образом до 120 кедровых или около 200 орешков кедрового стланника общей массой до 35 г! Однако обычно, как показали детальные наблюдения В. Н. Воробьева в горных кедровниках Северо-Восточного Алтая, кедровка набирает за раз в ротовую полость и подъязычный мешок по 15 г орешков. Запасая их, каждая птица трудится все светлое время суток (12 часов) в течение осени (2 месяца), выбирая за день орешки в среднем из 120 шишек и собирая в конечном итоге от 40 до 96 кг орешков (в зависимости от урожая), 5% которых птица съедает, а остальные — прячет [5].

По другим данным, суточная потребность птицы в пище на крайнем северо-востоке Сибири (в долине р. Омолон) в лиственничных редколесьях, где пойменная тайга соседствует с горной, составляет 6,1—8,6 г сухого корма или 143—230 орешков кедрового стланника (Андреев, 1982). По наблюдениям, в Якутии каждая кедровка запасает за осень около 70 тыс. орешков кедрового стланника, пряча их примерно в 6 тыс. кладовых.

Собранные орешки кедровка прячет небольшими порциями; в каждой кладовой помещается 2—25, в среднем 6—15 орешков. В конечном итоге каждая птица (на Алтае) запасает более 50 кг орешков [5], делая около 30 000 кладовых. Обычно кладовые устраиваются поблизости от места, где птицы собирают орешки. Чаще семена от плодоносящего дерева уносятся на несколько сотен метров, но иногда и на 2—6 км. Отмечены даже случаи, когда орешки уносились за 9—10 км. Колумбийская кедровка, обитающая в хвойных лесах Северной Америки, делает кладовые на расстоянии до 22 км от места сбора семян, перенося в подъязычном мешке до 30,6 г орешков, но пряча в почву на глубину 1—3 см по 4 семени-орешка однохвойной сосны (Tomback, 1978; Van-der-Wall, Balda, 1981). Каждая колумбийская кедровка запасает таким образом 22—33 тыс. орешков (Van-der-Wall, Balda, 1977). Для того чтобы прокормиться зимой, птица должна отыскать 2500—3750 своих кладовых. Судя по

вольерным наблюдениям, колумбийская кедровка успешно находит 52—78% орешков в своих кладовых, пользуясь визуальными ориентирами (Wall-Stephen, 1982).

Зимой кедровки разыскивают свои кладовые, орешки из которых — единственная их пища в эту пору. На поиски птицы затрачивают все светлое время суток. Например, в восточно-сибирской тайге активность кедровки в зимний день продолжается примерно 4 ч, которые затрачиваются на поиск кладовых и перелеты (до 8—10 км).

Благодаря деятельности кедровки по заготовке про запас корма под подстилкой или в верхнем слое почвы в местах запасаания оказывается спрятанным огромное количество зачатков кедра. Так, в предгорьях Северного Урала в кедровнике, по подсчетам Д. И. Бибикова, оказалось 3334 кладовые на 1 га, в горной тайге — 1665, в приречном лесу — 833. В лесах Прибайкалья находили от 1,5 до 19,5 тыс. орешков на 1 га, спрятанных кедровкой в течение осени. В кедрово-широколиственных лесах Сихотэ-Алиня обнаруживали от 10,7 до 52,3 тыс. спрятанных в кладовке кедровых орешков на 1 га (Костенко, 1966). Н. Ф. Реймерс в лесах Восточной Сибири находил при одновременном учете в лесной подстилке и на ее поверхности от 75 до 250 тыс. орешков на 1 га, занесенных кедровкой.

Большинство исследователей, изучавших экологию кедровки, считают, что птица довольно равномерно рассредоточивает запасаемые орешки по лесу. Однако тщательные учеты, проведенные в тайге Нижнего Приангарья, свидетельствуют, что кедровки стараются помещать запятанные орешки на открытых пространствах; при отсутствии обезлесенных участков, птицы устраивают кладовые в разреженных местах древостоя, по южным склонам и особенно по бровкам и приборковым полосам. Под пологом сомкнутых темнохвойных древостоев запасы прячутся только изредка, тогда как даже на небольших прогалинах пихтового и других темнохвойных участков леса кладовые устраиваются во множестве. Такой характер распределения кладовых кедровки обусловлен более ранним стаиванием снега на открытых участках леса. Поскольку семена кедра (как и большинства других синзоохорных растений) прорастают в ближайшую весну и не образуют многолетних почвенных запасов, рассеивание орешков исключительно по открытым местам, где вероятность развития зачатка в плодоносящее дерево максимальна, благоприятствует возобновлению кедра [4].

В течение зимы и весны запасы в кладовых используются кедровой, расхищаются белками, мышевидными грызунами и др. В годы, когда млекопитающие — потребители семян были многочисленны, на Алтае и в Приангарье почвенный запас кедровых орехов использо-

вался почти полностью [4]. Тем не менее какая-то часть спрятанных орешков сохраняется. Например, в Прибайкальской тайге, по наблюдениям Н. Ф. Реймерса, сохранность спрятанных в кладовых орешков была выше, чем находившихся на лесной подстилке, куда они попали в результате естественного опадания, в том числе и вместе с шишками.

Хотя запасы кедровки индивидуальны, уже к концу ноября около половины спрятанных орешков может быть растащена другими потребителями [5]. По некоторым наблюдениям, к началу лета находится и используется (кедровкой и мышевидными грызунами) более 80% спрятанных орешков. Сама же кедровка, как полагали, находит свои запасы в 86% случаев, но сделанные в самое последнее время точные наблюдения и вольерные опыты говорят о совершенно феноменальной способности птиц запоминать места расположения своих кладовых. Кедровка помнит не только точное место нахождения каждого спрятанного ореха, но и то, какие из кладовых уже были ею использованы. Способности к зрительному запоминанию настолько велики, что оставшиеся неиспользованными в течение года кладовые кедровка безо всякого труда точно находит и следующей зимой, весной и даже летом, используя орехи, спрятанные и 17 месяцев назад (Swanberg, 1981).

В неиспользованных кедровкой и не растащенных другими потребителями кладовых к весне обычно сохраняется до $1/10$ от общего первоначального количества запасенных кедровых орешков. Необходимо подчеркнуть, что значение кедровки для леса не ограничивается только расселением иммобильных орешков. Как заботливый садовник, птица «заделывает» семена на глубину, до которой позволяет «дотянуться» ее клюв, т. е. на 4 см, «протыкая» их через толстый слой мха и лесного опада и помещая на (или в) почву. Без такой помощи семена кедра вряд ли смогли бы прорасти и укорениться на толстом слое лесной подстилки, преграждающей слабым корешкам проростков доступ к почве. Семена в таких неиспользованных кладовых обычно благополучно прорастают, и над лесной подстилкой появляются 5—15 тесно сближенных, переплетающихся корнями стебельков молодых кедров. В конечном итоге, в зависимости от того, в каком растительном сообществе окажутся семена кедра, вероятность дожить до возраста плодоношения у проростков будет разной. Максимальна она на горячих и в хвойно-лиственных молодняках. В Нижнем Приангарье, по данным Д. В. Владышевского, на 1 га насчитывалось 870—960 экз. кедрового подроста орнитохорного происхождения, тогда как в сосняках — 5—12, а в березняках — 7—18.

Птицы часто, таким образом, «засеивают» кедром места, где его раньше вообще не было: в горной тундре выше границы леса иногда

встречаются изолированные кедровые рощи, а среди участков лиственничного леса появляется частый кедровый подрост. На гарях, вырубках, «шелкопрядниках» возобновление кедра происходит исключительно благодаря деятельности кедровок. Обычно уже через год-другой после лесного пожара все открытое пространство в полосе 500—1000 м от ближайших сохранившихся семеносящих деревьев бывает покрыто проростками кедра, поднимающимися сразу «гнездами» из оставшихся нетронутыми кладовых.

В северных лесах Западной Европы (в Швеции, Норвегии, Финляндии) кедровки (другой подвид) осенью запасают на зиму орехи лещины. С раннего утра и до позднего вечера птицы собирают орехи в зарослях лещины и, унося за несколько километров (иногда до 6 км), прячут их кучками от 3—4 до 8—9 штук под мох и лишайники в глубине хвойного леса. Количество орешков, запасаемое каждой птицей, очень велико. Трудясь в течение всей осени (3—4 месяца) по 11—12 ч в сутки, каждая птица делает по многу рейсов (до 8—13 в час) в день (Swanberg, 1951). Сделанные запасы имеют жизненно важное значение и для птенцов, и для слетков в течение первых недель по оставлению гнезда. Существует прямая зависимость между запасами орехов в кладовых и размером кладки: в случае плохого урожая и малых запасов в кладке обычно 3 яйца, при больших — 4. Таким образом, размер кладки кедровки регулируется урожаем лещины осенью предыдущего года (Swanberg, 1981).

Очевидно, не менее специализированным, чем кедровка для кедра, рассеивателем зачатков дуба — желудей является сойка. Видимо, ее тесная связь с дубом была подмечена очень давно, уже в научном названии, данном этой птице Карлом Линнеем в 1758 г., — *Garrulus glandarius*, желудь стал неотъемлемой частью имени птицы (*glaus* — желудь по латыни). Обладая объемистым подъязычным мешком, сойка обычно срывает с дуба и уносит прятать сразу 3—7 желудей. Например, в Московской обл. уже с начала августа становится заметной концентрация соек в дубняках (естественно, в урожайные годы). Здесь сойки срывают в кронах созревшие желуди и улетают с ними в расположенные вокруг редких, теперь небольших дубрав участки хвойного, смешанного лесов или на вырубку, лесные поляны, где и прячут желуди под слой мха или под лесную подстилку, унося таким образом их часто на 300—700 м, а иногда и дальше от материнского растения [14]. Запасание продолжается до тех пор, пока птицы находят в кронах или под дубами желуди, и может длиться в течение 2—3 мес. За это время каждая птица, по приблизительным подсчетам, устраивает до 2250—2700 кладовых [43], в каждую из которых помещает по 2—7 желудей. По нашим наблюдениям, проведенным в западном Подмоскowie в сентябре — октябре

1958 г., сойки собирали в небольшой дубраве желуди с конца августа до начала ноября, трудясь по 10—12 часов в день и унося за раз, как показали контрольные отстрелы, в среднем 3—4 желудя. По наблюдениям за одной сойкой, у которой не хватало нескольких маховых и хвостовых перьев, удалось установить, что ежедневно птица делала 50—90 рейсов от дубравы через поляну к разреженному хвойному лесу и здесь в 300—400 м от места сбора желудей прятала их под мох. Эта птица регулярно встречалась в течение почти 1,5 месяца и куда-то исчезала лишь в конце октября. Если принять, что каждая сойка создает запасы в течение двух месяцев, пряча в каждую кладовую по 4 желудя, можно высчитать, что одна птица запасаает примерно 15 тыс. желудей (40 кг), делая 4 тыс. кладовых.

Впоследствии часть этих желудей, спрятанных в кладовые, находят и поедают сами сойки, часто — другие животные, главным образом белка и мышевидные грызуны; 5—10% кладовых остается неиспользованными. В этом случае весной на таком месте появляется «гнездо» из 2—5 молодых дубов. Так появляется семенной подрост дуба вдали от плодоносящих деревьев. Например, около редких кустов в степи со временем появляются одиночные дубы, выросшие из желудей, занесенных сюда сойками за много километров из байрачных лесов.

Плотность произрастания такого орнитоخورного подростка дуба неодинакова в разных участках леса. Например, в густых зарослях молодой сосны заповедника «Гористое» под Киевом, куда осенью систематически летали из соседней дубравы сойки, на каждый гектар приходилось около 2,5 тыс. экз. дубового подростка. При этом до ближайших плодоносящих дубов было 70—100 м (Холодный, 1941, 1949). В сосняках-беломошниках Беловежской пуши количество всходов дуба из созданных сойками неиспользованных запасов желудей колебалось от 3 до 12 на 1000 м² [4].

В западном Подмоскowie в разреженном участке старого хвойного леса, расположенного в 200—300 м от маленькой дубравы, где осенью 1958 г. сновали сойки, через год после обильного урожая желудей на площадке в 1000 м² мы нашли 32 проростка дуба, на просеке, проходящей через этот лес, 21 проросток на 300 м², а на поляне площадью 350—400 м², находящейся недалеко от опушки, 36.

Растаскивая желуди на значительное расстояние от семенных дубов, сойка рассеивает его зачатки, так как основная часть урожая желудей (а при невысоком урожае — весь) уничтожается мышами и полевками. Сильнее всего эти грызуны истребляют желуди под пологом сомкнутого древостоя, тогда как при полноте 0,6—0,5 сохраняет-ся уже около 40%, а на полянах, просеках и в очень разреженных

древостоях, где грызунов меньше всего, желуди сохраняются почти целиком (Попов, Миронов, 1949). В этом заключается одна из причин той неравномерности распределения подроста дуба и его преобладания на открытых местах, которая хорошо была известна лесоводам, но объяснялась ими без всякого учета влияния животных [26].

Таким образом, устраивая значительное количество кладовых в малодоступных для мышей и полевок лесных биотопах (на полянах, просеках, вырубках и гарях), сойка тем самым способствует сохранению неиспользуемой ею части запаса желудей. Кроме того, во всех случаях, закладывая запасаемые желуди под мох, лесную подстилку, непосредственно в почву, сойка создает этим наиболее благоприятные условия для их успешного прорастания, укоренения и последующего развития. Наконец, растаскивая желуди на большие расстояния от плодоносящих дубов, сойка обеспечивает широкую и более равномерную дисперсию этого корма, что обуславливает пониженное потребление желудей равномерно распределенными в пространстве (а не концентрирующимися под кронами дубов) потребителями и способствует поддержанию сложившихся в лесу биоценологических отношений, обеспечивающих известную стабильность численности и территориального распределения семеноядных лесных животных.

Большое значение в рассеивании желудей в лесах Северной Америки имеет голубая сойка (*Cyanocitta cristata*). Как показали наблюдения в штате Виргиния (США), 9 голубых соек, кормившихся осенью на 11 больших дубах, собрали и спрятали 133 тыс. желудей (54% всего урожая), а 49 тыс. желудей (20%) съели. Уносит эта сойка за раз 1—5 желудей (в среднем 2,2), которые прячет по одному в нескольких метрах друг от друга. Эти кладовые находятся в 0,1—1,9 км (в среднем — 1,1 км) от плодоносящих деревьев на открытых безлесных участках. Здесь птица запикивает желуди в дерн и прикрывает сверху растительными остатками, что обеспечивает сохранившимся желудям хорошие условия для прорастания (Darley-Hill, Johnson, 1981).

Кроме сойки, желуди дуба, а также орехи лещины разносят поползень и реже галка и ворона. Однако поползень запасает желуди (или орехи), как правило, по одному-два, пряча их в небольшие естественные или выдолбленные им ниши на сухих стволах, трухлявых пнях или выступающих над землей мертвых корнях деревьев. Запасание желудей продолжается, например, в лесах Московской обл. до поздней осени. Так, 20 ноября 1957 г. было замечено, что поползень прятал желуди в ниши комлевой части ели (сделанные желтой на высоте 0,6 и 1,8 м от земли), 26 ноября в них уже было 7 желудей (6 — в верхней и 1 — в нижней), а при осмотре еще через несколько

дней в нижней нише оказалось 4 желудя. При осмотре 14 апреля желудей на месте не оказалось; зато неподалеку один разбитый поползнем желудь был зажат в трещине коры сосны, а под ней лежали и скорлупки. Известны случаи, когда поползни делали и очень большие запасы, заготавливая до сотни и более желудей, например, в искусственном гнездовье (скворечнике). Как видно, птица устраивает свои кладовые в таких местах, где сохранившиеся до весны никем не тронутые растительные зачатки обычно не имеют возможности дать полноценные всходы. Галка в лесной подстилке делает небольшие кладовые (по 1—2 желудя) от случая к случаю, а вороны — очень редко. Поэтому значение перечисленных видов в рассеивании зачатков дуба невелико.

Хохлатая синица, буроголовая гаичка, московка запасают пищу впрок, засовывая в лишайники на крупных ветвях и за отставшую кору деревьев, в трещины стволов и основания мутовок хвойнок различных насекомых, пауков и семена хвойных деревьев. Интенсивность запасания корма впрок очень высока: например, черноголовая гаичка может создать в течение суток до 100 кладовых, пряча каждое семя или насекомое в отдельное место (Sherry, Stevens, 1982). Нередко такие кладовые (в них чаще помещается по одному объекту) остаются до весны ненайденными, находившиеся в них семена выпадают из своих очень недолговечных хранилищ и прорастают. Разнос семян синицами осуществляется чаще на 5—20—30 м от семеносящих сосен и елей, так как, вынимая нередко прямо из шишки семена, птички прячут их, перелетая на соседние деревья. Зимой сделанные запасы, по-видимому, в той или иной мере используют все птицы синичьей стаи, т. е. кладовые используются коллективно разными видами синиц и, вероятно, корольком, и пищухой. Масштабы деятельности синиц по запасанию кормов на зиму, как и доля сохраняющихся до весны в синичьих кладовых семян ели, сосны, лиственницы, пихты, не изучены. Однако, судя по отрывочным наблюдениям, до $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$ запасенных осенью семян не используются до второй половины апреля. Какая-то часть из них в конце концов опадает на землю (уже не под материнским растением), и таким образом синицы оказывают несомненную услугу хвойным породам с мелкими семенами в их расселении.

Определенное значение в рассеивании зачатков растений имеют дятлы. Обычный в наших лесах большой пестрый дятел достает семена сосны, ели, лиственницы, раздалбливая шишки в специальных местах — «кузницах». Соответственно шишки переносятся иногда на много десятков метров от семеносящего растения, а так как из них дятел извлекает далеко не все семена — происходит их рассеивание. Многие виды североамериканских дятлов (калифорний-

ский, красноголовый и др.) запасают желуди. А зеленый индийский борадастик (ближайший родственник дяглов) набирает в клюв ягод, которыми питается, гораздо больше, чем может съесть потом; однако запасов он не делает.

Клесты (еловик, сосновик, белокрылый) в процессе питания сбивают огромное количество шишек хвойных деревьев, не успев извлечь из них часто и 10% семян, однако содействовать при этом разному зачатков они могут лишь косвенно: если кто-то подберет на земле сбитую шишку и утащит ее на некоторое расстояние (например, белка).

Среди настоящих лесных растений немалое число древесно-кустарниковых пород имеют тяжелые крупные зачатки. Расселение этих деревьев и кустарников в лесах Советского Союза осуществляется небольшим числом высокоспециализированных птиц (таких, как кедровка и сойка), которые рассеивают растительные зачатки на значительные расстояния, измеряемые обычно десятками и сотнями метров, а нередко унося их за много километров от плодоносящих деревьев. Некоторое значение в синзоохорном расселении семян древесно-кустарниковых пород (сосны, ели, лиственницы, пихты и т. д.) имеют синицы, дятлы и ряд других птиц. Однако радиус массового распространения растительных зачатков в этом случае измеряется несколькими десятками метров. Наконец, по-видимому, синорнитохория не имеет сколько-нибудь существенного значения для расселения наших лесных травянистых растений.

Эндоорнитохория. В силу различных причин оказавшись в пищеварительном тракте птиц растительные зачатки могут в неповрежденном виде выводиться с экскрементами или в погадках. Таким путем птицы могут рассеивать огромное количество зачатков разнообразнейших растений. Эндоорнитохорное распространение растительных зачатков может осуществляться при условии, что они съедобны, а зародыш семени каким-либо образом предохранен от возможных повреждений челюстным аппаратом поедающей его птицы и одновременно защищен от химического воздействия пищеварительных соков и механического разрушения в мускульном желудке.

Эндозоохорно распространяемые растительные зачатки чрезвычайно разнообразны по внешнему виду, однако в зависимости от особенностей своего строения делятся на сочные плоды и семена и сухие плоды и семена (Левина, 1957). Наиболее приспособлены к эндозоохорному распространению сочные плоды и семена, имеющие сильно развитую «пищевую» ткань, предназначенную для привлечения птиц и млекопитающих (а не для питания зародыша). У таких зачатков сам зародыш и эндосперм обычно надежно защищены специальной

крепкой оболочкой. Нахождение таких плодов и семян птицами облегчается тем, что, будучи зрелыми, они имеют яркую, выделяющуюся на фоне зеленой листы окраску (неспелые — они зеленого цвета). Терн и кизил, дикая черешня и шиповник, боярышник и можжевельник в огромном количестве поедаются птицами, а собственно зародыши с эндоспермом, защищенные прочной механической тканью (скорлупой), рассеиваются по всему лесу и за его пределы. Мелкие плоды эндоорнитохорно распространяемых растений, таких, как рябина, бузина, калина, черемуха, смородина, ежевика, дикий виноград, обычно бывают собраны в крупные соплодия, что, конечно, значительно облегчает птицам их быстрое нахождение. Всего в лесах европейской части СССР, по далеко неполным данным, эндоорнитохорно рассеиваются зачатки около 70 видов деревьев и кустарников, имеющих сочные плоды и семена. Примерно 60 видов наиболее обычных наших птиц являются регулярными агентами такого разноса. Поедают же сочные плоды и семена намного больше птиц, однако часть из них не способны распространять растительные зачатки. Снегирь, например, выбрасывая мякоть, выбирает из сочных плодов именно семена, которые лущит перед проглатыванием. Аналогичным образом используют сочные плоды дубонос, шур. Лишенные защитных оболочек зародыши растений разрушаются механически и перевариваются в пищеварительном тракте птиц.

Многие же птицы поедают сочные плоды и семена, глотая их целиком. В этом случае, как правило, перевариваются только мягкие «пищевые» ткани сочных плодов и семян, тогда как зародыш и эндосперм, проходя через пищеварительный тракт, остаются неповрежденными. Некоторые птицы (врановые) сбрасывают погадки, содержащие неповрежденные семена. Такие зачатки часто не теряют всхожести и, оказавшись в подходящих условиях, после выведения вместе с экскрементами (или в погадках) из организма птицы успешно прорастают. Таким образом зарянка разносит семена бересклета, дрозд-рябинник — рябины, певчий дрозд и белобровик — черники и брусники, дрозд-деряба — омелы и шиповника, славки черноголовая и садовая — красной бузины и малины и т. д. И хотя каждая из перечисленных птиц охотно поедает и разносит очень широкий набор сочных плодов и семян различных видов растений, наибольшее значение каждый вид птицы имеет в рассеивании зачатков нескольких или даже одного вида. Такая взаимоприспособленность зачатков растения к их рассеиванию птицей, а строения органов питания и химизма пищеварительных соков птицы — к поеданию плодов и семян определенного растения выработалась в результате очень длительной сопряженной эволюции. Эта взаимнеобходимость растения и птицы друг другу столь велика и заметна, что отра-

зилась даже в названиях некоторых птиц: дрозд-рябинник, дрозд — пожиратель омелы и т. п.

Многочисленные наблюдения и экспериментальные кормления в клетках свиристелей, дроздов, славков и ряда других видов показывают, что прошедшие пищеварительный тракт птиц растительные зачатки имеют всхожесть 80—90%. При этом в ряде случаев всхожесть семян после прохождения через кишечник птиц даже повышалась. Сохраняются растительные зачатки и в погадках птиц.

В процессе питания птицы поедают огромное количество сочных плодов и семян. Например, в западном Подмосковье в желудке певчего дрозда, отстрелянного в сосновом бору в июле, кроме 22 насекомых и пауков, было обнаружено 16 плодов черники; за 10-минутную утреннюю кормежку 26 июля черноголовая славка склевала 12 плодов красной бузины; в пищеварительном тракте дрозда-рябинника, добытого 18 октября, было 19 плодов рябины и т. д.

Д. В. Померанцев в одной погадке сороки на юге Украины обнаружили 72 семени черной бузины. А. Н. Формозов на окраине леса (в Кустанайской обл.) в помете тетерева находил по 42—45 костянок вишни, а в погадках ворон и сорок — по 16—20 (в каждой погадке). За день дрозд-деряба в Таласском Алатау поедает от 70 до 165 шишкояд горного можжевельника.

Расстояние, на которое птицы, поедающие сочные плоды и семена, могут разносить растительные зачатки, определяется скоростью переваривания «пищевой» ткани. Интенсивность пищеварения у птиц очень высока — через 0,5 ч (реже 1—1,5 ч) остатки подобного корма, содержащие непереваренные растительные зачатки, обычно уже выбрасываются из организма. Естественно, что за столь непродолжительный отрезок времени кочующие в конце лета и осенью по лесам в поисках пищи птицы далеко перелететь не могут. Отсюда следует, что предельная дальность массового переноса зачатков растений-эндоорнитохоров составляет немногие десятки километров. Правда, у многих птиц покрытые очень плотной оболочкой растительные зачатки, по-видимому, выполняют роль гастролитов (жерновиков для перетирания в мускульном желудке грубой пищи — вегетативных частей растений у куриных и утиных, зерен — у многих выюрковых или насекомых, имеющих крепкий панцирь, — у некоторых воробьиных птиц). В этом случае какая-то часть попавших в желудок растительных зачатков с жесткими оболочками может оставаться там более продолжительное время — по многу часов, а иногда и дней. Соответственно рассеиваться такие зачатки могут за сотню или даже сотни километров от материнского растения. Но поскольку количество растительных зачатков, столь длительно сохраняющихся в желудке, невелико, на большие расстояния эндоорнитохорно могут осуществ-

вляться лишь единичные заносы. Последние не могут играть заметной роли в расселении растений.

Проведенные в 25—27-летних посадках сосны на территории Савильского лесничества (Воронежская обл.) учеты естественного подроста деревьев и кустарников с сочными плодами (бузины красной и черной, крушины ломкой, калины, черемухи, рябины, терна и др.) показали, что расстояние подроста от семенников колебалось от 60 до 1000 м, чаще составляя 100—250 м. На некоторые острова Северного Ледовитого океана, отстоящие на многие километры от материка и друг от друга, более трех десятков видов растений с сочными плодами (например, боярышник, жимолость, малина) расселились с помощью птиц. Появление кустарников при формировании изолированных островков леса в степи также осуществляется за счет относительно дальнего заноса птицами зачатков растений с сочными плодами. При этом, как отмечает Т. И. Попов, с момента появления ивняка на степной западине в большом количестве начинают расти ежевика, шиповник, крушина, калина, терн, зачатки которых заносят, «высеивают» лесные птицы, отдыхающие здесь во время осенних кочевков. Сороки, вороны и даже грачи, наевшись плодов степной вишни, сбрасывают потом в местах своего отдыха (на старых сурчихах и на курганах) погадки, содержащие множество вишневых косточек, расселяя таким образом ее по степи, часто за многие километры от плодоносящих деревьев [43].

Количество высеваемых таким образом и успешно потом прорастающих растительных зачатков велико. На 1,5 га молодого соснового леса в Воронежской обл. было обнаружено 613 экземпляров бузины, крушины, калины, черемухи, рябины, терна, бересклета и других эндоорнитохорно занесенных сюда древесно-кустарниковых пород. Кроме того, из травянистых растений с сочными плодами здесь во множестве росли ландыш, купена, паслены, спаржа, земляника и др. В Голодной степи обыкновенные скворцы за время осеннего пролета вносят вместе с экскрементами около 44 кг не потерявших всхожести семян паслена на 1 га хлопковой плантации (Павленко, Кашкаров, 1967).

Розовые скворцы одной из колоний на склонах Мальгузарского хр. (Узбекистан) принесли за время выкармливания птенцам более 16,6 млн. плодов горной вишни (6,7 т), зачатки (костянки) которых сохраняли высокую всхожесть, проходя через пищеварительный тракт птенцов (Шерназаров, 1981). В Приангарской тайге около старых упавших стволов, пней, корней, поваленных ветром деревьев, которые птицы используют как «присады», количество птичьих экскрементов, содержащих семена ягодных растений, в конце августа колебалось от 2 до 18 на 1 м² [4].

У окраины дубово-грабинникового леса (на горе Мысхако около Новороссийска) на участке площадью 0,8 га до 1941—1942 гг. выращивались сельскохозяйственные культуры, но потом его забросили. По произведенным нами летом 1984 г. подсчетам, здесь было 43 можжевельника в возрасте 40 лет и более, 138 — от 30 до 40 лет, 156 — 15—30 лет, 616 — от 5 до 15 лет и 327 более молодых растений. Занести сюда семена можжевельника (за 30—160 м от ближайших плодоносящих старых растений) могли только птицы — дрозды, сойка, сорока, в изобилии населяющие лес и часто посещающие опушки и отдельно растущие на открытых пространствах деревья и кустарники. Интересно, что ближайшая к семенникам сторона участка оказалась гуще «засеяна» можжевельниками, и при этом более старыми, чем дальняя.

В целом дроздам, зарянке, славкам, свиристелке, скворцам, мухоловкам, синицам и другим насекомоядным птицам принадлежит основная роль в распространении ягодных кустарников: часто посещая во время осенних перемещений опушки, вырубки, молодые посадки леса, эти птицы обеспечивают заселение новых территорий.

Сухие плоды и семена менее приспособлены к энтозоохорному распространению, так как в них животных привлекает именно ткань эндосперма. При поедании такие зачатки разрушаются, и лишь те немногие из них, оболочки которых случайно оказываются неповрежденными, могут после прохождения через пищеварительный тракт птицы или зверя дать полноценные всходы. Поэтому у многих из энтозоохорно распространяемых сухих плодов и семян имеются очень прочные оболочки.

Поедают сухие плоды и семена очень многие виды птиц, но лишь для немногих они являются главной пищей. Так, некоторые дятлы, кедровка, сойка, поползень, клесты, снегирь, чечетка, чиж, чечевица и некоторые другие вьюрковые птицы питаются главным образом сухими плодами и семенами древесных пород: желудями, буковыми орешками, плодами клена, ясеня, ольхи, березы, тополя, ивы, ильмовых пород, семенами хвойных деревьев и т. д. Сухие семена и плоды разнообразных травянистых растений (среди которых много видов сорняков) часто поедают щегол, коноплянка, чечевица, овсянки, куриные, голуби и некоторые другие птицы. Однако в помете куриных птиц, уток, голубей, вьюрков, синиц, сойки, как свидетельствуют многие исследования, не бывает ни одного всхожего семени. В то же время птицы, более или менее регулярно отрывивающие непереваренные остатки пищи, вне сомнения, являются эффективными агентами энтоорнитохорного расселения растений. В погาดках сорок, ворон, галок остаются иногда отдельные неповрежденные сухие плоды и семена, которые дают полноценные всходы. И хотя имеются сведе-

ния, что более 30 родов травянистых растений с сухими зачатками эндоорнитохорно распространяются врановыми, судить о количественной характеристике такого рассеивания и расстояния, на которое происходит распространение зачатков, очень трудно.

О сложности и многогранности биоценотических связей, обеспечивающих в конечном итоге расселение растений с помощью птиц, казалось бы для этого совершенно не приспособленных, свидетельствуют наблюдения за семеноядными грызунами и охотящимися на них хищными птицами. Хомячки, поедающие и запасующие плоды степной вишни, очень часто становятся добычей болотных сов. Эти хищники нередко ловят зверьков во время их фуражировок и проглатывают целиком вместе с содержимым защитных мешков. В погадках болотных сов, кроме шерсти и костей хомячков, не раз находили семена растений, свидетельствующие, где и чем зверьки заполняли защитные мешки незадолго перед своей гибелью. Обыкновенный хомяк в некоторых районах — излюбленная добыча филина. Например, в Предкавказье этот грызун, по наблюдениям А. Н. Формозова, явно преобладал по числу особей среди всех млекопитающих, выловленных филином в летние месяцы. Таким образом, совы и, возможно, луны, уничтожая хомячков, способны какую-то часть костянок степной вишни рассеивать в степи в своих погадках [43].



Значение птиц в рассеивании зачатков лесных растений чрезвычайно велико; особенно существенна роль птиц в расселении древесно-кустарниковых пород. В наших лесах почти $\frac{1}{3}$ видов деревьев, $\frac{3}{4}$ — кустарников и примерно $\frac{1}{4}$ травянистых растений расселяют птицы. С их помощью орнитохорные растения заселяют все подходящие места, методично «шаг за шагом захватывая новые участки земли», задерживаясь здесь на время, необходимое для начала созревания на этих участках новых зачатков, чтобы затем сделать следующий шаг. Таким образом, при посредстве птиц осуществляются не столько дальние, сколько массовые и постепенные расселения растений. Разнос зачатков птицами имеет чрезвычайно важное значение для восстановления лесной растительности на гарях, вырубках, «шелкопрядниках», там, где искусственное лесовосстановление еще не проводится в необходимых масштабах (например, на бескрайних просторах сибирской тайги).

Однако в некоторых случаях эндоорнитохория обуславливает расселение сорных и паразитических растений. Так, обыкновенный скворец в Узбекистане осенью в массе поедает плоды черного и

некоторых других видов паслена, семена которых не теряют всхожести, пройдя через пищеварительный тракт птицы, и рассеивает затем зачатки этих сорняков в огромных количествах на хлопковых полях. Дрозд-деребя, поедая в лесах юга нашей страны плоды омелы, заносит затем семена этого паразитического растения в городские и придорожные посадки деревьев, плодовые сады. В долинах некоторых рек Тироля сосновые насаждения на склонах гор очень сильно заражены омелой. Такое массовое распространение этого паразита объясняется тем, что по долинам этих рек проходит весенний лет дроздов, возвращающихся с зимовки. Миллионы птиц набрасываются на плоды омелы, поедают их и, перелетая с одного дерева на другое, распространяют паразита. Некоторые птицы — потребители сочных плодов (например, скворцы, дубонос) осенью вредят садам, в массе поедая плоды различных деревьев и кустарников.

Значение лесных птиц для полевых растений. Некоторые лесные птицы (особенно гнездящиеся по опушкам) в процессе сбора корма в летний период более или менее часто посещают открытые пространства: луга, сельскохозяйственные угодья, сады и огороды, околицы деревень. В период осенних перемещений такие посещения открытых пространств становятся более регулярными и продолжительными уже для многих лесных птиц. Кроме весьма доступных здесь животных кормов, многих птиц привлекают обилие и разнообразие семян всевозможных полевых растений, сельскохозяйственных культур. Поскольку наибольший интерес в прикладном отношении представляют трофические связи птиц с культурными растениями и сорняками, они лучше изучены. Сухие плоды и семена многих сорных трав, например, в Московской и сопредельных областях поедают шегол, овсянки, некоторые синицы (в частности, буроголовая гаичка), чечевичка, снегирь, зяблик, многие куриные птицы, голуби и др. Так как все эти птицы, обладающие в большинстве сильным клювом, при кормлении лущат семена и эффективно переваривают их (чему в немалой степени способствуют мускулистый желудок и присутствующие в нем камешки — гастролиты), они тем самым препятствуют семенному размножению многих очень вредных для сельского хозяйства сорняков и ряда полевых растений. Мы не располагаем достаточно точными прямыми количественными данными, иллюстрирующими эту сторону деятельности птиц, но косвенные показатели свидетельствуют, что птицы на полях (особенно часто стайки щеглов и некоторых других мелких лесных птиц) снимают (вместе с мышевидными грызунами) почти весь «урожай» с сорных растений. Дело в том, что семена сорных растений, поедаемые вместе с травой домашними животными, разрушаются далеко не все. Поэтому вместе с навозом на удобряемые поля выносятся ог-

ромное количество семян сорняков. При вывозке в Московской обл. на поля 40 т навоза на 1 га вносится около 20 млн. семян сорных растений, из которых около 700 тыс. сохраняют всхожесть (Котт, 1948). Поедая семена сорняков, птицы-семеноеды тем самым резко снижают их число, попадающее с самими растениями в пищу травоядных домашних животных, а впоследствии рассеиваемых вместе с навозом на полях.

Наряду с сорными растениями птицы потребляют семена культурных злаков, а также многих полевых растений. Однако отметим, что с хозяйственной точки зрения эти птицы-семеноеды (за несколькими исключениями) не приносят вреда. Те из них, которые кормятся зернами злаков на полях (голуби, некоторые воробьиные) собирают падалицу; обыкновенная овсянка и некоторые вьюрковые птицы (например, зяблик) ранней весной и осенью часто выклевывают зерна овса из конского навоза, собирают падалицу на убранных полях и потерянные зерна на дорогах. Виды, питающиеся семенами на окраинах полей, по опушкам чаще всего собирают семена различных полевых и лесных трав (например, щавельков, манжетки, различных диких злаков и т. п.) либо семена «сорных» деревьев — ольхи и т. п. (синицы, чечетки, снегирь и некоторые другие).

О масштабах влияния птиц на жизнь этих растений известно очень мало. Существует мнение, что, уничтожая в огромных количествах зачатки полевых растений, птицы тем самым являются одним из факторов, препятствующих наступлению на лес полевой растительности.

Два вида зерноядных птиц — полевой и домовый воробьи, — в массе заселяющие развешенные гнездовья на опушечных частях леса (особенно вблизи населенных пунктов), в парках и садах, могут оказывать определенное влияние на конечную урожайность некоторых сельскохозяйственных культур. Обычно в средней полосе европейской части страны в период выкармливания птенцов домовый и особенно полевой воробьи уничтожают в большом количестве различных насекомых, но с вылетом птенцов из гнезда стайки этих птиц начинают посещать поля, расположенные у опушек леса и около населенных пунктов. Здесь они питаются исключительно незрелыми зернами культурных злаков, которые выклевывают из колосьев. При этом больше, чем поедают зерна, птицы сбивают его на землю; под тяжестью птицы соломинки, несущие колосья, часто ломаются, что приводит к дополнительным потерям урожая. Однако в северных и центральных областях причиняемый этим вред имеет локальный характер: на ночь оба вида воробьев устраиваются под крышами домов, в застрехах, в скворечниках и других укрытиях, а на день не улетают далеко от мест ночевки. Поэтому обычно воробьи «бьют» лишь примыкающие к деревьям, садам, опушкам леса окраины хлебных полей. По приблизительным подсчетам, оба эти вида в окрестностях пос. Павловская слобода (Московская обл.) в 1958 г. «сняли» и сбили на землю 8% урожая пшеницы, созревшего на внешней, шириной 20 м, полосе хлебного поля, примыкающего к околице [35]. У южных пределов леса, в местах интенсивного

выращивания зерновых культур, деятельность воробьев становится более внушительной. Здесь полевые воробьи, концентрирующиеся в лесных полосах, по подсчетам А. С. Мальчевского, «снимают» с прилегающих полей пшеницы и проса до 20% урожая зерна.

Существенное возрастание площадей посевов зерновых культур в сочетании с быстрым созданием обширной сети полезащитных лесных полос оказалось очень благоприятным для испанского воробья. За последние 30 лет расширился ареал этого вида, резко возросла численность. Сейчас некоторые колонии этой птицы насчитывают сотни тысяч гнезд. По расчетам, проведенным Э. И. Гавриловым, средняя по величине колония из 30 тыс. гнезд поедает за лето 60 т зерен хлебных злаков.

СРЕДООБРАЗУЮЩЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ПТИЦ

Поедание отдельных частей растений, их плодов и семян, уничтожение определенной доли животных-фитофагов, участие в рассеивании растительных зачатков и многие другие формы деятельности птиц прямо или косвенно сказываются на всех сторонах жизни любого биоценоза и в конечном итоге оказывают на лесную среду глубокое и разностороннее влияние. Многие формы такой деятельности птиц почти не отражаются непосредственно на самом фитоценозе, но приводят к созданию условий, заметно изменяющих (усиливающих или ослабляющих) непосредственное влияние на лесную растительность других организмов. Количество таких опосредованных связей птиц с растениями в лесу огромно. Деятельность птиц сказывается даже на характере почвы и лесной подстилки. Средообразующее значение лесных птиц велико и разнообразно, хотя пока еще очень слабо изучено. Между тем только анализ данных о деятельности птиц в различных лесных биоценозах позволит правильно понять их значение в закономерных сменах лесной растительности (в ходе естественных сукцессий), создании и поддержании, в известной мере, оптимальной среды для развития древесно-кустарниковой растительности в лесу.

Роль птиц в создании условий для жизни лесных животных и растений. Разрушая ткани растений в процессе добывания насекомых, вороша на земле мертвый опад в поисках моллюсков, червей и других беспозвоночных, выдалбливая дупла и ниши в стволах деревьев, строя гнездовые норы в земле и гнезда над землей, птицы видоизменяют среду, а с ней и условия жизни других организмов. В старых земляных норах птиц, например, часто находят убежище земноводные и пресмыкающиеся, строят гнезда многие общественные насекомые.

Особое значение для жизни лесных животных имеют выдалбливаемые некоторыми птицами дупла. Распространено почти всеобщее, даже среди специалистов, убеждение, что строителями «жилого фонда» для других животных, поселяющихся в дуплах, в наших лесах являются лишь дятлы. На самом деле, например, в лесах центра

европейской части СССР, кроме дятлов, дупла прекрасно делает буроголовая гаичка, а поскольку ее численность здесь значительно превосходит суммарную численность всех видов дятлов, то и ее роль как строителя дупел немаловажна (хотя они недолговечны). Имеющиеся в очень трухлявых пнях и упавших стволах небольшие выбоины и ниши хохлатая синица и даже зарянка иногда превращают во вполне пригодное дупло, выщипывая мягкую сгнившую древесину. Определенными способностями к дуплостроению обладает поползень.

Вообще, способность выдалбливать дупла распространена среди птиц шире, чем думают; однако редкие наблюдения в труднопроходимом весеннем лесу затрудняют обнаружение строительных возможностей разных видов птиц, не говоря уже о количественной характеристике этого явления. Во всяком случае, экспериментальная проверка дуплостроительных способностей синиц и обыкновенного поползня, которым предлагались искусственные гнездовья, заполненные затвердевшей массой опилок склеенных мукой, показали, что буроголовая гаичка и хохлатая синица успешно выщипывала в этой довольно твердой массе гнездовые камеры; черноголовая гаичка и лазоревка могут выщипывать только очень мягкую трухлявую древесину, а поползень обычно лишь расширяет узкое дупло (Hans Löhrl, 1982).

По-видимому, количество работ, специально посвященных значению птиц как строителей дупел, используемых в дальнейшем другими животными, невелико. При этом их подавляющая часть относится к деятельности только дятлов. Между тем именно ограниченность количества, например, подходящих для устройства гнезд многими видами закрытогнездящихся птиц дупел является фактором, лимитирующим разнообразие и население орнитоценоза в нестарых хвойных лесах и посадках монокультуры. Сказывается нехватка дупел, по-видимому, и на численности некоторых других лесных животных.

Обычно дятлы выдалбливают дупла в малоценных породах деревьев с легко загнивающей древесиной и чаще всего в сухих. Из 498 найденных в смешанных лесах Подмосковья дупел желны, большого и малого пестрого дятлов 255 находилось на усохших деревьях, более 190 — на поврежденных или угнетенных и только около 50 — на внешне здоровых деревьях. При этом все дупла малого пестрого дятла располагались на усохших деревьях; у большого пестрого дятла на полностью усохших деревьях находилось 68% дупел, а у желны, обладающей наиболее мощным клювом, — 40%. На ольхе, иве, липе дупла найдены исключительно в сухих деревьях. На ели, сосне, дубе дупло выдалбливается обычно только на месте упавшего сучка, в загнивающей сердцевине, но дерево обычно не бы-

вает полностью усохшим. На осине и березе около 50% выдолбленных дятлами дупел находятся на внешне здоровых или лишь частично усыхающих или поврежденных деревьях. Большинство дупел, во всяком случае, это хорошо заметно у большого пестрого дятла располагалось недалеко от опушек, сильно разреженных участков древостоя или лесных полян [14].

В лесах средней полосы европейской части Советского Союза для постройки дупла дятлы чаще всего избирают осину. В Московской обл. $\frac{3}{4}$ найденных нами дупел было сделано именно в осине. При этом 55% дупел малого пестрого дятла было найдено на ольхе, 40% — на осине и только 5% — на березе. У желны 57% дупел были сделаны в осине, 23 — в сосне, по 7 — в ели и березе, 3 — в дубе и 3% — в прочих породах (ива, вяз и др.). У большого пестрого дятла из 382 найденных дупел 65% было на осине, 12 — на березе, 9 — на сосне, по 2 — на дубе и ели и 10% — на прочих породах, главным образом на ольхе.

Высота, на которой выдалбливаются дупла желной, большим и малым пестрыми дятлами, различна для каждого из них: дупла малого пестрого дятла обычно расположены чуть выше подлеска на высоте 1—3 м, большого пестрого дятла — на высоте 3—7 м, а желны — обычно выше 6 м от земли.

Другим, кроме дятлов, но не менее активным дуплостроителем является буроголовая гаичка. Для выдалбливания дупла она выбирает породы с мягкой, легко загнивающей древесиной (осина, ольха, береза), однако не избегает и других пород, если время и грибы, разрушающие древесину, превратили дерево в трухлявый пенек. Из 65 дупел гаичек, найденных в смешанных лесах западного Подмосковья, 45% были на осинах и 37% — на ольхе. Абсолютно все деревья были заражены древоразрушающими грибами, из-за чего древесина у них была довольно мягкая. Все найденные дупла находились на мертвых деревьях или на мертвых ветвях живых деревьев. На это обстоятельство следует обратить внимание, так как среди части работников лесного хозяйства распространено убеждение, что, выдалбливая дупло, птицы (в том числе и дятлы) открывают путь в дерево возбудителям грибных заболеваний. Многочисленные и многократные анализы, сделанные микологами на стволах деревьев, показывают, что птицы строят дупла исключительно на пораженных грибами деревьях (Heim de Balsac, 1957; Conner, Locke, 1982, и др.). Проникновение грибов внутрь дерева не связано с деятельностью дуплостроителей; обычно заражение происходит в местах облома ветвей, особенно у старых деревьев.

Обычно дупло гаички бывает в сухих обломках стволов (пнях) относительно молодых (диаметром 7—13, чаще 8—10 см) деревьев

осины и ольхи; гнездовая камера, имеющая в среднем около 7 см в диаметре, занимает почти все пространство внутри стволика и защищена снаружи нередко лишь сухой корой. Поэтому дупла гаичек недолговечны и используются 1—3 раза. Подавляющее большинство дупел бывает невысоко над землей — ниже полога подлеска: Из 184 дупел, найденных нами в 1956—1983 гг. в смешанных лесах Московской и сопредельных областей, 61% располагался на высоте 0,5—2,5 м; в том числе 35% — на высоте 0,5—1,5 м над землей. Таким образом, гаичка и дятлы своей совокупной строительной деятельностью обеспечивают лесных животных необходимыми для жизни убежищами — разнообразными дуплами во всех ярусах леса (рис. 41).

Дятлы ежегодно выдалбливают новые дупла, а желна и реже большой пестрый дятел выдолбят весной несколько дупел, прежде чем облюбуют для гнездования какое-нибудь из них. Сделанные дупла значительно расширяют экологическую емкость лесной среды — обеспечивают условия для жизни многим животным. Оставленные дятлами дупла заселяются, например, в лесах центра европейской части СССР более чем пятьюдесятью видами птиц (не считая самих дятлов): в дуплах малого пестрого дятла обычно поселяются

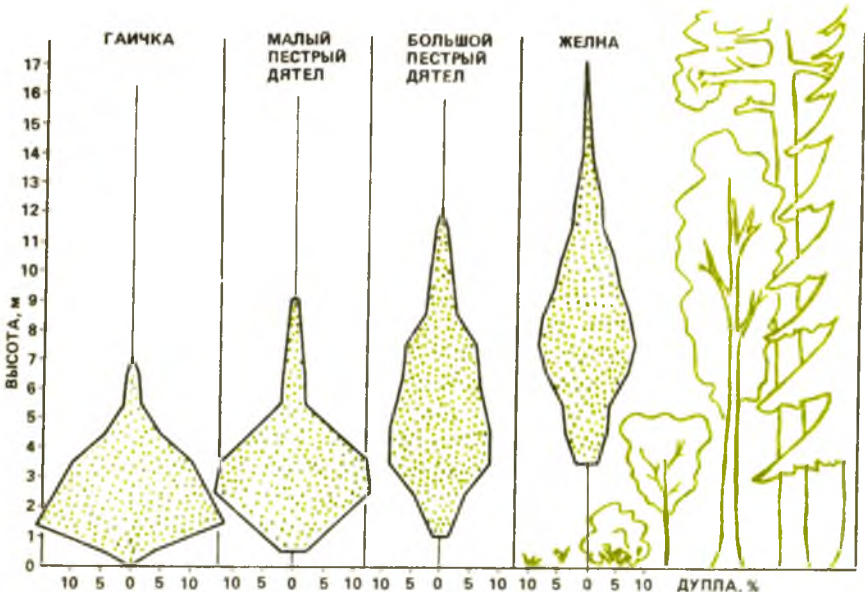


Рис. 41. Распределение дупел дятлов и буроголовой гаички в смешанных лесах центра европейской части СССР

буроголовая и черноголовая гаички, московка, хохлатая и большая синицы, лазоревки, мухоловка-пеструшка; большого пестрого дятла — сычи, мухоловка-пеструшка, поползни, вертишейка, горихвостки, синицы, воробьи, скворец, малая мухоловка и даже зарянка (когда дупло находится низко и неглубоко из-за остатков в нем старых гнезд); желны — крохали, гоголь, сплюшка, серая неясыть, воробьиный сыч и другие совы, клинтух, сизоворонка, серая и малая мухоловки, мухоловка-пеструшка, зарянка (обычно в нестроенных дуплах и нишах, сделанных желной в поисках насекомых-ксилофагов), горихвостки, пищуха, стрижи и изредка даже кобчик и пустельга. Дупла буроголовой гаички охотно занимают все виды синиц, а также мухоловка-пеструшка, которая нередко захватывает только что выстроенные дупла гаичек, вынуждая их строить новые.

Интенсивность использования дупел различными животными очень высока. При учетах абсолютной заселенности дупел дятлов в смешанных лесах западного Подмосковья, проведенных во второй половине июня, из 25 найденных дупел малого пестрого дятла одно было заселено им самим, а остальные на 38% были заняты мелкими птицами-дуплогнездниками; из 178 дупел большого пестрого дятла 28 были заняты им, остальные на 37% были заселены мелкими насекомоядными птицами; из 37 дупел черного дятла — 5 были заняты желной, а из остальных 34% были заселены другими, преимущественно крупными, дуплогнездниками [14]. Если учесть, что некоторые птицы, обитавшие в дуплах, ко времени проведения осмотра уже вывели потомство, многие дупла используются в сезон по 2 раза и более и, наконец, значительная часть осмстренных дупел (не менее 30%) была непригодна к гнездованию (отсырели, расгрескались, имеют сквозные отверстия, вся полость дупла забита до самого летка гнездами ранее гнездившихся птиц, подлет к летку закрыт разросшимся подлеском и т. п.), можно полагать, что все пригодные для устройства гнезда дупла отыскиваются и используются.

Кроме птиц, в старых дуплах регулярно поселяются летучие мыши, лесная куница, соболь, летяга, белки, сони, некоторые мышевидные грызуны, древесные лягушки, шмели, осы, пауки и т. п. Количество же видов животных, использующих дупла только как временные убежища на ночь (или на день) в лесах Советского Союза, намного больше сотни. Поэтому-то дупло — объект острой конкуренции и между разными видами и между особями одного вида. Обычно в естественных климаксовых лесах дупел и аналогичных им пустот много: образовавшиеся на месте выпавшего сучка в загнившей древесине, вымытые дождями между корнями старых деревьев и пустоты в земле на месте корней вывороченных бурей деревьев и т. п. Так, в широколиственных лесах севера США наибольшая часть

дупел образовалась в результате выпадения сучьев, реже из-за гниения и морозобоин; лишь небольшое число дупел создано дятлами — обычно в старых стволах, пнях или в отмирающих ветвях. В среднем в буково-кленовом лесу на 1 га приходилось 34—119 дупел в разных биотипах, в дубово-орешниковом — от 14 до 27,5 на 1 га (Gysel, 1961). В лиственных лесах Голландии количество естественных дупел колебалось от 6,2 до 30,0 на 1 га (Van Balen and oth., 1982). Но там, где лесохозяйственная деятельность людей препятствует естественному старению древостоев, количество дупел ограничено, а создают их преимущественно птицы. В таких условиях количество дупел (сделанных птицами) сильно варьирует в разных лесных биоценозах в зависимости от состава древесных пород: их больше там, где больше деревьев с мягкой, легко загнивающей древесиной. Например, в западном Подмосковье в ельнике мы обнаруживали 1 дупло на 1 га, в дубняке — от 3 до 8, в осиннике — от 5 до 11 (в приведенные цифры включены и подуразвалявшиеся дупла, сделанные в старых поврежденных деревьях и в гнилых пнях).

Заметные изменения в структуру лесного биоценоза вносят и открытогнездящиеся птицы. Их постройки на земле, кустах, деревьях усложняют архитектонику лесной среды, создают дополнительные укрытия и условия для размножения очень многих лесных животных. Для того чтобы вкратце охарактеризовать эту сторону средообразующей деятельности птиц, упомянем, что крупные гнезда врановых птиц (после вылета из них птенцов) часто используют для отдыха и в качестве убежища (особенно гнезда сороки) многие млекопитающие, а некоторые дневные и ночные хищники, например, немного подправив, откладывают яйца и выводят птенцов. В остовах огромных построек крупных дневных хищников (например, беркута) устраивают свои гнезда синицы, воробьи, белая трясогузка.

Количество прутиков, листьев, травинки и прочего материала, заносимого птицами в процессе гнездостроения в места, где органическое вещество «проходит» минерализацию в крайне специфических условиях, обычно резко изменяющих ее темпы (чаще в сторону убыстрения), колеблется в разных типах леса в среднем от 0,5 до 5 кг/га. По подсчетам Ф. Дж. Турчека (1948—1951), в широколиственных лесах Словакии общая масса птичьих гнезд составляла 1,5—4 кг на 1 га. По нашим подсчетам, в дубовых лесах Воронежской обл. общая масса (воздушно-сухого вещества) птичьих гнезд (включая старые) составляла около 1,2 кг/га, в дубравах Тульской обл. — 1,0 кг/га, в дубовых рощах Московской обл. — 0,8, в березово-осиновых лесах — 0,5—0,6, а в хвойных лесах — 0,5—0,7 кг/га, в смешанных лесах Калининской обл. — 0,4—0,7 кг/га. В колониальных поселениях птиц соответствующие показатели резко возрастают.

Так, в грачевнике в пойменном лесу (Ростовская обл.) общая масса гнезд колонии, включая заброшенные, достигала 900 кг/га (Тараненко, 1975).

За время строительства гнезда, откладки и насиживания яиц, выкармливания потомства в непосредственной близости от этого места, репродуктивной активности птиц на землю попадает много экскрементов, остатков пищи, растительная ветошь и т. п., что заметно изменяет влажность, химизм подстилки и почвы. О масштабах производимого в результате такой «гнездовой деятельности» птиц удобрения почвы свидетельствуют цифры, полученные в колонии грачей, плотность населения которых колебалась от 273 до 628 особей на 1 га за два года наблюдений. Здесь с гнезд, находящихся на ветлах, каждый сезон размножения падало на землю 14—27,7 кг/га трупов птенцов; при строительстве гнезд терялась часть веточного материала, сваливались старые и обрушивались под собственной тяжестью неудачно расположенные новые гнезда, образуя слой длительно накапливающегося орнитогенного опада, составляющего 2000 кг/га. Собирая корм в открытых биоценозах в радиусе до 6 км от грачевника, птицы (потребляющие 2—5 т зоо- и фитомассы из расчета на население 1 га колонии) перемещают огромное количество органического вещества с лугов в пойменный лес, где расположена колония. Здесь значительная часть потребленной взрослыми и птенцами пищи отлагается в виде погадок и экскрементов, устилающих почти всю поверхность почвы слоем в несколько миллиметров (Тараненко, 1975). Таким путем колониальные птицы оказывают существенное влияние на круговорот азота в лесу.

Естественно, что внесение в почву под гнездами органического вещества создает специфические условия для жизни растений. Это можно наблюдать и под гнездами изолированно гнездящихся птиц, но особенно заметно в «густых» птичьих поселениях. Под гнездами в колониях грачей, серых цапель и некоторых других птиц со временем развиваются пышные заросли растений — нитрофилов. Например, в сосновом бору под Киевом благодаря большой колонии цапель появился чрезвычайно густой подлесок из малины и бузины; пышно разрослась крапива. Под гнездами колоний грачей в Велико-Анадольском лесничестве буйно разросся чертополох. В одном из участков высокоствольной дубравы «Лес на Ворскле», где издавна селятся серые цапли, под деревьями с их гнездами почва сильно обогащена азотистыми веществами, поступающими с экскрементами и остатками пищи, поэтому здесь прекрасно развилась крапива и другие азотолюбивые растения, тогда как обычная лесная растительность чахнет и вытесняется [26].

Иногда под очень большими многолетними колониями скапливается такое количество упавшего гнездового материала, трупов птенцов и отбросов, что рост кустарниковой и травянистой растительности полностью подавляется. В старых грачевниках поверхность земли нередко бывает погребена под войлокообразной массой (из остатков старых гнезд, отбросов пищи и помета), обладающей большой гигроскопичностью и способствующей накоплению и сохранению влаги в почве. В таких местах даже в теплые летние дни поверхность земли не высыхает, кислотность почвы заметно отличается от соседних с грачевником участков леса, поэтому здесь иной состав и численность почвенных беспозвоночных и даже мышевидных грызунов. Значительное влияние на характер почвенной микрофлоры и ход разложения подстилки, а также обогащение почвы азотом в лесопосадках полупустынной зоны оказывают концентрирующиеся во время весенних и осенних миграций перелетные птицы, что положительно сказывается в конечном итоге на древесные насаждения. В местах массового гнездования грачей и совместных ночевок врановых птиц формируются особенно высокие и густокронные участки древостоя.

В некоторых случаях воздействие колониальных птиц на искусственные посадки деревьев может быть очень сильным. Так, в придорожной акациево-абрикосовой лесополосе (Ростовская обл.) трехлетнее существование грачевника (с плотностью населения птиц в колонии 385—885 особей на 1 га) «привело» искусственно созданное лесонасаждение к начальной фазе зоогенной сукцессии. Под тяжестью гнезд и загрязнения листвы пометом часть деревьев robinii лжеакации погибает: на 1 га посадки в колонии 8,7 усохших и 13,7 упавших вместе со старыми гнездами деревьев. В образовавшихся редирах растет сильно угнетенная карагана, появляются всходы вишни, «высеянной» с пометом грачами (Тараненко, 1975).

Даже зимние скопления врановых птиц на местах постоянных ночевок в пригородном лесу оказывают сильное влияние на почвенную микрофлору: в почве возрастает разнообразие бактериальной флоры, больше становится аммонификаторов, усиливаются процессы разложения клетчатки. Процессы эти со временем центрально распространяются за пределы ночевок.

Роясь в поисках беспозвоночных в лесной подстилке, птицы аэрируют почву, изменяют режим влажности мертвого растительного опада. Дрозды, большой пестрый дятел, поползень и некоторые другие птицы осенью в смешанных лесах подолгу разгребают лапами опавшие листья, переворачивают их клювами, «перетряхивая» таким образом буквально весь опад, чем, несомненно, ускоряют разложение органического вещества и его минерализацию. В лесостепных дубравах скворец, галка, дрозды, сорока и иногда сойка, грач, голуби

весной переворачивают отдельные участки лесной подстилки (особенно недалеко от опушек) на большой площади, что приводит к значительно более быстрому просыханию таких мест. Кроме перечисленных факторов, «роющая» деятельность птиц приводит к разрыхлению подстилки и верхнего слоя почвы, что улучшает в большинстве случаев условия произрастания растений.

Роль дендрофильных птиц в поддержании оптимальной для жизни леса среды. Роль птиц в лесу разнообразна. Каждое лесное сообщество состоит из множества организмов, оказывающих существенное влияние на жизнь леса в целом. На значение взаимосвязи растений и животных обращал особое внимание создатель учения о биоценозе В. Н. Сукачев, считая взаимоотношения между ними сущностью лесного биоценоза.

Все приведенные результаты функционально-биоценотического анализа структуры и связей в лесах свидетельствуют, что растения и дендрофильные птицы представляют неразрывные части единого целого. Очень велика роль птиц в размножении лесных растений. В мире (главным образом в южном полушарии) насчитывается свыше 1,6 тыс. видов птиц, которые, питаясь более или менее регулярно нектаром цветов, участвуют в опылении разнообразнейших растений. Например, в одних только тропиках свыше 500 видов растений опыляют птицы. Многие древесно-кустарниковые породы в лесах Америки опыляют колибри, в Африке и Азии — нектарницы, а в Австралии — мелкие виды попугаев (лорикеты). Не меньшую роль играют птицы в рассеивании зачатков растений благодаря выработанным в результате длительной сопряженной эволюции глубоким взаимным адаптациям в строении, функциях и экологии. Определенное значение имеют птицы в потреблении (как прямом, так и опосредованном) органического вещества, продуцируемого лесными растениями. И хотя в большинстве случаев роль птиц в переносе вещества и энергии в лесу невелика и малозаметна, они выполняют чрезвычайно важную функцию, трансформируя растительную органику в легкоусвояемое сапрофитными организмами состояние и рассеивая это вещество чаще в тех биоценозах, где оно было создано, но иногда (например, во время перелетов) и на значительном удалении. Так, за время пребывания на гнездовой территории (180 сут) популяция зябликов, одного из самых обычных и наиболее многочисленных видов птиц наших лесов, он потребляет 559,7 кг/км² сухой пищи (насекомые составляют 90%) и выделяет в среду обитания 224 кг/км² экскрементов [31].

Способствуя расселению древесно-кустарниковых пород, активно «высевая» в разных ландшафтах заросли определенных групп растений, создавая благоприятные условия («жилой фонд», например)

для многих, особенно мелких, лесных животных, поедая насекомых-фитофагов, а также до известной степени регулируя поток энергии и перенос вещества в биогеоценозе, дендрофильные птицы участвуют в создании определенной среды, благоприятной прежде всего им самим: поскольку адаптированы лесные птицы именно к лесной среде, их деятельность направлена в конечном итоге на ее воспроизводство. Таким образом, уже самой жизнью в лесу дендрофильные птицы способствуют сохранению и поддержанию среды, оптимальной для жизни лесного биогеоценоза в целом.

В связи со сказанным особый интерес представляют многообразные связи между организмами, которые прямо или через целую цепь посредников в конечном итоге приводят к сокращению численности животных. повреждающих древесные породы и кустарники в лесу. К таким именно организмам, опосредованно оказывающим благоприятное влияние на жизнь растительных сообществ, относятся насекомоядные птицы. Имеются факты, свидетельствующие, что в древостоях, достаточно густо населенных птицами, значительные зоогенные повреждения растительности (наносимые насекомыми) наблюдаются сравнительно редко. Например, в полезащитных полосах Каменной степи, хорошо заселенных птицами, не наблюдалось массовых повреждений растительности насекомыми. Вероятно, именно по этой же причине крайне редки вспышки массового размножения вредных насекомых в заповеднике «Лес на Ворскле», где плотность населения птиц весьма высока, тогда как в «Шиповом лесу», слабо населенном птицами, наоборот, массовые размножения вредителей не составляют редкости [26].

Обычно птицы в очагах массового размножения вредителей уничтожают лишь несколько процентов особей в их популяциях. Там, где плотность гнездящихся насекомоядных птиц искусственно повышается путем проведения биотехнических мероприятий, уничтожается несколько больший процент насекомых-вредителей. Однако и в этом случае видимый эффект истребительной деятельности птиц мало заметен. В то же время систематически на протяжении ряда лет поедая в массе размножившихся листоверток в дубравах Тульской обл., насекомоядные птицы оказали в конечном итоге определенное положительное влияние на состояние древостоя и уровень фотосинтеза дубов. На опытном участке, где плотность насекомоядных птиц (10—15 пар/га) была вдвое выше, чем в других частях леса, за годы существования очага (с 1963 по 1973 г.) усохло менее 20% дубов, тогда как на остальных участках древостоя — около 30% (рис. 42). Медленнее на участках с повышенной плотностью насекомоядных птиц шел и обусловленный интенсивным уничтожением листвы гусеницами процесс сокращения ассимилирующей по-

поверхности дубов (рис. 43). По измерениям, сделанным в июле после распускания вторичной листвы, ассимилирующая поверхность дубов на опытном участке сократилась с 1966 по 1973 г. примерно на 20%, тогда как на контрольном — почти на 35% [14].

В искусственных лесных насаждениях глинистой полупустыни Северного Прикаспия, где на пролёте и кочевках, которые продолжают большую часть года, плотность птиц составляет весной около 100, а осенью до 300 экз/га, эффект от уничтожения птицами листогрызущих насекомых хорошо заметен уже в течение одного сезона вегетации. При исключении деятельности птиц прирост молодых дубов, которые в этом случае беспрепятственно объедались гусеницами зеленой дубовой листовертки, в высоту уменьшился в среднем на 55%, а по диаметру — на 30—50% (Королькова, 1971). Особенно существенное значение для древостоя имеет уничтожение птицами листогрызущих насекомых при сильном объедании листвы, так как сохранение даже небольшой ее части снижает, а иногда и предотвращает потери прироста. Таким образом, деятельность дендрофильных птиц ведет

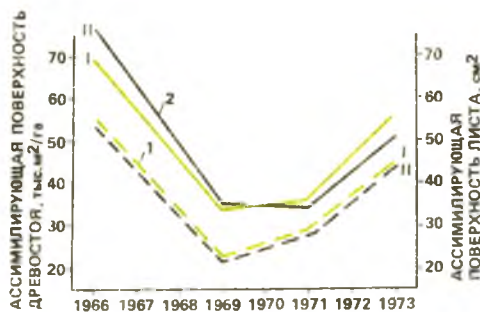


Рис. 43. Изменение ассимилирующей поверхности листа (I) и древостоя (II) на участках дубравы с естественной (II) и искусственно увеличенной (I) плотностью заселения гнездящихся птиц

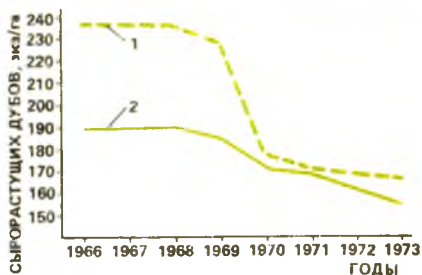


Рис. 42. Изменение скорости отмирания дубов на участках дубравы в Тульской обл. с естественной (I) и искусственной (II) плотностью населения гнездящихся птиц

к такому воздействию на окружающую их среду, которое обычно направлено на сохранение свойственного им биоценоза: каждая лесная птица, по-видимому, «защищает» свою древесно-кустарниковую растительность. В то же время занимаемые птицами места в лесу (индивидуальные или гнездовые участки) тем лучше обеспечивают занявших их особей всем необходимым (пищей, убежищами и т. п.), чем стабильнее условия на их территории, а следовательно,

и выше степень изученности птиц своего участка. Вливаясь в общую сеть биоценологических взаимодействий в лесу, трофические, топические и другие связи птиц укрепляют единство всего биоценоза как целостной надорганизменной биологической системы. Это единство лесного биоценоза убедительно иллюстрирует известную экологическую закономерность, что эффективность сообщества и его стабильность возрастают прямо пропорционально той степени, в которой составляющие его популяции в процессе эволюции приспособились друг к другу.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПТИЦ ЛЕСА

Рассматривая с точки зрения интересов человека какое-либо явление или конкретный объект, обычно говорят о его практическом, хозяйственном значении. Не являются исключением и птицы леса.

С самых ранних этапов развития человеческого общества в процессе освоения лесной среды люди столкнулись и с одним из ее компонентов — птицами. Вначале на значительную часть из них люди охотились, некоторых обожествляли и поклонялись им. По мере развития человеческого общества значение диких птиц в жизни людей закономерно изменялось. Со временем многие птицы приспособились к человеку настолько, что стали его сожителями — синантропами; используя и приручая некоторых птиц, человек создал домашние породы кур, уток, гусей и т. п.; часть птиц люди стали уничтожать как конкурентов (действительных или мнимых), к большинству же видов люди еще полтора столетия назад относились более или менее безразлично. Однако с началом бурного технического прогресса, сопровождающегося быстрым освоением природных ресурсов, обуславливающего глобальные изменения окружающей человека среды (что не могло не отразиться на биоценологических, прежде всего трофических, связях птиц), широкое распространение получила основанная лишь на отрывочных аутоэкологических данных «оценка» практической значимости птиц, согласно которой хищные птицы в большинстве случаев безоговорочно признавались вредителями охотничьего хозяйства, зерноядные — сельского, лесного и т. д. Многие миллионы птиц были бессмысленно уничтожены, прежде чем ущербность такого подхода стала очевидной.

В результате тщательных биоценологических исследований, проведенных за последние четверть века, удалось установить, что значение каждого вида птицы для человека чрезвычайно многообразно. «Снимаемая» очень значительную часть урожая кедровых орешков, где регулярно проводится сбор «орешков», выступает как конкурент

человека. В то же время на обширных участках леса, там где основная масса орехов малодоступна для людей из-за отсутствия ветвей в нижней части стволов огромных плодоносящих деревьев и невозможности сбивания шишек путем «околота» (например, в среднем поясе гор), половина пригодного для промышленной заготовки запаса орешков образуется шишками, обретенными кедровками. Таким образом, кедровка «помогает» людям заготавливать орешки кедра, а создавая впрок запасы — эффективно обеспечивает расселение этого ценнейшего дерева. Мелкие лесные птицы, поедая огромное количество насекомых-фитофагов, действуют как один из естественных факторов, сдерживающих их массовое размножение; немаловажно также косвенное воздействие птиц на «вредных» и «полезных» насекомых. Например, многие лесные птицы поедают плоды и семена кустарников, содействуют распространению этих растений. «Высеянные» в лесу птицами кустарниковые заросли способствуют подержанию необходимой пищевой базы для ряда паразитических насекомых, в частности ежемух, многие виды которых (более 40) являются паразитами таких опасных для леса чешуекрылых, как непарный шелкопряд, монашенка, дубовая листовертка, сосновая совка и сосновая пяденица, златогузка и др. Таким образом, распространяя семена кустарниковых растений, птицы косвенно способствуют подавлению бабочек — вредителей леса. В хвойном лесу Сьерра-Невады (США) дятлы добывали соснового лубоеда, разрушая кору деревьев, чем в то же время увеличивали доступность личинок жука для насекомых-паразитов: на обработанных дятлами деревьях было много наездников, имеющих короткий яйцеклад и не способных достать личинки под неповрежденной корой (Otvos, 1965).

В глухих таежных лесах многие из насекомоядных птиц являются хранителями возбудителей различных инфекций, прокормителями беспозвоночных — переносчиков опасных болезней; и в то же время мелкие лесные птицы — ценнейшее украшение городских садов и парков, пригородных лесов. Скворцы весной и летом уничтожают в значительных количествах многих вредящих сельскохозяйственным угодьям, садам и паркам насекомых, а осенью нередко «снимают» значительную часть урожая в садах и виноградниках; на юге нашей страны скворцы часто рассеивают на возделываемых полях зачатки некоторых сорняков и в то же время способствуют расселению многих ценных древесно-кустарниковых пород, а ночью в населенных пунктах, загрязняют строения и механизмы пометом и создают эпидемически опасную ситуацию, перенося возбудителей различных заболеваний из природных очагов в города. Водоплавающие и болотные птицы — важнейший объект охоты, но они же играют большую роль в транспортировке арбовирусов — возбудителей многих

заболеваний человека и сельскохозяйственных животных, а там, где миграционные пути этих птиц пересекаются с авиационными трассами и в окрестностях аэродромов, — они одни из главных источников опасности для самолетов.

Сложность оценки значимости птиц усугубляется различными интересами (часто диаметрально противоположными) разных отраслей хозяйства. Например, ущерб, наносимый в отдельные годы водоплавающими птицами сельскому хозяйству Канады оценивается в 20 млн. долларов. В то же время 2,5 млн. охотников Северной Америки расходуют непосредственно на охоту 150 млн. долларов ежегодно, принося государству значительный доход. Поэтому правительство выкупает и охраняет водно-болотные угодья, выплачивает фермерам денежную компенсацию за нанесенный птицами ущерб (Solman, 1978). В ряде мест Австралии до половины деревьев в эвкалиптовых плантациях поражены гусеницами бабочки-ксилюты (*Xyleauter boisduvali*). Желтохвостый черный какаду уничтожает до 50% гусениц, извлекая их из древесины, от чего поврежденные птицей стволы молодых деревьев ломаются ветром. Местами от этого погибает до 40% деревьев, а люди везде, где это возможно, стремятся воспрепятствовать кормежке какаду на эвкалиптах или вообще избавиться от бескорыстного и старательного, но опасного помощника (Mc-Junes, Carue, 1978).

Наконец, при оценке деятельности птиц нельзя забывать, что существующее разнообразие птиц — невосполнимый генофонд, бесценный элемент экологического разнообразия ландшафтов нашей планеты (из чего, собственно, и проистекает необходимость охраны редких видов).

Как видно из приведенных примеров, определить вообще полезна или вредна та или иная птица невозможно. Хозяйственное значение птиц в этих случаях не может оцениваться как арифметическая сумма всех составляющих не только потому, что таких составляющих слишком много, но еще и потому, что некоторые из них бесценны. Невозможно и «заменить» птиц как компонент окружающей человека среды именно в силу их необходимости человеку. Оценивая практическое значение птиц, орнитологи должны исходить из всего комплекса биоценотических связей, и их оценки должны быть обращены к конкретным популяциям, хозяйственным ситуациям, локализованным территориально и во времени [15]. Одновременно следует еще раз подчеркнуть, что по отношению к хозяйственной деятельности людей «польза», как и «вред», птиц — функция их численности.

Значимость лесных птиц для человеческого общества можно рассматривать с разных позиций. Очевидно их важное значение в протекании биогеоценотических процессов: незаменимая роль в кру-

говороте веществ, в рассеивании зачатков древесно-кустарниковых пород, поддержании лесной среды и т. д., влияющих в конечном итоге на продуктивность древостоев и других компонентов биоценоза. Кроме того, птицы представляют и самостоятельную, практическую ценность для людей как объект охоты и модели для широкого спектра биологических исследований (результаты которых можно использовать во многих областях знаний и человеческой деятельности), как сельскохозяйственно значимые и создающие в ряде случаев эпидемически опасную ситуацию. Бесспорно эстетическое и воспитательное значение лесных птиц.

ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ ДЛЯ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА

Около 70 видов птиц, обитающих в лесной и лесостепной зонах Советского Союза и связанных с древесно-кустарниковой растительностью, служат сейчас объектами регулярной охоты. Это половина видов охотничьих птиц нашей страны. В лесных угодьях, занимающих половину территории СССР, добывается основная часть дичи.

Лесные животные неразрывно связаны с лесными фитоценозами, изменения которых сказываются на численности и распределении птиц и зверей. В свою очередь, жизнедеятельность животных существенно влияет на состояние и продуктивность лесных растений. Поэтому результаты лесохозяйственной деятельности людей в сильной степени влияют на ведение охотничьего хозяйства, а интересы обеих этих отраслей производства тесно переплетаются. Особенно важно правильное сочетание интересов лесного, охотничьего и сельского хозяйства в районах степного лесоразведения и создания лесных полезащитных насаждений. Возникновение здесь древостоев привлекает многих охотничьих птиц (например, серых куропаток, собирающих на прилегающих полях разнообразных растительноядных насекомых, вредящих посевам), а устраивающие на деревьях гнезда хищные птицы интенсивно уничтожают грызунов, в большинстве случаев не только вредящих сельскохозяйственным культурам, но и препятствующих в ряде случаев лесоразведению.

В прошлом роль диких птиц как источника мяса, яиц, шкурок, пера и пуха имела огромное значение в жизни людей, а промысловая охота представляла целую отрасль хозяйства. В начале текущего столетия на территории нашей страны ежегодно добывалось около 100 млн. птиц и собирались многие десятки миллионов птичьих яиц [16, 44]. Значительная часть добываемой дичи использовалась местным населением, но много поступало ее и на рынок. В 1904—1913 гг. по железной дороге перевозилось в среднем 6473 тыс. шт. «борового дичи» ежегодно. Основную ее часть (82,6%) составлял рябчик [10].

Менее 100 лет назад даже в непосредственной близости от Москвы (на территории, где сейчас выстроены многоэтажные здания и которая теперь представляет собой чуть ли не центральную часть города) в огромных количествах добывали куриных (главным образом тетерева), водоплавающую дичь и болотную птицу. Дикие птицы не только обеспечивали жителей окрестных деревень мясной пищей, но и в значительном количестве завозились в Москву, где ими шла бойкая торговля в Охотном ряду.

Обилие дичи обуславливало варварские способы ее добычи. Рябчиков в лесах центральной части европейской России били из ружья (с «подхода» или «на пищик» — подманивая голосом самки), в осеннее время ловили силками; «благородных» уток ловили петлями, использовали сети для загона линяющих птиц; белую куропатку — в основном силками. В 20—30-х годах нашего столетия один охотник иногда добывал до 15—25 пар рябчиков за день; в богатых озерами, благоприятных для гнездования уток степных местностях многие охотники добывали по 350—400 уток в год, а участники одной артели (9—10 человек) поймали 14 000 уток [10]. В зимы, обильные белой куропаткой, каждая семья охотника-промысловика добывала 4—5 тыс. этих птиц, а иногда и до 10 тыс. (Михеев, 1938).

В связи с неумеренным промыслом, а также быстрым вовлечением в интенсивное хозяйственное использование огромных территорий (вырубка леса, распашка земель, осушение и мелиорация, строительство населенных пунктов, дорог и промышленных объектов) численность охотничьих птиц, а с ней и заготовка дичи стали быстро уменьшаться. В тридцатые годы большая часть добытой дичи стала использоваться для местного потребления (давая лишь небольшой «товарный выход»). В 1931 г. «поступило в заготовку» 4755 тыс. шт. «боровой дичи» и было заготовлено около 5,5 млн. шт. водоплавающих птиц [10]. В дальнейшем значение диких птиц как поставщика мяса и яиц неуклонно и быстро уменьшалось. В 1938—1940 гг. ежегодно заготавливалось («товарный выход») примерно по 2 млн. шт. боровой дичи, в 1951—1957 гг. — 0,7—1,1 млн., в 1964—1967 гг. — 0,6—0,8 млн., в 1970—1973 гг. — 0,4—0,6 млн. [16], а в 1980—1984 гг. — менее 0,5 млн. шт. Все же, по очень приблизительным оценкам, в последнее время на территории СССР охотники ежегодно добывают около 30—35 млн. шт. дичи — примерно 20—25 млн. водоплавающих птиц, 7—10 млн. боровой дичи, около 3 млн. вальдшнепов и болотной дичи, 3—3,5 млн. других птиц. Подавляющая часть добываемых птиц используется самими охотниками.

Сейчас, таким образом, промысловое значение птиц, их роль как надежного источника пищи для населения нашей страны фактически сошли на нет. В то же время птицы не только не потеряли своего

значения как объекта охоты, но, напротив, в связи с неуклонным ростом населения вообще и увеличением числа лиц, желающих провести свой досуг на охоте, привлекают к себе все большее и большее внимание. Достаточно упомянуть, что сейчас в Советском Союзе 3,5 млн. охотников (официально зарегистрированных на 1.01.85 г.).

Немаловажно значение лесных птиц как кормовой базы для многих ценных промысловых видов пушных зверей.

Охота на птиц и ее организация. В настоящее время охота на птиц носит исключительно любительский спортивный характер. Тем не менее в лесах Советского Союза ежегодно добывается не менее 5 млн. шт. боровой дичи (главным образом рябчик), 7—8 млн. водоплавающих птиц и сотни тысяч куликов (вальдшнеп, дупель, бекас и др.), дающих примерно 3—5 тыс. т высококачественного мяса. Однако значение пернатой дичи определяется, конечно, не количеством добываемых птиц. Охотник-любитель может уделить любимому занятию только свой досуг. Поэтому охота для подавляющего большинства людей рассматривается как своеобразный отдых и доступный для почти всех возрастов спорт. Естественно, в этих условиях пернатая дичь желанная, а главное наиболее доступная добыча (охота на зверя требует больше времени, связана с необходимостью более капитального оснащения, сложнее по организации — часто это групповая охота).

В целях рационального, научно-обоснованного использования ресурсов охотничьих птиц (как и других охотничьих и охотничье-промысловых животных) с учетом влияния на диких лесных животных деятельности смежных отраслей народного хозяйства, прежде всего лесного и сельского, в нашей стране создана и развивается плановая система организации охотничьего хозяйства. Как и во всех других случаях использования ресурсов живой природы в СССР, при ведении охотничьего хозяйства учитываются географическое положение региона, климатические и экономические условия местности, численность и экология птиц и зверей, развитие производительных сил и плотность населения людей. Сообразно этому на территории нашей страны создано более 100 госпромхозов, около 150 коопзверопромхозов, 178 колхозов и совхозов Крайнего Севера, дающих основную часть боровой дичи и другой промысловой продукции, 7 тыс. спортивно-охотничьих хозяйств, за которыми закреплены определенные охотничьи угодья и которые не только организуют, в зависимости от своего профиля, промысловую, полупромысловую или только спортивную охоту, но и осуществляют всю систему мероприятий, направленных на наиболее рациональную эксплуатацию, воспроизводство и охрану охотничьего фонда страны [28]. В частности, организация охотничьего хозяйства предусматривает изучение и

бонитировку лесных охотничьих угодий, выявление динамики численности охотничьих птиц и определение на этой основе оптимальных норм добычи и сроков охоты, а также разработку приемов, снижающих возможное отрицательное воздействие на птиц и зверей лесохозяйственных мероприятий (рубок, прочисток, посадок деревьев и кустарников; сроков и форм внесения удобрений на поля и т. п.).

Регламентирование добычи — наиболее древняя и простая форма рационализации использования дичи, может быть успешно осуществлена лишь при полном учете добываемых охотничьих птиц (сейчас значительная часть охотничьих трофеев остается неучтенной). Другой — интенсивной формой рационального использования охотничьих птиц являются различные биотехнические мероприятия, направленные на их расширенное воспроизводство: предоставление удобных и безопасных мест для выведения потомства, угодий, где молодняк лучше защищен от хищников, подкормки в неблагоприятное время года и т. д. В этом случае плодовитость охотничьих птиц возрастает, а естественная смертность значительно снижается. Увеличившаяся таким образом часть годового прироста может быть добыта охотниками без ущерба для общей численности поголовья. Более того, изъятие в процессе охоты из популяции определенной части ее особей приводит в действие компенсаторный механизм регуляции численности, обуславливающий в ответ на уменьшение плотности популяции добываемого вида повышение его продуктивности за счет увеличения размеров и числа кладок, выживаемости птенцов и т. п. Таким образом, биологически обоснованная норма добычи не только не приводит к снижению численности охотничьих птиц, но способствует оздоровлению их популяций. Следовательно, разумная охота может рассматриваться не только как рациональное использование ресурсов охотничьих птиц, но и как активная форма их охраны. Если раньше охота была промыслом, при котором охотник использовал животных как «дары природы», никак не заботясь об их возобновлении, то теперь система ведения охотничьего хозяйства нашей страны предусматривает вложение труда и средств в восстановление запасов птиц и зверей. Принцип «что посеешь, то и пожнешь» с каждым годом все шире и шире внедряется в практику охотничьих хозяйств. В ряде наших северных заповедников успешно проведены опыты по привлечению гоголей в искусственные гнездовья, воскрешающие истари существовавший на Руси промысел утиных яиц. Тысячелетие назад на земле Новгородского государства по берегам рек и озер выставляли дуплянки для гоголей; и, хотя, часть отложенных яиц потом забиралась, эти утки-дуплогнездки, обеспеченные местами для гнездования и покровительством человека, водились здесь во множестве.

Известно, что даже просто присутствие людей в лесу, а тем более пастьба скота, проведение лесохозяйственных работ в период размножения птиц обуславливают значительное снижение воспроизводства дичи. Часто вспугиваемые с гнезд утки, рябчики, тетерева и другие наземногнездящиеся птицы бросают кладки. Фактор беспокойства приводит к тому, что после десятка встреч с человеком выводки тетеревиных полностью погибают. Сенокос или выпас в местах, где держатся еще не летающие выводки, оказывает на численность боровой дичи губительное действие. Поэтому в местах концентрации размножающихся птиц в весенне-летний период устраиваются «зоны покоя», выделяются воспроизводственные участки. В значительной мере этой же функции соответствуют и территории наших заповедников, которых в Советском Союзе сейчас 155. Большая половина их расположена в лесной и лесостепной зонах или приурочена к горным лесам; лесопокрытая площадь заповедников составляет более 5 млн. га. Поскольку в заповедниках запрещена хозяйственная деятельность (рубка леса, охота, рыбная ловля и т. п.), их территории часто служат резерватами для охотничьей фауны, откуда размножившиеся здесь лесные животные расселяются в окружающие угодья.

Для сохранения и воспроизводства ресурсов охотничьих и промысловых птиц и зверей специально создаются заказники, где, в отличие от заповедников, допускается использование других, не охраняемых природных ресурсов при условии, что оно не нанесет вреда охраняемым объектам. «Заказ» действует обычно определенный срок и относится нередко только к одному или нескольким видам птиц или зверей, но не исключаются другие формы природопользования (рубка деревьев, сенокосение, пастьба скота и пр.). Примером подобной формы охраны охотничьих и промысловых животных может служить организованный в 1959 г. долгосрочный заказник охотничьей фауны «Муромский» во Владимирской обл. Система заказников широко используется в охотничьем хозяйстве СССР и служит эффективным средством увеличения численности охотничьих и охотничье-промысловых животных. Например, в РСФСР более тысячи заказников, занимающих около 50 млн. га. Этой же цели служат «запуски» — временное прекращение охоты то на одной, то на другой части территории охотничьего хозяйства.

Наконец, многие охотничьи хозяйства проводят мелиорацию своих угодий, ведут дичеразведение (инкубирование, вольерное выращивание молодняка с последующим выпуском в природу), что позволяет существенно повысить продуктивность малоценных охотничьих угодий в условиях антропогенно преобразованного ландшафта. Однако последний метод интенсификации охотничьего хо-

зяйства должен основываться лишь на строго научном подборе видов разводимых животных (по-видимому, как правило, местных или реакклиматизируемых), чтобы не нарушить существующие биоценотические связи и не нанести в конечном итоге этим убытки охотничьему, лесному или сельскому хозяйствам. Дело в том, что распределение по поверхности Земли биогеоценозов — явление не случайное, а результат длительной сопряженной эволюции растений, животных, почвы и пр., сформировавшей такие экологические системы, вещественно-энергетические процессы которой наиболее полно отражают весь взаимосвязанный комплекс возможностей среды данного региона. В сложившихся биогеоценозах оптимальные для данной местности выход биомассы, обмен и накопление (на единицу площади) энергетических ресурсов. Поэтому введение в естественные биоценозы чуждых им организмов либо встречает мощное «сопротивление» местных видов биоты, и в этом случае попытка интродукции терпит провал, либо акклиматизируемое животное оказывается в благоприятных условиях «экологического высвобождения» (местные хищники и паразиты не приспособлены к новому виду, близкие вселенцу по своим требованиям к среде животные по каким-то причинам неконкурентоспособны и т. д.) и быстро осваивает свободную экологическую нишу, ломая тысячелетиями складывавшиеся биоценотические связи и структуру сообщества животных и растений, что, как правило, отрицательно сказывается на общей продуктивности биоценоза. Именно из-за этого большинство попыток «подправить» природу путем акклиматизации видов, не свойственных данной экосистеме, повлекли за собой напрасную трату больших государственных средств, а часто и гибель ценных животных.

В 40—60-х годах текущего столетия в лесной и лесостепной зонах европейской части страны предпринимались многочисленные попытки увеличить численность запасов дичи, проводившиеся часто исключительно путем акклиматизации новых видов охотничьих птиц. Например, в Московской обл. пытались акклиматизировать фазана, бородастую куропатку, а также реакклиматизировать белую куропатку и некоторые другие охотничьи виды птиц. Почти все они окончились безуспешно. В значительной мере это было обусловлено выбором для работы именно акклиматизируемых видов (фазан, бородастая куропатка); по-видимому, предпочтительнее были бы мероприятия, направленные на увеличение численности исконных видов птиц Московской обл. Однако в условиях мощного антропогенного воздействия, образующего естественные ландшафты в агробиогеоценозы, урбанизированные или рекреационные территории, людям придется заботиться о создании и поддержании удовлетворяющей их запросам (в том числе — охотничьим) определенной фауны. Подав-

ляющее большинство входящих в нее видов диких животных (и прежде всего птиц) должно быть местными (если не все). Это оправдано с любой точки зрения. Очевидно, наиболее оптимально сохранение везде, где это только возможно, естественно сложившихся биоценозов, а не экстенсивная акклиматизация (Гептнер, 1963; Скалон, 1963). Оптимальна также реакклиматизация, т. е. создание новой популяции в природе в местах бывшего обитания вида (в пределах восстановленного ареала). Однако, когда места бывшего обитания вида оказываются уже непригодными для его существования, очевидно, оправданы попытки акклиматизации, т. е. создание новой популяции на территории, где вид никогда не обитал. Какое бы большое значение ни придавалось обогащению фауны новыми видами надо иметь в виду, что эти работы не могут составить основу мероприятий по повышению производительности охотничьего хозяйства. Эта задача может быть решена в основном путем максимального использования местных охотничьих ресурсов [2].

Расселение (преимущественно в пределах ареалов) охотничьих птиц ведется сейчас широкими масштабами. Например, с 1976 по 1980 г. в РСФСР расселено более 140 тыс. птиц; в 1981—1985 гг. расселено более 160 тыс. охотничьих птиц. Сейчас интенсифицируются работы по выпуску в уголья фазанов, кряковых уток, серых куропаток, которых выращивают на фермах охотхозяйств: в 1981—1985 гг. на фермах России выращено для выпуска в охотничьи уголья (главным образом густонаселенных людьми районов) 280 тыс. кряковых уток, 325 тыс. фазанов, 8 тыс. серых куропаток. В целом на охрану и воспроизводство диких птиц в одиннадцатой пятилетке в Советском Союзе израсходовано 32 млн. руб.

Роль птиц как кормовой базы для ценных промысловых зверей. Лесные птицы составляют существенную часть пищевого рациона многих видов хищных млекопитающих, обладающих особо ценным мехом. В 13 из 98 исследованных желудков баргузинского соболя были обнаружены остатки снегирей и других вьюрковых птиц, рябчика; в пище кондо-сосвинского соболя птицы составляют до 27,5%. В пище лесной куницы, обитающей в Кавказском заповеднике, птицы встречены в 18% случаев (в среднем за год), а в пище куниц из центральных районов европейской части СССР — в 23% [25]. Часто поедает куриных и реже воробьиных птиц рысь. Нередко птицы, а весной и их яйца встречаются в пище енотовидной собаки, барсука. В январе в дубраве «Лес на Ворскле» при троплении горностая было установлено поедание семи видов птиц: поползня — 7 раз, обыкновенной овсянки и пищухи — по 2 раза, щегла, лазоревки, полевого воробья, снегиря и не определенной мелкой воробьиной птицы — по 1 разу [26]. В пище европейской норки в летнее время

довольно регулярно встречаются птицы и их яйца [25]. Регулярно питаются птицами лисицы. Например, летом в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» в 11,4% экскрементов лисиц были обнаружены остатки птиц, а в Шиповом лесу — в 38,6%; зимой в Воронежском заповеднике — в 18,2% экскрементов; в лесах Татарии — в 8,2—17,6%, в «Каменной степи» — в 14,5—36,3%. Около лисьей норы в лесостепной дубраве весной были найдены остатки певчего дрозда, двух больших пестрых дятлов, сойки, трех галок, овсянки, снегиря, коноплянки, лазоревки, зеленушки. Особенно много уничтожают лисицы слетков: в первые два дня по вылете из гнезда птенцов галок здесь около норы были обнаружены 22 растерзанных молодых птицы.

Как видно, хищные млекопитающие регулярно используют птиц в качестве пищи. Однако если учесть, что размеры поедаемых птиц сравнительно с млекопитающими, поедаемыми соответствующими хищниками, невелики (рыжая лесная полевка, например, весит вдвое больше, чем синица), можно заключить, что птицы играют роль дополнительного корма, составляющего обычно лишь около $\frac{1}{10}$ (по биомассе) пищевого рациона хищных лесных млекопитающих. В годы депрессии численности грызунов употребление хищными зверями птиц резко возрастает. Например, по наблюдениям Г. Н. Лихачева, в Тульских засеках в 1938 г., обильном грызунами, остатки птиц были найдены только в 6,4% исследованных экскрементах барсука, а мышевидные грызуны — в 85,5%; на следующий год, когда численность полевков и мышей в лесу резко снизилась, их встречаемость в пище барсука упала до 31,5%, а остатки птиц отмечались в 68,4% исследованных данных.

Круг охотничье-промысловых пушных зверей, использующих в питании птиц, широк и разнообразен. Даже маленькие сони довольно часто разоряют гнезда мелких лесных птиц, поедая яйца, птенцов и иногда даже взрослых птиц. Так, в Воронежском заповеднике в весенне-летнее время неоднократно находили гнезда пищухи, мухоловок, горихвостки, синиц, зяблика, черного дрозда и некоторых других видов птиц со съеденными яйцами и поселившейся в гнезде лесной соней. По подсчетам, проведенным на одном из участков дубняка в июне, сони разорили 13 гнезд мухоловок-пеструшек: в 6 гнездах были съедены яйца, в 5 — насиживающие самки, в 2 — птенцы. В 1938 г. сони в Воронежском заповеднике разорили 2,7% занятых птицами искусственных гнездовий, в 1939 г. — 17,9, в 1940 г. — 14,9, в 1944 г. — 14,7. В лесах окрестностей оз. Абрау (Краснодарский край) многочисленные здесь сони (полчок) в 1958—1959 гг. вызвали гибель 2 кладок большой синицы и помешали гнездованию одной пары синиц, заняв построенное гнездо до начала кладки.

Вероятно, они погубили еще 2 выводка больших синиц и воспрепятствовали гнездованию паре поползней и двум парам больших синиц. Таким образом, полчки помешали птицам в 8 случаях из 28 вывести потомство в искусственных гнездовьях, развешанных в лесу. По нашим наблюдениям, проведенным в 1973—1983 гг. в дубово-грабниновых лесах Новороссийского лесхоза, где с начала работ было вывешено более 100 искусственных гнездовий, которые осенью чистили и ремонтировали, лесная соя и полчок с каждым годом, все в большей и большей степени осваивая новые для них убежища (используемые для ночевки и выведения потомства), разорили в 1973—1975 гг. 6—10% гнезд (чаще зверьки просто лакомились яйцами), а к 1982—1983 гг. стали основным фактором, почти полностью исключившим поселение птиц в искусственных гнездовьях на старых, хорошо знакомых соням участках, где велись многолетние работы по привлечению дуплогнезднеиков.

Разнообразные лесные непромысловые птицы — существенная часть кормовой базы охотничье-промысловых животных, и поэтому забота о них (создание им необходимых для размножения и для выживания молодняка условий, предотвращение гибели от неблагоприятных климатических факторов и т. д.) должна быть неотъемлемой частью биотехнических мероприятий, проводимых охотничьими хозяйствами нашей страны.

ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ ДЛЯ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

Жизнь лесных птиц не замкнута границами древостоя. Многие пернатые в процессе поисков корма довольно регулярно посещают смежные с лесом территории — луга, поля, сады, окраины населенных пунктов. Обитающие в искусственных лесонасаждениях (полезащитных лесополосах, выращенных в степи древостоях, пригородных парках, садах) птицы часто питаются насекомыми и грызунами, мигрирующими сюда на зимовку с прилегающих сельскохозяйственных угодий. Таким образом, дендрофильные птицы оказывают влияние на продуктивность сельскохозяйственных угодий, а их деятельность расценивается как положительная или отрицательная по отношению к получаемому урожаю.

Уничтожение птицами вредителей сельскохозяйственных растений. Лесной конек, обыкновенная овсянка, скворец, грач, пустельга, канюк, ушастая сова и многие другие лесные птицы, гнездящиеся в больших массивах древостоя недалеко от опушек, в островных лесах, придорожных и полезащитных лесополосах, питаются сами и кормят своих птенцов исключительно животными, обитающими на сельскохозяйственных угодьях. Личинки жуков-щелкунов (проволоч-

ники), клоп вредная черепашка, свекловичный долгоносик, жук-кузька, полевки и мыши уничтожаются на полях птицами в таком количестве, что разница в численности насекомоядных и хищных птиц — их потребителей на разных участках нивы — заметно сказывается на размерах получаемого с разных полей урожая. Например, на свекловичных полях Лесостепной Украины, расположенных недалеко от грачиных колоний, не было необходимости проводить специальные мероприятия по борьбе со свекловичным долгоносиком. Грачи уничтожали его настолько успешно (даже в годы массового размножения этого вредителя), что свекла почти не повреждалась насекомыми. Во время проведения борьбы со свекловичным долгоносиком в 1937 г. в двух совхозах Киевской обл., по данным Н. И. Шапошникова, с полей было собрано 2,5 т этого вредителя, в то время как в соседнем совхозе благодаря деятельности грачей, гнездившихся здесь двумя большими колониями, — лишь 8 кг. В Харьковской обл. колхозы, свекловичные поля которых располагались поблизости от грачевников, почти не страдали от долгоносиков в 1940 г.; численность этого вредителя здесь была в 10 и более раз ниже, чем на отдаленных от грачевников полях других колхозов. Как видно, эффективность истребительной деятельности грачей была весьма существенной. Она станет особенно наглядной, если вспомнить, что в 1940 г. на Украине из-за массового размножения свекловичного долгоносика пришлось пересевать 70% площадей, занятых сахарной свеклой, это повлекло за собой материальный ущерб, оцениваемый в 13,7 млн. р.

В годы массового размножения на полях вредителей сельскохозяйственных растений кормиться ими вылетают даже такие птицы, которые обычно держатся лишь в глубине леса. Осенью 1946 г. в Харьковской обл. десятки дятлов (большой пестрый, седой и изредка малый пестрый) вылетали на поля и долбили стебли кукурузы, извлекая гусениц кукурузного мотылька (Гусев, 1947). В открытых биотопах лесные птицы собирают обычно наиболее массовых и легкодоступных животных (фитофагов, находящихся на нивах обильные запасы пищи), которые именно в силу своей многочисленности вредят на полях возделываемым культурным растениям. Поэтому-то птицы, охотясь на наиболее доступную добычу, уничтожают здесь исключительно вредителей сельскохозяйственных растений (клопа-черепашку, жука-кузьку, свекловичного долгоносика, лугового мотылька, прямокрылых и др.). Широко известно значение грачей, скворцов и некоторых других птиц в уничтожении весной живущих в почве личинок некоторых насекомых, а также гусениц, прямокрылых и т. п. Например, в Кустанайской и Саратовской областях в процессе выкармливания птенцов численность прямокрылых в радиусе до 6 км от грачевников в 200—500 гнезд снижалась в 2—6

раз и лишь после того, как плотность населения прямокрылых падала до 0,3—1,5 экз/м², грачи перелетали на смежные участки (Анохина, 1981).

Не меньшее значение имеют хищные птицы, чайки и врановые в снижении численности полевых грызунов. Даже грачи, идя вслед за плугом, не пропускают возможности съесть выскочившую из вывороченного лемехом плуга пласта земли, мышь или полевку. Д. В. Померанцев на юго-востоке Украины находил остатки мелких грызунов в 10% обследованных желудках молодых и взрослых грачей. Массовое истребление обитающих в сельскохозяйственных угодьях полевых серыми воронами отмечено А. Н. Мельниченко в Заволжье, а В. В. Кучеруком и А. В. Роминным под Москвой. О масштабах истребления лесными птицами мышевидных грызунов на сельскохозяйственных угодьях (в Западной Сибири) свидетельствует почти полное уничтожение полевых на выгоне и в посевах, куда М. Д. Звереву (1930) путем установки 25 шестов с перекладинами удалось привлечь мелких соколов (пустельг и кобчиков): из 111 жилых нор полевых, находящихся вблизи шестов, через месяц обитаемых осталось только 9.

Таким образом, гнездящиеся в островных лесах, полезащитных лесополосах и по опушкам больших лесных массивов птицы чрезвычайно широко используют кормовую базу прилегающих сельскохозяйственных угодий. Интенсивность использования лесными птицами кормовой базы открытых пространств очень высока. Г. А. Новиков за 1 час насчитал 20 мая 1947 г. на участке протяженностью около 300 м, вылетавших из леса для кормления в открытых биотопах около «Леса на Ворскле» 398 скворцов и 149 галок [26]. Благодаря такой возможности одновременного использования защитных условий древостоя, кормовой базы леса и открытых пространств плотность населения птиц в соответствующих условиях бывает очень высокой, а их влияние на численность вредителей сельского хозяйства существенным.

Значительное количество видов животных, обитающих в течение весенне-летнего периода на сельскохозяйственных угодьях, мигрирует на зимовку в соседние полезащитные лесополосы, опушки леса и лесопосадки. Здесь под пологом деревьев и кустарников в лесной подстилке находят благоприятные защитные условия и успешно перезимовывают клопы-черепашки, озимая и другие совки, мышевидные грызуны и др. Концентрация многих вредителей сельскохозяйственных растений в прилегающих к полям участках леса и в полезащитных лесополосах обычно во много раз выше, чем на полях в летний период. Именно здесь, в местах сосредоточения вредителей сельского хозяйства, их уничтожают очень многие

лесные птицы. Весной и осенью пролетные стаи дроздов, останавливаясь на отдых и кормежку в полезащитных полосах, островных лесах и других древостоях, подолгу ворошат лесную подстилку, уничтожая клопа-черепашку, куколок пилильщиков и других, концентрирующихся здесь насекомых. Часто выгребают из лесной подстилки ушедших на зимовку насекомых также грачи, скворцы и некоторые другие мигрирующие через степные и лесостепные древостои птицы.

В значительных количествах поедают концентрирующихся в древостоях степной и лесостепной зон насекомых и мышевидных грызунов и гнездящиеся здесь птицы. Например, весной и осенью из лесной подстилки добывает клопа-черепашку сорока, извлекая (при плотности клопа 5—12 экз/м²) практически всех из развороченной ее подстилки. При этом количество поедаемых клопов достигало в некоторых желудках 110 шт., а в среднем составляло несколько десятков на один вскрытый желудок. Часто и в большом количестве поедают черепашку серая куропатка и ряд других птиц [35, 42, 45]. В конечном итоге пролетные и местные птицы уничтожают $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ (а иногда и более) населения насекомых вредителей сельскохозяйственных растений в местах их концентрации в древесных насаждениях [7, 17].

Уничтожение дендрофильными птицами зачатков сорняков на полях. Многие лесные зерноядные птицы регулярно питаются сами и выкармливают птенцов семенами различных сорных растений, которые собирают на соседних с лесом лугах и полях. Голуби, зяблики, зеленушки, овсянки, щеглы, коноплянки и другие лесные птицы, разрушающие в процессе поедания растительные зачатки, «уменьшают» таким образом засоренность полей сорняками. Собирая опавшие зерна культурных растений, тоже приносят пользу, так как сокращают кормовую базу мышевидных грызунов. Незаметная «деятельность по уничтожению семян сорняков» каждой отдельной птички, складываясь с «работой» других, дает в целом внушительные цифры. Так, зяблики за 214 дней своего пребывания на территории Литвы поедают 777,8 т семян сорняков, 1035,7 т вредных насекомых и 69,7 т падалицы культурных растений, их вегетативных частей и полезных насекомых.

Поедание дендрофильными птицами семян и плодов культурных растений. Распахивая и засеивая хлебными злаками все новые и новые территории, разводя сады, люди тем самым невольно создают прекрасную кормовую базу для разнообразного круга растительноядных животных. Высокая пластичность питания многих видов птиц явилась ценным для человека даром природы в его борьбе с насекомыми и грызунами, позволила некоторым видам пернатых быстро

приспособиться к новым энергетическим ресурсам. Обыкновенный скворец, многие годы привлекаемый почти повсеместной в средней полосе европейской части СССР развеской скворечников, с широким развитием индивидуальных садоводческих участков стал заметнее вредить в конце лета и осенью многим плодово-ягодным культурам. Резкое и быстрое увеличение виноградников в Средней Азии сопровождается возрастанием вреда, наносимого урожаю скворцами, которые «снимают» в отдельных районах, например, Узбекистана до 12—13% урожая мелкоплодных сортов винограда. Существенный вред плодово-ягодным культурам наносят скворцы и на Североамериканском континенте. Однако когда в одной из южных провинций Канады точно подсчитали денежное выражение потерь урожая черешни, то оказалось, что ущерб, причиняемый птицами, втрое меньше, чем стоимость несобранной или непроданной черешни (Virgo, 1971).

Грачи и другие врановые птицы в некоторых местах довольно сильно повреждают посевы зерновых культур, выбирая из почвы неглубоко заделанные семена и выдергивая прорастающие зерна кукурузы, пшеницы, ячменя. В ряде случаев птицы выклевают зерна из початков кукурузы. Однако сразу причислять птиц из-за этого к вредителям сельского хозяйства вряд ли будет справедливо. Проведенное в провинции Онтарио (Канада) изучение характера и объема вреда, причиняемого краснокрылыми трупиялами, показало, что выклевание зерен в верхней части початка вызывает его дополнительный компенсаторный рост, поврежденные початки быстрее прибавляют массу по сравнению с неповрежденными.

Таким образом, умеренное повреждение початков трупиялами может привести к общему увеличению биомассы зерновой продукции (Dyer, 1975).

В лесостепной и степной зонах созревающим хлебам вредят полевые воробьи. А. С. Мальчевский (1949) подсчитал, что в Заволжье на участке просового поля, прилегающего к лесной полосе, к периоду уборки они уничтожили четверть урожая. Настоящим бичом для зерновых культур в республиках Средней Азии и на юге Казахстана стали после предпринятого во второй половине 50-х годов текущего столетия освоения целинных земель и громадного расширения здесь площади хлебной нивы перелетные испанский и индийский воробьи. Испанские воробьи, гнездящиеся обычно в полевых защитных и придорожных лесных полосах и садах, питаются сами и выкармливают птенцов зернами пшеницы, ячменя, овса и других сельскохозяйственных растений. Тербя колосья в поисках пригодного для питания зерна уже в начале созревания урожая, ломая стебли и портя колосья в течение всего периода, пока наливаются зерно, поедая созре-

вающий урожай, воробьи уничтожают, как подсчитал Б. К. Штегман (1956), во много раз больше зерен, чем необходимо для их пропитания. Специальные обследования полей Алма-Атинской обл. показали, что к середине июля 1959 г. в Илийском р-не отдельные посевы овса были потравлены воробьями на 31 — 33%; в Чилинском р-не — на 19 — 39%. В одном из колхозов последнего района воробьи снизили на отдельных участках урожай озимой пшеницы на 43%, яровой — на 66% [46].

Существенный вред наносят воробьи также виноградникам, огородным культурам и урожаю плодовых деревьев. Например, в Туркмении индийский и полевой воробьи снижают на большей части виноградников урожай в среднем на 20 — 25%. На юго-западе Узбекистана воробьи, скворцы и сороки «снимают» вместе 24% урожая виноградников.

Однако приведенные случаи скорее исключение, чем правило: обычно лесные птицы наносят определенный вред лишь в сельскохозяйственных угодьях, находящихся в непосредственной близости от леса. Так, стаи дубоносов и скворцов причиняют заметный ущерб лишь вишневым садам, расположенным недалеко от леса. Даже такие насекомоядные птицы, как синицы, портят в Бельгии груши ударами клюва, нанося тем большой ущерб урожаю, чем ближе к краю леса растут плодовые деревья.

ЭПИДЕМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ

Роль лесных птиц в распространении различных болезней человека и сельскохозяйственных животных изучена еще слабо. Значительный интерес к этой проблеме в нашей стране проявился относительно недавно, когда в период быстрого освоения необжитых таежных просторов в связи с расширением хозяйственной деятельности в лесах Сибири, Дальнего Востока и Севера СССР в 20—30-х годах текущего столетия люди столкнулись с обширной группой малоизвестных и совершенно не изученных, но опасных природно-очаговых заболеваний. Это клещевой энцефалит, вызывающий очень тяжелые с трагическими последствиями заболевания лесорубов, лептоспирозы — острые инфекционные заболевания, поражающие людей во время покоса и других массовых работ в сырых, заболоченных местах, эпидемическая геморрагическая лихорадка, вызывающая тяжелые нарушения функций почек горожан, заражающихся в конце лета и осенью в пригородных лесах, туляремия, поражающая людей, например, в средней полосе европейской части СССР главным образом во время осенних сельско- и лесохозяйственных работ и протекающая в форме тяжелой лихорадки, и др. Как выяснилось в дальнейшем,

наряду с млекопитающими многие лесные птицы являются хранителями возбудителей (вирусов и бактерий) этих и ряда других заболеваний, поражающих людей, которые по тем или иным причинам (лесоразработка, охота, туризм и т. д.) входят в контакт с природным очагом такого заболевания. Таким образом, существующие в природе длительное время очаги заболеваний приобретают реальное эпидемическое значение.

Кроме того, что птицы могут быть носителями простейших, бактерий, вирусов и других возбудителей тех или иных инфекционных болезней человека и сельскохозяйственных животных, многие лесные птицы являются хозяевами эктопаразитов — клещей, блох и других членистоногих — переносчиков (а часто и хранителей) возбудителей заболеваний. Наконец, некоторые птицы служат основными или промежуточными хозяевами различных многоклеточных эндопаразитов. Однако в отличие от других животных роль птиц в природных очагах этим не ограничивается. Способность птиц к полету, дающая возможность совершать дальние осенние и весенние миграции, непериодические инвазии и сезонные кочевки, обуславливает транспортировку возбудителей разнообразных болезней с одной территории на другую. Таким путем птицы способствуют дальнейшему распространению вирусов, бактерий, простейших, спор грибов и т. п., вызывающих энцефалиты, лептоспирозы, орнитозы и многие другие разнообразные по этиологии заболевания человека и сельскохозяйственных животных. Даже гельминты, обнаруживаемые в летнее время во внутренних органах и тканях уток, куликов и других перелетных птиц, в большинстве являются заносными формами, заражение которыми происходит в местах зимовки или на пролетных путях этих птиц.

Роль птиц как хранителей возбудителей и хозяев переносчиков трансмиссивных заболеваний. В таежных лесах Советского Союза существует несколько десятков тысяч очагов клещевого энцефалита. Клещевой энцефалит — трансмиссивное заболевание; его возбудитель — вирус передается людям клещами на определенных фазах своего индивидуального развития живущих на ряде лесных животных, в том числе на тех видах птиц, которые значительное время проводят на земле. Хозяевами клещей (а нередко и хранителями возбудителя инфекции) служат лесной конек, овсянки, дрозды, зяблик, поползень, сойка, обыкновенный скворец, большой пестрый дятел, большая синица, пеночка-весничка, куриные и некоторые другие птицы.

Серьезный ущерб здоровью людей наносит грипп; снижение трудоспособности значительной части населения во время эпидемий этой инфекции обуславливает большие материальные потери народного хозяйства страны. Поэтому медики разных стран мира вели упорную

борьбу с гриппозными вирусами, прилагали огромные усилия к предотвращению распространения инфекции (воздушно-капельным способом) от человека к человеку. И лишь в самое последнее время обратили внимание на то, что вирусы гриппа обнаруживаются у диких птиц за 1 — 3 сут до начала эпидемии у людей. Совершая дальние миграции, птицы разносят между континентами возбудителей орнитозов, гриппа, энцефалитов и ряда других опасных заболеваний. В частности, разнообразны штаммы гриппозных вирусов, по-видимому, транспортируются в СССР из очагов, находящихся в Южной и Юго-Восточной Азии, и важное место в распространении этих вирусов играют птицы (грачи, водоплавающие и др.); штаммы возбудителей гриппа, идентичные гриппу человека, выделены у грачей и чаек.

Известно, что все пандемии гриппа начинались в Юго-Восточной Азии. Такая закономерность (четко прослеживаемая уже с 1889 г.) объясняется, как предполагает крупнейший советский вирусолог В. М. Жданов, рядом обстоятельств. Здесь чрезвычайно высока плотность населения: на относительно небольшой территории суши проживает более трети человечества. Через этот же регион пролегают миграционные пути многих видов перелетных птиц, а у значительного числа здесь находятся места зимовок. Таким образом, Юго-Восточная Азия — место, где дикие птицы очень часто вступают в контакт с домашними животными и прежде всего с водоплавающими птицами (обычно с утками). В отличие от гриппа человека, у птиц грипп протекает как кишечное или септическое (общезаразное) заболевание. Размножающийся в кишечнике вирус вместе с экскрементами выделяется во внешнюю среду (в частности, в воду). Поэтому водоемы (озера, пруды, болота) инфицируются вирусами гриппа. Таким образом происходит усиленная циркуляция возбудителей инфекции между дикими и домашними птицами, млекопитающими. В эту циркуляцию может быть вовлечен человек. Проведенное в Гонконге обследование нескольких тысяч пекинских уток, экспортируемых из континентального Китая, позволило выделить несколько сот вирусов гриппа, среди которых были и вирусы гриппа человека, а также много вирусов, которые ранее не были известны.

Вирусы птиц могут быть очень опасны для домашних животных и человека. Можно предположить, что появление «испанского» гриппа в 1918 г. было вызвано выходом одного из вирусов, циркулировавших среди животных в человеческую популяцию. Последующее его распространение вызвало тяжелейшую эпидемию, унесшую миллионы жизней (Жданов, 1983).

В лесостепной и частично лесной зонах носителями бацилл туляремии — опасного для человека заболевания, передающегося от диких животных человеку кровососущими насекомыми — эффективны-

ми механическими переносчиками этой инфекции, — кроме грызунов, являются и птицы — обитатели прибрежных зарослей рек и озер. Некоторые лесные птицы — хранители лептоспир (род семейства спирохет), вызывающих лептоспирозы — нетрансмиссивные инфекции, передающиеся посредством инфицированной лептоспиросителями воды.

Очень существенно эпидемическое значение дендрофильных птиц в полезащитных лесополосах и древесных насаждениях антропогенного ландшафта степной и полупустынной зон. Здесь очаги инфекций локализуются в скоплениях мигрирующих птиц, где возбудители находят благоприятную среду, способствующую хранению и передаче тех или иных заболеваний.

Роль птиц как хозяев многоклеточных эндопаразитов. Среди птиц довольно широко распространены заболевания, вызываемые многоклеточными беспозвоночными (плоскими червями-сосальщиками, лентецами, нематодами и т. п.). В кишечнике многих лесных птиц обитают разнообразные виды двуусток. Одну из личиночных фаз развития двуустки, как правило, проходят в теле промежуточного хозяина (обычно в моллюсках), при поедании которого или иным путем, но чаще с инфицированной пищей или водой происходит заражение обитающих в лесу охотничьих птиц, привлекаемых в фруктовые сады и городские парки птиц-дуплогнезdnиков, а также домашних животных. Некоторые виды двуусток (сем. Echinostomidae) живут во взрослой половозрелой фазе своего развития в кишечнике домашней птицы, нередко вызывая ее массовую гибель. В кишечнике многих видов рыбадных птиц (цапель, нырковых уток, чаек, большой поганки) довольно часто паразитирует взрослая фаза развития ленточной глисты — обыкновенного ременца; его червеобразная (одна из личиночных) фаза — плероцеркоид — серьезно вредит рыбному хозяйству. Поселяясь в полости тела леща, плотвы и других карповых рыб, паразит сильно задерживает рост рыбы, а при массовом заражении ременцом рыба даже гибнет от заболевания лигулезом. Многие виды рыбадных птиц, обитающие в весенне-летний период на водоемах лесной зоны, бывают почти поголовно заражены различными гельминтами, некоторая часть которых в личиночных фазах развития паразитирует в рыбах, в том числе и промысловых. Так, в пищеварительном тракте, легких, полости тела цапель Рыбинского водохранилища было обнаружено 40 видов гельминтов, а у больших поганок — 27. Из 168 вскрытых цапель (35 взрослых и 125 гнездовых птенцов) лишь 13 (птенцы в возрасте до 15 дней) не были заражены гельминтами.

Однако в целом у цапель и поганок Рыбинского водохранилища паразитирует только 11 видов гельминтов, полностью замыкающих

здесь свой жизненный цикл и использующих в качестве промежуточных или окончательных хозяев различные виды рыб (Шигин, 1957).

Большинство паразитов, как показывает анализ видового состава гельминтофауны любого вида птицы-ихтиофага, передаются птице не через рыбу. Распространение же лигулеза среди промысловых рыб пресных водоемов осуществляется главным образом чайками (обыкновенной, серебристой), тогда как роль других рыбоядных птиц может быть значительной только в особых условиях небольших, не имеющих рыбохозяйственного значения, естественных водоемов (Быховская-Павловская, Дубинина, 1965).

В трахеях у некоторых видов водоплавающей и боровой дичи, а также домашней птицы паразитирует несколько видов нематод рода сингамус, вызывающих иногда у домашней птицы (в условиях большой скученности особей при массовом разведении и содержании заболевание передается при поедании корма, зараженного личинками, вылупившимися из попавших на землю с экскрементами птиц яиц паразита) эпизоотии со смертельным исходом.

Санитарное значение лесных птиц. Птицы служат хозяевами различных кровососущих членистоногих (например, комаров), которые, даже и не являясь переносчиками опасных заболеваний, тем не менее отрицательно влияют на работоспособность людей и эффективность их отдыха в лесу. В гнездах многих видов птиц, особенно строящих закрытые утепленные гнезда, встречается много эктопаразитов (блох, клопов, клещей и т. п.). В то же время, по-видимому, немаловажна роль птиц (ласточек, стрижей, мухоловок и др.) в уничтожении кровососущих насекомых (слепней), которые не только досаждают людям и домашним животным, но и способствуют распространению ряда заболеваний.

Что касается собственно санитарной роли птиц, то некоторое значение, несомненно, имеют чайковые и врановые, подбирающие пищевые отбросы и снулую рыбу по берегам рек, протекающих через населенные пункты. В деревнях и поселках врановые птицы поедают отбросы на свалках.

Некоторое значение как санитары имеют и хищные птицы, часто подбирающие по берегам водоемов дохлую рыбу (коршуны), больных животных и их трупы. Поедая больных животных, большинство видов птиц во многих случаях выполняют роль активных санитаров, так как птичий организм для разнообразнейших паразитов часто является биологическим тупиком. Таким образом, поедание птицей хранителя инфекции пресекает тем самым ее дальнейшее распространение.

ЭСТЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПТИЦ

Говоря о ресурсах биосферы, нельзя забывать и об огромных нематериальных — эстетических ценностях, которые несет в себе природа. Птицы — одни из ее наиболее ярких представителей, которые к тому же (в отличие от цветов) еще и наделены часто очень красивыми мелодичными голосами. Они — украшение природы вообще и наших лесов в частности. Эстетическое значение птиц, особенно для оторванного от природы городского жителя (а почти $\frac{2}{3}$ населения нашей страны — горожане), несомненно, но оценить его в настоящее время в каких-либо экономических показателях, а тем более в денежном выражении, практически невозможно. Между тем, наверное, большинство людей на себе испытало, что тихий, теплый весенний вечер бывает, действительно, прекрасен только тогда, когда в зарослях цветущей черемухи или сирени раздаются переливчатые трели соловья; а остановившийся отдохнуть в зимнем лесу человек задержится всегда на несколько лишних минут, чтобы проследить за шумной веселой стайкой подвижных синиц, так оживляющих безмолвный оголенный лес своими звонкими голосами, радующих взор акробатически-ловкими и быстрыми движениями. Немногие крупные хищные птицы, еще встречающиеся в лесах (беркут, сокол-сапсан, балобан, орлан-белохвост, скопа, филин и т. п.), производят на того, кому посчастливилось их увидеть, неизгладимое впечатление своей гордой осанкой, непередаваемой силой и легкостью в движениях, особенно в полете. Недаром на гербах многих стран и городов были (и остаются) те или иные хищные птицы. Наконец, птицы, особенно певчие, — необходимое и превосходное украшение современных городских парков, скверов и садов.

Эстетическое и воспитательное значение птиц. Любовь к природе родного края — неотъемлемая часть любви к своему Отечеству. Вот почему в процессе воспитания подрастающего поколения в нашей стране большое внимание всегда уделялось и уделяется развитию такого возвышенного чувства, как любовь к природе своей Родины.

Птицы — неотъемлемая часть этой природы — в силу своей заметности, разнообразия и благодаря громким голосам намного чаще, чем другие животные, обращают на себя внимание. В их разнообразии каждый может найти то, что ему больше импонирует — скромно окрашенного соловья, восхищающего на весенних зорях своей звучной песней, или чудесного весника русской зимы — меланхолического красавца снегиря. Главное их значение для людей, как и очень многих других, так называемых певчих птиц, а также яркоокрашенных декоративных птиц (которых поэтому часто содержат в клетках дома), — красота, эстетическая ценность. Повышенный

интерес к птицам объясняется разнообразием окраски оперения, удивительной подвижностью, способностью петь и искусно вить часто очень замысловатые гнезда. Птицы наряду с цветами — лучшее украшение наших лесов. Сочная песнь соловья или дрозда, журчание садовой славки, далекое кукование кукушки, нежные посвисты садовой камышевки на вечерней заре и в целом общее звучание весеннего хора птиц — вся звуковая среда леса — неотъемлемая часть его великой, оздоравливающей силы [2].

Большая часть Советского Союза покрыта лесами и искусственными посадками деревьев. Вполне естественно, что именно лесные птицы, пожалуй, чаще других встречаются в художественных произведениях: они и герои сказок, стихов, рассказов, они же изображены и на самых разнообразных по стилю и жанрам работах живописцев. И что замечательно, восприятие художника уже давно, вероятно, задолго до соответствующих экологических исследований, подметило — лес без птиц не остается даже в самую глухую зимнюю пору.

Обычай привлекать и охранять птиц широко распространен среди народов нашей страны. Белый аист, деревенская ласточка, скворец, полевой жаворонок и многие другие птицы — небольшая часть обширного списка пернатых, пользующихся особой любовью и покровительством. Значение птиц в воспитании у детей любви к природе как неотъемлемой части любви к своему Отечеству, патриотизма, вероятно, большее, чем любых других животных. Не случайно, широкое распространение у нас получил День птиц. Ежегодно в этот весенний день миллионы школьников развешивают в лесах, садах и городских парках заранее изготовленные ими гнездовья для привлечения птиц.

Четверть века юные натуралисты проводят в студеную, голодную для птиц пору подкормку синиц и некоторых других зимующих птиц собранными осенью кормами. Непосредственное личное участие ребят в таких делах — лучший и наиболее верный путь научить их любить природу вообще и птиц в частности, понимать и ценить прекрасное.

К сожалению, люди иногда бывают слишком неразумными в удовлетворении своих, часто подверженных моде, эстетических вкусов. Красивые перья птиц всегда высоко ценились человеком. Снежно-белые рассученные перья некоторых цапель еще в недалеком прошлом очень широко использовались для украшения дамских шляпок, а широкие мягкие перья страусов — для изготовления особо дорогих вееров. Поэтому в свое время охота на птиц — поставщиков красивых перьев — привела некоторых из них на грань гибели (например, большую и малую белых цапель в нашей стране до революции). Не ме-

нее пагубно сейчас отражается страсть иметь дома собственного попугая на численности ряда крупных по размерам видов этих птиц. Однако именно теперь, когда существованию многих видов пернатых в антропогенно преобразованных ландшафтах и в результате прямого истребления угрожает серьезная опасность, люди прилагают большие усилия, чтобы сохранить птиц как неотъемлемую часть эстетической ценности целостной природы.

Птицы в городе. Создавая свои более или менее обширные поселения, а особенно строя города, люди стремятся не только к какой-то целесообразности размещения жилых массивов и предприятий, но и к определенному комфорту. Дело в том, что для быстрого и эффективного восстановления физических сил и психического равновесия после напряженного трудового дня (а тем более недели) человеку необходимо общение с природой. Ему нужны рекреационные территории — пригородный лес, парк, берег водоема и т. п.

Обычно уже при строительстве городов, как бы в наследство от осваиваемой территории, остаются рощи, зеленые лужайки, водоемы. В дополнение к этому обычно ведется еще и «зеленое строительство» — создаются скверы и парки, сажаются отдельные деревья, разбиваются газоны, строятся пруды. Так образуется «природная среда» в городе. Вместе с зелеными растениями сюда попадают и животные. Наиболее ценными из них в эстетическом и рекреационном отношении, конечно же, являются птицы.

Разнообразие обитающих в городских условиях птиц может быть очень велико. В Москве, например, К. Н. Благосклоновым (1981) отмечено 180 видов птиц; по крайней мере 110 из них гнездятся в городе. И если человек не преследует и не беспокоит птиц, а даже проводит кое-какие мероприятия по их охране и привлечению, плотность их населения в городских парках и садах нередко бывает значительно большей, чем в загородных лесах.

Помогает в освоении городов многим видам птиц пластичность поведения и высокая приспособляемость к новым условиям. Так, типичная лесная птица — черный дрозд в странах Европы и на западе Советского Союза стала обычной парковой птицей. При этом обитающие в городах черные дрозды значительно изменили свои привычки. Если их родители в лесах гнездятся на земле, а пищу (червей и различных беспозвоночных) разыскивает, вороша лесную подстилку, то птицы городской популяции обычно устраивают гнезда высоко на деревьях, а питаются плодами и ягодами различных декоративных кустарников и насекомыми, которых ловят, бегая по подстриженной зеленой траве газонов и лужаек. Гнездящиеся в дуплах лесные птицы — мухоловка-пеструшка, горихвостка, большая синица и некоторые другие виды синиц, а также скворец — охотно заселяют

вывешенные в городских древонасаждениях искусственные гнездовья (скворечники и синичники).

Трудно переоценить хотя бы эстетическое значение птиц в городе для человека, который большую часть своей жизни проводит в окружении крыш и асфальта, камней и бетона. Встреча в городских условиях с прыгающей по ветвям синицей для взрослого человека — важный элемент психотерапии, а для ребенка — невосполнимый компонент эстетического воспитания. Птицы, имеющие броское, колоритное оперение, — естественное украшение города. Например, те же свиристели, которые зимой прилетают в скверы и парки Москвы лакомиться плодами рябины на подросших здесь деревцах. Без птиц городские скверы, парки, бульвары становятся скучными и во многом теряют свою прелесть.

По мере роста и развития города, изменения в нем характера растительности и занимаемой ею площади, меняется разнообразие и численность обитающих здесь птиц. В середине 40-х годов текущего столетия в Москве наиболее многочисленны (в порядке убывания) были домовая воробей, стриж, городская ласточка, сизый голубь, грач, галка, серая ворона, белая трясогузка, полевой воробей, горихвостка, большая синица, деревенская ласточка, скворец, мухоловка-пеструшка, серая мухоловка, зяблик (Формозов, 1947; Смолин, 1948). Сейчас же в связи с принимавшимися мерами охраны и создания соответствующих условий для жизни (посадки различных древесно-кустарниковых пород, выделение в больших древонасаждениях «зон покоя» — участков с ограниченным доступом посетителей, подкормка и т. п.), а также благодаря включению в черту города бывших деревень с садами и лесопокрытых территорий заметно увеличилась численность зябликов, зеленушек, больших синиц, коноплянок, а также кряковых уток, которые теперь гнездятся даже в зарослях по берегам небольших временных водоемчиков около новостроек. Благодаря наличию в парках старых деревьев возрастает численность большого пестрого дятла. Больше стало ушастых сов, использующих для откладки яиц и выведения птенцов теперь многочисленные в Москве старые гнезда врановых птиц (главным образом вороны); быстро увеличивается численность пустельги, которая в городских условиях приспособилась гнездиться на зданиях. Появился и регулярно гнездится дубонос. Неуклонно возрастает количество гнездящихся в древостоях и просто на отдельно растущих на улицах, площадях, во дворах домов деревьях ворон; на окраинах растет численность сорок. Используя урожай обширных теперь в Москве посадок березы, рябины, клена, ягодных кустарников, в холодное время в городе появляются и часто надолго задерживаются, а иногда и зимуют свиристели, дрозды, снегири, чечетки, чижи.

В то же время такие виды, как городская ласточка, скворец, грач, оттесняются растущим городом — от его центра к периферии. Уменьшается численность некоторых видов хищных птиц, серой мухоловки, белой трясогузки, лесного конька. Исчезли крупные птицы (сокол-сапсан, например).

К сожалению, далеко не все изменения (большей частью происходящие стихийно) в фауне и населении птиц города одинаково желательны для человека. Так, обилие ворон в городе не только не повышает эстетические качества городской среды, но обуславливает уменьшение видового разнообразия и численности многих ценных для города птиц (от соловья до кряквы), яйца и птенцов которых вороны истребляют при любом удобном случае. Необходимость резкого снижения численности этого вида в населенных пунктах уже давно стала очевидной.

Пора регулировать и численность сизого голубя. В то же время, проводя «зеленое строительство», уже при подборе высаживаемых пород обязательно следует учитывать потребности птиц, создавая условия для жизни в городе наиболее эстетически ценных их видов.

Есть и другая сторона вопроса — птицы в городе приносят и определенную пользу. Когда в обширных древесно-кустарниковых насаждениях на Ленинских горах в Москве в течение нескольких лет не использовались ядохимикаты, там появилось много хищных насекомых, возросло количество птиц, в частности насекомоядных. Сложившаяся система трофических связей обеспечила сбалансированные взаимоотношения всех входящих в биоценоз компонентов, что исключило массовое размножение насекомых-фитофагов. В результате здесь не было и значительного усыхания, и гибели древесных и кустарниковых пород.

Высаживая определенные, специально для этого подобранные виды древесно-кустарниковой растительности (и даже травянистой), проводя уход за насаждениями в определенные сроки, должным образом можно создать необходимые условия для жизни в городе разнообразнейших птиц. Сохраняя в дальнейшем подходящую для жизни питающихся беспозвоночными — фитофагами птиц и хищных насекомых среду можно, по-видимому, избежать специального регулирования численности вредных насекомых ядохимикатами (накопление которых в почве парков, садов и скверов рано или поздно отрицательно скажется и на выращиваемой растительности, и на людях). Таким образом, украшая наши города, делая жизнь горожан более полной и радостной, птицы приносят и несомненную пользу его зеленому наряду. Поэтому в процессе озеленения городов нельзя забывать о птицах — незаменимой части любого древесно-кустарникового биоценоза (все составляющие которого

находятся в тесной зависимости друг от друга), эстетически ценном компоненте природной среды в городе.

Заканчивая повествование на тему «Птицы и лес», неизбежно приходится отвечать на вопрос «А каково будущее у лесных птиц?.. и вообще есть-ли оно?». Человечество растет и темпы этого процесса все убыстряются: сейчас рост населения происходит вчетверо быстрее, чем столетие назад! А ведь растущему человечеству для удовлетворения своих потребностей необходимы все новые и новые природные ресурсы, земельные площади...

Природа и ее ресурсы составляют естественную основу развития народного хозяйства, служат источником непрерывного роста материальных и культурных ценностей, обеспечивают труд и благосостояние людей. Научно-технический прогресс обогатил человечество новыми знаниями, позволяющими глубже проникать в сокровенные тайны природы и шире использовать ее богатства. Вовлекая в хозяйственный оборот ресурсы живой и неживой природы, люди не только усиливают степень, но и сам характер воздействия на окружающую среду. Сейчас, например, из древесины получают свыше 20 тыс. различных веществ и изделий! Но лес не только «дает древесину». Огромна его роль как фактора, воздействующего на климат, водобмен и газовый состав атмосферы. Неоценимо его гигиеническое, психотерапевтическое и эстетическое значение. И чем дальше движется человечество по пути научно-технического прогресса, тем многообразнее и разностороннее будет использование лесов как и любого другого природного ресурса.

Приобретенные за последние десятилетия знания сделали безграничной власть человека над природой, но безграничной прежде всего в способности ее разрушения. Таким образом, по мере ускорения научно-технического прогресса проблемы охраны природы и рационального использования ее ресурсов резко обострились. И в то же время накопленные знания создают необходимые предпосылки для рационального использования природных ресурсов и улучшения окружающей человека среды. Поэтому, в условиях развивающегося производства необходимо заботиться о том, чтобы природа эволюционировала в сторону улучшения условий жизни людей, направлять процесс преобразования природы, вызываемый материальным производством, в сторону, благоприятную для жизни и труда людей, включая их эстетические запросы. Например, вопрос об охране лесов — это вопрос о правильной организации лесного хозяйства в целом, при которой рациональное и всестороннее использование лесов должно вестись с учетом оптимального процента лесистости, породного состава насаждения, определенного для каждого региона, и т. д.

К сожалению, история хранит информацию о том, как люди со-

знательно или бессознательно веками расточали богатства природы. Яркий образец такого неразумного отношения — вырубка лесов, которая на территории нашей страны началась очень давно, вместе с началом возделывания первых окультуренных — сельскохозяйственных растений. Так много веков назад, вся зона широколиственных и смешанных лесов была сплошь покрыта дремучими лесами. И лишь многолетняя «война» людей с «дикой» природой (уничтожение лесов под пашню и сенокос, строительство поселений) превратили некогда сомкнутые на огромном пространстве древостои в разрозненные, перемеживающиеся полями, изолированные массивы. Для уроженца центральных областей европейской части СССР распаханые поля с большими или малыми лесами и перелесками в отдалении — сейчас уже привычная картина природы.

Такое сокращение лесистости особенно быстро шло в южной части лесной зоны и в лесостепи. Наряду с прямым уничтожением некоторых видов птиц, такое резкое нарушение лесной среды вело и к существенному обеднению дендрофильными птицами осваиваемых человеком территорий. Приспособленные к жизни в глубине лесного массива или не выносящие близкого соседства с человеком лесные птицы отступали из возникшего на месте леса, трансформируемого в луга, пахотные угодья, поселения человека — нового антропогенного ландшафта (хотя в нем и оставались отдельные площади, покрытые древесно-кустарниковой растительностью), в еще уцелевшие самые глухие и малодоступные места кое-где сохранившихся больших лесных массивов. Только 2—3 пары орлов-беркутов да 12—15 пар черных аистов сохранились сейчас в труднопроходимых заболоченных таежных участках Калининской обл. В других регионах центра европейской части нашей страны этих птиц уже нет.

Вырубка лесов во всем мире продолжается и интенсивность этого процесса возрастает. По расчетам зарубежных специалистов, если темпы наступления человека на природу сохраняются, к 2000 г. $\frac{2}{3}$ тропических лесов будет вырублено, с лица Земли исчезнут сотни тысяч видов живых организмов, биота нашей планеты сократится на 10—20%.

Судьба же человека теснейшим образом переплетена с судьбой животных и растений. По образному сравнению одного ученого, сейчас люди постепенно выбивают заклепки (виды животных и растений) из крыла самолета (природа), на котором летят. И никому не известно, где же заклепка, за которой наступит катастрофа.

В настоящее время во всем мире уделяется большое внимание сохранению исчезающих и поддержанию редких видов животных (в том числе и птиц) и растений. Издаются Красные книги нуждающихся в охране видов, разрабатываются методы их размножения

в неволе, создаются генетические банки... Однако для сохранения живой природы этого слишком мало — необходимо сохранение сообществ организмов с окружающей их абиотической средой (средой их обитания), т. е. экосистем. Для решения этой задачи необходимы не только знания закономерностей функционирования экосистем в естественных условиях их существования, но и сведения о закономерностях их изменений, вызываемых деятельностью человека. Такому переходу от заботы о сохранении отдельных видов организмов к общей охране экологических систем способствует осознание того факта, что человек — часть сложной среды обитания, которую нужно изучать, преобразовывать и к которой надо подходить как к единому целому. Именно поэтому охрана природы в нашей стране не замкнута в границах заповедников, не ограничивается охраной редких видов животных и растений, отдельных уникальных ландшафтов и памятников природы, а охватывает всю территорию нашего государства.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барабаш-Никифоров И. И., Семаго Л. Л. Птицы Юго-Востока черноземного центра, Воронеж, изд-во Воронежского ун-та, 1963. — 212 с.
2. Биология лесных птиц и зверей / Доппельмайр Г. Г., Мальчевский А. С., Новиков Г. А. и др. — М.: Высшая школа, 1975. — 384 с.
3. Благосклонов К. Н. Охрана и привлечение птиц. — М.: Просвещение, 1972. — 240 с.
4. Владышевский Д. В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение). — Новосибирск: Наука, 1980. — 263 с.
5. Воробьев В. Н. Кедровка и ее взаимосвязи с кедром сибирским. Новосибирск: Наука, 1982. — 113 с.
6. Галушин В. М. Хищные птицы леса. — М.: Лесная промышленность, 1980. — 158 с.
7. Ганя И. М., Литвак М. Д. Птицы — истребители вредных насекомых. — Кишинев: Штиинца, 1976. — 176 с.
8. Гынгазов А. М. Влияние хозяйственной деятельности на птиц Западно-Сибирской равнины. — Томск: Изд-во Томского ун-та, 1981. — 169 с.
9. Данилов Н. Н. Птицы Среднего и Северного Урала. // Труды Урал. отд. МОИП. — 1969. — Вып. 3. — Свердловск. — 123 с.
10. Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. VI. Птицы. М. — Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1940. — 856 с.
11. Дубинин Н. П., Торопанова Т. А. Птицы лесов долины реки Урал. — М.: Изд-во Академии наук СССР, ч. I. — 1953. — 127 с.; Ч. II и III. — 1956. — 308 с.
12. Жизнь животных. Т. 5. Птицы. — М.: Просвещение, 1970. — 611 с.
13. Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. — М.: Наука, 1974. — 200 с.
14. Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. — Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1978. — 263 с.
15. Ильичев В. Д., Карташов Н. Н., Шилов И. А. Общая орнитология. — М.: Высшая школа, 1982. — 464 с.
16. Колосов А. М., Лавров Н. П., Михеев А. В. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР. — М.: Высшая школа, 1983. — 312 с.
17. Королькова Г. Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых (по исследованиям в лесостепных дубравах). — М.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. — 126 с.
18. Лес и охрана природы / Синицын С. Г., Молчанов А. А. и др. — М.: Лесная промышленность, 1980. — 288 с.
19. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М.: Иностранная литература, 1957. — 404 с.
20. Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц (размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР). — Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1959. — 281 с.
21. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. — Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1983; т. I — 480 с., т. II — с.

22. Мельниченко А. Н. Полезащитные лесные полосы степного Заволжья и воздействие их на размножение животных, полезных и вредных для сельского хозяйства. — М.: Изд-во Московск. об-ва испыт. природы, 1949. — 356 с.
23. Михеев А. В. Перелеты птиц. — М.: Лесная промышленность, 1981. — 231 с.
24. Молчанов А. А. Влияние леса на окружающую среду. — М.: Наука, 1973. — 359 с.
25. Наумов С. П., Лавров Н. П. Биология промысловых зверей и птиц СССР. — М.: Заготиздат, 1948. — 358 с.
26. Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. — Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1959. — 352 с.
27. Новиков Г. А., Кошкина Т. В., Керзина М. Н. Роль животных в жизни леса. — М.: Изд-во московского ун-та, 1956. — 304 с.
28. Охотничье хозяйство СССР /Амосов В. А. и др. — М., Лесная промышленность, 1973. — 408 с.
29. Питерсон Р. Т. Птицы. — М.: Мир, 1973. — 188 с.
30. Познанин Л. П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. — М.: Наука, 1979. — 296 с.
31. Популяционная экология зяблика /Дольник В. Р. и др. — Л.: Наука, 1982. — 302 с.
32. Портенко Л. А. Полезные и вредные в сельском хозяйстве птицы. — М.—Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1957. — 134 с.
33. Промитов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 311 с.
34. Птицы /Уэлли К., Сторер Дж. и др. — М.: Мир, 1983. — 288 с.
35. Птицы искусственных лесонасаждений /Будниченко и др. — Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1965. — 324 с.
36. Птицы Советского Союза /Дементьев Г. П., Гладков Н. А. и др. — М.: Советская наука, 1951—1954. Т. I—6.
37. Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М.: Изд-во МГУ, 1968. — 462 с.
38. Пукинский Ю. Б. Жизнь сов. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. — 240 с.
39. Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми /Под ред. Познанина Л. П. М.: Изд-во МСХ СССР, 1956. — 172 с.
40. Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. — М.—Л.: Наука, 1966. — 420 с.
41. Спангенберг Е. П. Птицы полезащитных насаждений. — М.: Изд-во Москв. об-ва испыт. природы, 1949. — 96 с.
42. Тарашук В. И. Птицы полезащитных насаждений. — Киев: Изд-во АН УССР, 1953. — 124 с.
43. Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. — М.: Наука, 1976. — 310 с.
44. Формозов А. Н. Проблемы экологии и географии животных. — М.: Наука, 1981. — 349 с.
45. Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благосклонов К. Н. Птицы и вредители леса. — М.: Изд-во Моск. об-ва испыт. природы, 1950. — 182 с.
46. Чельцов-Бебутов А. М. Экология птиц. — М.: Изд-во Московского ун-та, 1982. — 128 с.
47. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. — М.: Иностранная литература, 1960. — 320 с.



ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|-----------|
| Предисловие | 5 |
| Глава I. Лес — целостная надорганизменная биологическая макросистема | 7 |
| Особенности лесной среды как местообитания животных | 7 |
| Роль животных в жизни леса | 13 |
| Специфика существования птиц в разных лесных биоценозах | 18 |
| Глава II. Очерки экологии некоторых обычных лесных птиц | 24 |
| Рябчик | 25 |
| Вальдшнеп | 28 |
| Чирок-свистун | 30 |
| Пустельга | 32 |
| Вяхрь | 34 |
| Обыкновенная кукушка | 36 |
| Воробьиный сычик | 40 |
| Ушастая сова | 42 |
| Козодой | 44 |
| Большой пестрый дятел | 47 |
| Крапивник | 49 |
| Певчий дрозд | 52 |
| Обыкновенный соловей | 54 |
| Зарянка | 56 |
| Мухоловка-пеструшка | 58 |
| Хохлатая синица | 60 |
| Обыкновенная пищуха | 62 |
| Яблник | 64 |
| Глава III. Пространственное размещение лесных птиц | 68 |
| Особенности распространения лесных птиц, обусловленные естествен- но-географическими причинами | 69 |
| Основные закономерности зонального распространения птиц | 76 |
| Распределение птиц в зависимости от характера лесного фитоценоза | 81 |
| Сезонные изменения в размещении птиц | 86 |
| Многолетние изменения в размещении птиц | 97 |
| Влияние антропогенных факторов на распространение лесных птиц | 101 |
| Влияние на птиц обратимых изменений лесной среды | 102 |
| Влияние на лесных птиц необратимых изменений среды | 110 |

| | |
|---|-----|
| Глава IV. Значение лесных птиц в природе и в жизни людей | 121 |
| Роль птиц в лесных биоценозах | 125 |
| Особенности лесных птиц как потребителей органического вещества, продуцируемого в лесах | 127 |
| Трофические связи птиц и их значение в ограничении численности лесных насекомых | 145 |
| Хищные птицы и их значение в жизни леса | 208 |
| Растительноядные птицы и их значение в жизни леса | 214 |
| Средообразующее значение птиц | 259 |
| Практическое значение птиц леса | 270 |
| Значение лесных птиц для охотничьего хозяйства | 273 |
| Значение лесных птиц для сельского хозяйства | 281 |
| Эпидемическое значение лесных птиц | 286 |
| Эстетическое значение птиц | 291 |
| Список использованной литературы | 299 |