

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН
Экологический фонд «Дикие рыбы и биоразнообразие»
Камчатская лига независимых экспертов (РОО КЛиНЭ)

Е. Г. Лобков

**ПТИЦЫ В ЭКОСИСТЕМАХ
ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМОВ
КАМЧАТКИ**

Под редакцией кандидата биологических наук А. М. Токранова

Петропавловск-Камчатский
2008

Лобков Е. Г. Птицы в экосистемах лососевых водоемов Камчатки. Петропавловск-Камчатский : Изд-во «Камчатпресс», 2008. – 96 с., ил. 16 л.

На Камчатке сложились многообразные экологические связи птиц с лососевыми рыбами, в которых участвуют более сотни видов пернатых, одна треть всей региональной авифауны. Птицы способствуют расселению гольцов. Участвуют в жизненном цикле развития беспозвоночных, паразитирующих на лососевых рыбах, и в переносе паразитарных инфекций лососевых. Минимум 44 вида пернатых (15 % всей авифауны Камчатки) трофически связаны с лососевыми рыбами. Специализирующихся на питании лососями нет, но сезонное размещение и численность 13 видов птиц определяют, прежде всего, лососевые в качестве приоритетного кормового ресурса. Особое место в трофических связях птиц с лососевыми рыбами занимает белоплечий орлан, ареал размножения которого лежит в границах распространения тихоокеанских лососей. Птицы потребляют производителей, икру, снетку и молодь лососевых. Многие птицы питаются беспозвоночными, составляющими кормовую базу лососевых, а также важнейшими редуцентами снетки. 17 видов птиц играют ключевую роль в экосистемах лососевых водоемов Камчатки. Гусеобразные, крупные хищные птицы, чайковые и врановые способны образовывать многотысячные сезонные скопления на лососевых водоемах, особенно осенью и зимой. Уникальная массовая зимовка белоплечих орланов и других крупных хищных птиц, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, сформировалась в бассейне озера Курильского, где нерестится крупнейшее в Азии стадо нерки. Разнообразны экологические стратегии существования разных видов птиц на лососевых нерестилищах. В разные сезоны года значение разных видов лососей в рационе птиц неодинаково. Сохранение биологического разнообразия лососевых и их численности – необходимое условие благополучного состояния популяций ряда видов птиц и орнитологических сообществ Камчатки в целом. Видовое разнообразие птиц и разнообразие их экологических связей с лососевыми рыбами – один из стабилизирующих компонентов в экосистемах лососевых водоемов, наглядно демонстрирующий важную роль экосистемного подхода в стратегии сохранения лососевых.

Рецензенты:

д-р биол. наук В. Ф. Бугаев (КамчатНИРО),
канд. биол. наук Ю. Н. Герасимов (КФ ТИГ ДВО РАН)

Издано по решению Ученого Совета КФ ТИГ ДВО РАН
Перевод на английский М. Джонс

Книга издана в рамках партнерского проекта Тихоокеанского центра охраны окружающей среды и природных ресурсов (Pacific Environment / PERC) «Сохранение лососей на Дальнем Востоке России», финансируемого фондом Gordon and Betty Moore Foundation.

© Лобков Е. Г., 2008
© КФ ТИГ ДВО РАН, 2008
© ЭФ «Дикие рыбы и биоразнообразие», 2008
© Камчатская лига независимых экспертов, 2008

**Kamchatka Branch of the Pacific Institute of Geography (KB TIG DVO RAN)
Wild Fish and Biodiversity Found (WFBF)
Kamchatka League of Independent Experts (KLIE)**

Eugene G. Lobkov

**THE BIRDS IN THE SALMON
STREAMS AND WATER BODIES
ECOSYSTEMS OF KAMCHATKA**

Edited by candidate of biological sciences A. M. Tokranov

**Petropavlovsk-Kamchatsky
2008**

Eugene G. Lobkov. The Birds and Salmon Streams of Kamchatka. Petropavlovsk-Kamchatsky : Izd-vo „Kamchatpress“, 2008. – 96 pages, illustrations 16 pages.

Numerous ecological associations have formed on Kamchatka between birds and salmon—involving more than one hundred bird species, one third of the region’s avifauna. Birds help with char distribution, for example. They impact the life cycle of invertebrates that feed on salmon and transfer parasites to salmon. At least 44 bird species (15 % of Kamchatka’s avifauna) have trophic associations with salmon. While no bird species specializes only on salmon, 13 bird species target salmon as a primary food source. The Stellar sea eagle, whose breeding habitat is within the range of Pacific salmon, occupies a special place in the variety of trophic associations that birds have with salmon. Stellar sea eagles consume spawning salmon, spawned out fish, salmon fry and roe. They also feed on invertebrates that are salmon food and that are very important consumers of spawned out salmon carcasses. 17 bird species play a key role in the ecosystems of water bodies used by Kamchatka’s salmon. Ducks, large predator birds, sea gulls and crows concentrate by the thousands seasonally at water bodies used by salmon, especially in autumn and winter. Overwintering Stellar sea eagle and other large predator birds listed on the Russian Federation endangered species list (“Red Book”) use the Kurilskii Lake basin, home to Asia’s largest sockeye population. Birds in salmon spawning areas use diverse survival strategies. The significance of different salmon species in a bird’s diet varies across seasons. Protecting salmon biodiversity and abundance is essential to the well-being of specific bird species and to bird communities all across Kamchatka. Bird species diversity and the variety of ecological associations between birds and salmon are stabilizing components in the aquatic ecosystems used by salmon, a fact that clearly demonstrates the important role of ecosystem-based approaches to salmon protection strategies.

Pier reviewed:

V. F. Bugaev, PhD, Biologist, KamchatNIRO
Yu. N. Gerasimov, PhD, Biologist, KB TIG DVO RAN

Translated by Misha Jones

Published with the permission of the Scientific Council
of KB TIG DVO RAN

This book is published as part of a partnership project with Pacific Environment and the Kamchatka League of Independent Experts to protect the salmon of the Russian Far East, a project that is supported by the Gordon and Betty Moore Foundation.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	6
Что важно знать о лососевых водоемах и лососевых рыбах, чтобы понять: благодаря чему складываются их разнообразные экологические связи с птицами	9
Облик населения птиц речных бассейнов Камчатки	13
Некоторые общие особенности географического размещения птиц на полуострове Камчатка и их возможная связь с рыбопродуктивностью рек	26
Пресные водоемы, как места концентрации птиц в период сезонных кочевок и миграции	27
Население птиц каждого водоема – уникально и динамично	29
Антропогенные трансформации населения птиц водных и околородных видов	29
Видовой обзор птиц, питающихся лососевыми рыбами	32
Птицы, трофически связанные с лососевыми на разных стадиях жизненного цикла рыб	69
Птицы – консументы важнейших видов лососевых Камчатки	72
Сезонные аспекты трофических отношений птиц и лососевых рыб	74
Как выглядит ситуация с птицами в других регионах ареалов лососевых рыб?	79
Лососи поедают птиц: не фантастика ли?	80
Птицы – потребители беспозвоночных, составляющих кормовую базу молоди лососевых	81
Птицы – потребители беспозвоночных, являющихся важнейшими биологическими редуцентами сненки	83
Трофические взаимоотношения птиц и бурых медведей на лососевых нерестилищах	84
О возможной роли птиц в расселении гольцов рода <i>Salvelinus</i>	88
Об участии птиц в жизненном цикле развития гельминтов, паразитирующих на лососевых рыбах	89
Сезонные скопления птиц – характерная черта лососевых рек Камчатки	90
Многолетняя динамика численности локальных группировок крупных рыбоядных хищных птиц	91
Участие птиц в миграции биогеонозов и их обмене между водоемами и сушей	97
Птицы – стабилизирующий компонент в экосистемах лососевых водоемов	99
Понятие о ключевых видах птиц в экосистемах лососевых водоемов	102
Экосистемный подход и бассейновый принцип в организации заказников на лососевых реках	103
Заключение. Взгляд в будущее	105
Литература	108

ВВЕДЕНИЕ

Лососевые рыбы семейства (Salmonidae) – биологический ресурс, имеющий ключевое значение для стабильности природных экосистем и социально-экономического развития Камчатского края. Лососи в немалой степени определяют своеобразие и уникальность природных комплексов, благодаря которым Камчатка отличается от других регионов. Понимая это, мы, казалось бы, должны с особой ответственностью относиться к рациональному (долговременному, устойчивому и неистощительному) использованию лососевых.

К сожалению, в реальности это далеко не так. Для устойчивого существования лососей на Камчатке имеются серьезные угрозы, и важнейшей из них стало браконьерство, принявшее необычайно массовый (можно сказать, «народный») характер и промышленные масштабы. Запасы лососевых сокращаются. Такие реки, как Авача, Большая беднеют «на глазах». Ученые всерьез говорят о проблеме выживания наиболее ценных в промысловом отношении видов лососей, о сохранении их уникального разнообразия, каким отличается Камчатка.

Безусловно, ликвидировать браконьерство – важнейшая задача. Но только этим мы лососей не спасем. Необходимо сохранить среду их обитания, в идеале – во всем комплексе природных условий, обеспечивающих естественную динамику популяций. Для анадромных видов это одинаково касается сохранения благоприятных условий обитания в море (в морской, нагульный период жизненного цикла и в период созревания) и в реке (в период нерестовой миграции, размножения, нагула молоди, смолтификации и ската в море). В отношении оседлых (резидентных) пресноводных форм лососевых речь идет о сохранении естественных условий обитания в бассейнах нерестовых рек и озер в течение всего года.

Множество природных факторов определяют целостность и устойчивость благоприятных условий обитания и возможность успешного естественного воспроизводства популяций лососевых в реках и озерах. В их числе состояние атмосферы, гидрологический режим, геохимические особенности почвы и подстилающих пород, динамика биологических сообществ населяющих водоемы микроорганизмов, растений и животных. Живые и неживые компоненты взаимосвязаны в единую систему – **экологическую систему (экосистему) лососевых водоемов**. Благодаря многочисленным и разнообразным экологическим связям лососевых рыб, которые исторически в течение тысячелетий складывались в такой экосистеме, динамика популяций лососевых имеет адаптивный устойчивый естественный характер. С разрушением хотя бы части этих связей, особенно если они ключевые, неминуемо нарушается естественный ход динамики популяций. Как правило, это ведет к сокращению их численности.

Биологический компонент природных экосистем лососевых водоемов включает не только водных обитателей, но и популяции животных и растений, населяющих сушу (по крайней мере, ее прирусловую часть, а, по сути – в границах речного бассейна), и также вовлекаемых в экологические связи с лососевыми рыбами. На первый взгляд, кажется удивительным: какое отношение к лососевым рыбам, обитающим в реке, может иметь, например, растительность, произрастающая в нескольких километрах от водоема, тем более живущие там насекомые, птицы, млекопитающие? Но в том-то и суть функционирования экосистем, что они организованы как целостные системы, в которых у каждого биологического вида или группы видов – свое место, своя экологическая ниша, и при этом все они, так или иначе, напрямую или косвенно, в большей или меньшей мере взаимосвязаны. Леса, луга, болотная растительность, покрывающие сушу в границах речного бассейна, играют важнейшую водорегулирующую роль. Почвы, атмосферные осадки определяют химический состав воды. Водные беспозвоночные являются кормом для молоди рыб, а животные суши – ключевой стабилизирующий фактор устойчивого состояния растительности лесов и лугов. В свою очередь, проходные лососевые рыбы ежегодно привносят из моря в реку огромную биологическую массу. Образующиеся в результате ее потребления и разложения органические вещества, химические элементы, соединения включаются в биогеохимические циклы, в значительной степени определяют облик и продуктивность пресноводных сообществ и, как минимум, прирусловых сообществ суши.

Изучение организации и функционирования экосистем лососевых водоемов, по сути, только начинается. Хотя пионерные работы, включая краткие обзоры, выполненные в этом направлении и принадлежащие, в том числе, отечественным ученым, известны давно. Разумеется, такого рода исследования требуют сотрудничества специалистов разных смежных дисциплин. Важные результаты достигнуты в понимании роли тихоокеанских лососей в динамике прирусловой речной растительности (Hilderbrand et al., 1999; Helfield, Naiman, 2001; Gende et al., 2002; Mathewson et al., 2003 и др.), водных беспозвоночных (Леванидов, 1981; Богатов, 1994; Winter et al., 2000; Walter et

al., 2006 и др.), в изучении экологических связей лососевых рыб и бурых медведей (Остроумов, 1966; Островский, 1980; Hilderbrand et al., 1999; Reimchen, 2000; Паренский, 2005; Quinn, 2005 и многие другие). Роли биогенов, привносимых лососевыми, недавно был посвящен специальный симпозиум (*Nutrients to salmonid ecosystems: sustaining production and biodiversity*, 2003). Год от года все более и более расширяется список видов животных, для которых получены сведения об их значимости в жизни лососевых рыб. Становится все более очевидным, что, по сути, вероятно, все обитающие в лососевых водоемах и вдоль их берегов виды живых организмов, будь это микроорганизмы, растения, беспозвоночные животные или позвоночные (рыбы, птицы, млекопитающие), так или иначе экологически связаны (взаимосвязаны) с лососевыми рыбами. Вопрос в том: как связаны (в чем эти взаимосвязи выражаются) и в какой степени?

Пока мы не познаем механизмы организации и функционирования экосистем лососевых водоемов во всем их разнообразии, не выделим ключевые экологические связи между компонентами, едва ли сможем рассчитывать на объективный прогноз динамики популяций лососевых рыб и на грамотное управление ими. Для этого вначале нужно как бы «разобрать экосистему на части» и понять, что собой представляет каждый из входящих в нее компонентов. Такой прием обычен в процессе научного познания.

Например, птицы. На первый взгляд, какие могут быть связи птиц с лососевыми рыбами? Одни плавают, другие – летают. На деле же их экологические связи весьма многообразны и не ограничиваются простейшими трофическими отношениями, типа «хищник (птица) – жертва (рыба)». Все гораздо сложнее. Птицы, как и другие биологические компоненты, являются неотъемлемой частью экосистем лососевых водоемов. Они участвуют в расселении гольцов рода *Salvelinus*, в потреблении икры, молоди лососевых и их производителей, в редукации сненки (так называются погибшие после нереста лососи), в миграции биогенов из воды на сушу и в обратном направлении, в динамике численности популяций водных и околоводных беспозвоночных, играющих важную роль в качестве объектов питания лососевых рыб, в жизненном цикле развития беспозвоночных, паразитирующих на лососевых рыбах, и в переносе паразитарных инфекций лососевых. Мы попытаемся продемонстрировать многообразие экологических связей птиц с лососевыми рыбами на примере экосистем лососевых водоемов Камчатки. Наша книга – первый опыт такого рода исследований и первая попытка обобщить результаты личных научных изысканий и информацию из многочисленных публикаций и служебных материалов. В этом – ее новизна, но и трудность ее написания. Естественно, что-то мы упустили, какие-то темы раскрыли недостаточно, возможно, кому-то покажется, что акценты следовало бы расставить по-иному. В любом случае, мы бы хотели, чтобы книга, претендующая на полноценную научную монографию, тем не менее, стала бы стимулом к расширению экосистемных исследований лососевых водоемов Камчатки, аргументом в пользу актуальности экосистемного мировоззрения при разработке природоохранных проектов и социально-экономических программ, направленных на устойчивое развитие региона.

Важная задача представляемой читателям книги – популяризация знаний, прежде всего о птицах Камчатки. Так сложилось, что научная общественность, учителя, специалисты смежных с биологией профессий, в том числе в области охраны природы, ощущают на Камчатке дефицит изданий, посвященных птицам. При том, что интерес к ним необычайно велик. К сожалению, до сих пор нет полных полевых определителей камчатских птиц в природе. Поэтому предлагаемая книга снабжена цветными изображениями 73 видов птиц, составляющих примерно одну треть всех представителей орнитофауны, которых можно встретить на водоемах Камчатки и по их берегам. Это – основные виды (наиболее часто встречающиеся, самые многочисленные, играющие важную роль в пресноводных экосистемах и т. д.). Рисунки, хотя бы в малой степени, восполнят пробел в литературе. Большинство рисунков (43 из 73) выполнены талантливым камчатским художником В. Ф. Крутовым, неожиданно рано ушедшим из жизни. Остальные 30 рисунков сделаны художником В. И. Спичаком. Ниже, в тексте, авторство этих художников сохранено.

Особую актуальность работе придает возможность на примере птиц еще раз напомнить читателям о ставшем банальным тезисе, что в «природе все взаимосвязано». И что природные комплексы Камчатки в этом – не исключение. Экосистемный подход к решению задач по изучению и охране природы – не прихоть ученых, а необходимое условие успешности выполнения работ по сохранению биоразнообразия. Тем более, когда это касается сохранения биоразнообразия лососевых рыб, играющих важную средообразующую роль в природных экосистемах, определяющих их своеобразие и уникальность, имеющих большое значение в становлении традиционного уклада жизни коренных и малочисленных народностей Камчатки, в современной экономике региона и социальном положении местного населения.

В основе содержания книги – не итоги специального исследовательского проекта, а, скорее, анализ, осмысление разнообразной информации, собранной автором в течение 36 лет полевой работы в разных местах полуострова Камчатка и прилегающих к нему континентальных районах в процессе изучения авифауны, и почерпнутой из публикаций.

Выражаем искреннюю благодарность О. А. Чернягиной (Камчатская Региональная Общественная Организация «Камчатская Лига Независимых Экспертов» (КРОО «КЛИНЭ») и А. М. Токранову (Камчатский филиал Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской Академии наук (КФ ТИГ ДВО РАН) за идею подготовить такую работу и, конечно, спонсору ее издания – Тихоокеанскому Центру охраны окружающей среды и природных ресурсов (Pacific Environment/ PERC). Работа над книгой была бы невозможной без организационной поддержки со стороны генерального директора Экологического фонда (ЭФ) «Дикие рыбы и биоразнообразие» В. Б. Звягинцева. Особая признательность – коллегам, ученым Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника (КГПБЗ), КФ ТИГ ДВО РАН, Камчатского научно-исследовательского института рыб-

ного хозяйства и океанографии (ФГУ КамчатНИРО), с которыми отработали много дней полевых работ, прошли многие километры исследовательских маршрутов, по крупницам собирали материал, который лег в основу данной работы, и многократно обсуждали результаты (С. И. Куренков, В. А. Дубынин, А. В. Маслов, Л. В. Миловская, В. Ф. Бугаев и многие другие).

Большую помощь в цифровой обработке материалов и подготовке иллюстраций оказали Р. В. Подтынный (ЭФ «Дикие рыбы и биоразнообразие»), В. Е. Кириченко (КЛИНЭ), Ю. В. Морозова (Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН). По вопросам участия птиц в жизненном цикле гельминтов мы консультировались в лаборатории болезней рыб и беспозвоночных ФГУ КамчатНИРО (С. Л. Рудакова).

Самые теплые слова благодарности адресуем директору Института проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) имени А. Н. Северцова РАН академику Д.С. Павлову, который волею случая стал «судьей» еще совсем «сырой» рукописи. При этом, он не только высказал ряд ценных критических замечаний и пожеланий, но, главное, вселил надежду и уверенность, что работа состоялась. Мы нуждались именно в такой поддержке, и это дало силы закончить книгу.

Пользуясь возможностью, приносим слова признательности коллегам, взявшим на себя труд по рецензированию рукописи: доктору биологических наук В. Ф. Бугаеву (КамчатНИРО) и кандидату биологических наук Ю. Н. Герасимову (КФ ТИГ ДВО РАН). Они не только критически оценили книгу, но предложили новые идеи и поделились интересными фактами. Виктор Федорович Бугаев не пожалел своего времени на правку текста, особенно в части, касающейся биологической характеристики камчатских популяций тихоокеанских лососей, и за это – ему особая благодарность, поскольку некоторые фактические данные, орнитологам, были просто неизвестны.

Названия птиц приняты по «Каталогу позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий» (Артюхин и др., 2000), растений – по «Каталогу флоры Камчатки (сосудистые растения)» (Якубов, Чернягина, 2004).

ЧТО ВАЖНО ЗНАТЬ О ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМАХ И ЛОСОСЕВЫХ РЫБАХ, ЧТОБЫ ПОНЯТЬ, БЛАГОДАРЯ ЧЕМУ СКЛАДЫВАЛИСЬ ИХ РАЗНООБРАЗНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ С ПТИЦАМИ

Экологические связи между птицами и важнейшими компонентами природных комплексов лососевых водоемов на Камчатке не являются случайными, они сложились исторически на протяжении многих тысяч лет. Тому способствуют обилие и широкое распространение на Камчатке рек и озер, являющихся нерестовыми. Мы не описываем все важные особенности образа жизни лососевых рыб, при необходимости найти такую информацию следует обратиться к специальной литературе. Мы обращаем внимание на детали физиологии и экологии лососевых, которые важны для понимания их экологических связей с птицами.

Лососевые водоемы – характерная часть природной среды Камчатки. Пресные водоемы – реки, ручьи и озера благодаря их обилию, разнообразию и высокой биологической продуктивности, являются характерной для региона, естественной, неотъемлемой и важнейшей частью природной среды.

Камчатку можно рассматривать как регион глобального значения для воспроизводства лососевых, как регион, в котором сформировалась одна из самых больших систем лососевых рек в мире.

Высокая численность популяций лососевых, разнообразие видов и внутривидовых форм стали возможными здесь благодаря оптимальным гидрологическим условиям – множеству речных систем. Действительно, благодаря активной циклонической деятельности в атмосфере, обилию осадков (Камчатка относится к числу регионов с обильными осадками во все сезоны года), высокой обводненности, преимущественно подземному природному стоку и другим гидрологическим особенностям региона речная сеть полуострова – одна из самых густых в России: здесь более 135 тысяч больших и малых (менее 10 км) рек, порядка 200 крупных речных бассейнов. На карте речная сеть Камчатки выглядит плотной «паутиной» (цветная вкладка, рис. 1), кажется, нет почти ни одного значительного по размерам участка суши, где бы не было водотоков. Средний показатель плотности речной сети составляет 0,76 км на 1 км² территории (Быстрицкий и др., 1994). При этом реки и подавляющее число сточных озер являются нерестовыми (или являлись таковыми до недавнего времени) для лососевых рыб.

На Камчатке самое большое в мире биологическое разнообразие лососевых рыб. Семейство лососевых (Salmonidae) представлено на Камчатке размножающимися популяциями рыб, принадлежащих трем родам: *Oncorhynchus* – тихоокеанские лососи, *Parasalmo* – благородные лососи или дальневосточные форели и *Salvelinus* – гольцы.

Здесь исторически в природных условиях воспроизводятся все шесть известных видов тихоокеанских лососей: горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, кета *O. keta*, кижуч *O. kisutch*, сима *O. masou*, нерка *O. nerka*, чавыча *O. tshawytscha*. Камчатские реки – место обитания камчатской семги, занесенной в Красную книгу Российской Федерации*. Обычная резидентная (пресноводная) форма микижи – радужная форель *Parasalmo mykiss*.

Помимо широкораспространенного на Камчатке тихоокеанского гольца *Salvelinus malma*, из водоемов полуострова описаны эндемичные для региона виды гольцов, в том числе, белый *S. albus*, длинноголовый *S. kronocius*, голец Шмидта *S. schmidti* и многие другие озерные, речные, озерно-ручьевые и карликовые формы**. Реки Камчатки являются нерестилищами кунджи *Salvelinus leucomaenis*, также имеющей различные внутривидовые формы.

Местным популяциям лососевых характерны внутривидовые (географические, биотопические, сезонные) адаптивные морфо-экологические и поведенческие группировки, формирующиеся в соответствии с особенностями условий обитания в тех или иных водоемах. Все это вместе – уникальный по величине и разнообразию совокупный

*Существуют две точки зрения на систематическое положение камчатской семги. Согласно первой, – это проходная форма микижи *Parasalmo mykiss*, согласно второй – самостоятельный вид *Parasalmo penshinensis*. Большинство исследователей рассматривают микижу как один вид, в котором проходные и речные формы взаимосвязаны в единую популяционно-генетическую систему.

**Одни ученые признают многих из них самостоятельными видами, другие рассматривают все разнообразие форм гольцов рода *Salvelinus*, описанных на Камчатке (исключая кунджу *S. leucomaenis*), в рамках одного комплексного вида *Salvelinus malma complex* (или *Salvelinus alpinus complex*), подчеркивая наличие у него проходных, озерных и речных форм. Не высказывая своего отношения к систематике гольцов рода *Salvelinus*, ниже в тексте мы будем подразделять их на «гольцов» и «кунджу».

генофонд популяций диких лососей, воспроизводящихся на огромной территории, занимаемой Камчатским краем, площадью свыше 400 тыс. км², и имеющих значительную репродуктивную изоляцию (Отчет..., 2000).

Важнейшие особенности образа жизни и биологии лососей, благодаря которым формируются их ключевые экологические связи с птицами

Разнообразие экологических стратегий существования. Все лососевые нерестятся в пресных водоемах. Но при этом одни виды всю жизнь проводят в этих водоемах, другие, родившись в пресных водах, мигрируют затем в море, где растут, пока не достигнут половой зрелости, а затем возвращаются на нерест в реки и озера. Такой жизненный цикл получил название анадромного. Но он не является единственным среди лососевых. Экологические стратегии их существования разнообразны. Действительно, все тихоокеанские лососи – анадромные, но некоторые виды (например, нерка, кижуч, сима, а также пресноводная форма микижи – радужная форель и гольцы рода *Salvelinus*) имеют неанадромные популяции. Кроме того, в популяциях симы, нерки и чавычи зарегистрированы особи (самцы), которые ведут неанадромный образ жизни (Крогиус и др., 1987; Смирнов, 1975; Pacific Salmon Life Histories, 1991; Quinn, 2005). Возможность в течение жизни дважды существенно менять условия среды обитания (пресные воды рек – соленые воды морей – и снова пресные воды) у анадромных видов обеспечивается физиологическими и поведенческими адаптациями, каких у других рыб нет. Составом и соотношением фенотипов с разной жизненной стратегией различаются локальные популяции лососей. Наглядным примером в этом отношении является камчатская микижа (цветная вкладка, рис. 2). Притом, что популяционная структура микижи Камчатки едина, встречаемость и соотношение различных жизненных стратегий этого вида в разных реках полуострова не одинаковы и могут меняться по годам (Павлов и др., 2007).

Растянутые в масштабах региона сроки нереста проходных лососей и ската их молоди. Миграция тысяч и тысяч крупных производителей проходных лососей из моря в реку и скат миллионов экземпляров молоди в море, повторяющиеся из года в год практически на каждом крупном водоеме Камчатки, в которых обитают анадромные популяции, – настоящий природный феномен, к которому адаптированы многие позвоночные животные, трофически связанные с рыбой.

Различные виды проходных лососей и их сезонные расы мигрируют из моря в разные водоемы – в разное время. В процессе смены одного вида другим период миграции лососевых длится на Камчатке, в общем, с мая по ноябрь, а их нерест, бывает, растягивается до весны. Ряд видов, как уже говорилось, живут в камчатских водоемах постоянно. Благодаря этому вся группа лососевых рыб в целом круглогодично является источником пищи для различных видов животных, роль и значение которых в качестве консументов лососевых не одинаковы. Особенно примечательно то, что лососи, в общем, нерестятся довольно поздно, в сравнении с другими пресноводными видами рыб. Но и среди лососей есть свои «рекордсмены». Кижуч, осенние расы кеты нерестятся на Камчатке осенью и даже в начале зимы уже в снежных условиях и при ледовом покрове на водоемах. Удивительный феномен представляет собой популяция нерки в оз. Курильском; в годы, когда в озеро заходит рекордное количество производителей этого вида, сроки их нереста растягиваются до февраля, марта и даже начала апреля включительно. Для птиц, зимующих на Камчатке, это обстоятельство – исключительно важное. Для ряда видов крупных хищников, да и многих других видов пернатых, лососевые рыбы являются важнейшим или даже единственным источником пищи, позволяющим птицам пережить самые суровые сезоны года и критические периоды годового цикла жизни.

Очень разнообразно выглядит в целом картина ската молоди у разных видов лососей. Соответственно, по-разному можно оценивать их доступность рыбоядным птицам. Так, у горбуши и кеты молодь скатывается в море сеголетками: у первой – с первой декады июня по начало июля; второй – с конца мая по начало июля (пик обычно в первой декаде июня). Первое время молодь этих видов держится, главным образом, в предустьевых акваториях рек, где, как известно, чаще собираются самые массовые сезонные, в том числе весенние, скопления водных и околоводных птиц. У кижуча молодь живет в притоках, озерах и основном русле рек преимущественно 1–2 (реже – 3) года. Молодь чавычи скатывается преимущественно годовиками и в очень небольшом количестве – двухгодовиками и сеголетками. У симы на Камчатке молодь живет в реке в основном 2 (реже 1 и 3) года, а из оставшихся особей в дальнейшем формируются карликовые самцы. Годовиками и двухгодовиками (реже – сеголетками и трехгодовиками) скатывается в море молодь нерки (Смирнов, 1975; Pacific Salmon Life Histories, 1991; Бугаев, 1995; Карпенко, 1998; Черешнев и др., 2002; Бугаев и др., 2007 и др.).

Большинство смолтов (покатников) кижуча, чавычи и симы мигрируют в море с первой декады июня до конца августа (массово – в конце июня – начале июля). Таким образом, молодь этих видов очень доступна по срокам и местам обитания для разных видов птиц в летнее время.

Молодь нерки, основная масса которой нагуливается в озерах и в дневное время находится в их пелагиали, в период нагула менее доступна для птиц. Исключение составляет небольшая часть особей, обитающих в литоральной зоне озер и в реках, эта молодь, безусловно, более доступна пернатым. Скат годовиков, двухгодовиков и трехгодовиков нерки происходит в разных водоемах неодновременно: из оз. Курильского – с начала июня до начала августа (пик – в период с третьей декады июня по первую декаду июля), в других районах – с конца июня до начала августа (пик приходится на начало-середину июля). Существует два пика ската сеголетков нерки из рек: 15–20 июня и конец июля – начало августа (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002).

Таким образом, жизненные стратегии существования лососей демонстрируют разнообразные варианты ската молоди. В целом, в реках Камчатки в теплый период года, когда на водоемах нет льда и рыба доступна рыбоядным

хищникам, птицы могут поедать молодь, принадлежащую разным видам лососей и в разном ее возрасте. Кормовая база, можно сказать, «на любой вкус». Действительно, среди разных видов птиц, потребляющих рыбу, есть виды, предпочитающие, в частности, добывать относительно мелкие экземпляры (например, крачки) и вполне крупных особей (гагары, крохали). Каждому найдется подходящий объект питания.

Гибель тихоокеанских лососей после нереста. Миллионы отнерестившихся тихоокеанских лососей остаются в виде мертвых тушек (сненки) на дне нерестилищ по берегам рек и озер по всей Камчатке. Тем самым проходные лососи, выросшие за время нагула в соленых водах, переносят огромную накопленную ими биомассу из океана в бедные биогенами пресноводные экосистемы, а оттуда, благодаря наземным животным, эти биогены попадают в прибрежные экосистемы суши.

Гибель взрослых особей, закончивших размножение, – не уникальная способность проходных лососей. Такой же особенностью жизненного цикла отличаются миноги и некоторые беспозвоночные животные, в частности, насекомые. Но лососи – самые крупные из животных, которым свойственна способность погибать после размножения. И это определяет их уникальную средообразующую роль в природных экосистемах в тех регионах, где численность популяций тихоокеанских лососей особенно велика, поскольку их суммарная биомасса – огромная. Биогенные элементы и соединения, образующиеся с разложением (редукцией) сненки, включаются в природные биогеохимические циклы и обменные процессы и становятся основой строения и жизни других водных и наземных обитателей. Объемы переносимых лососями биогенов (азота, фосфора, углерода, питательных микросоединений) в тех случаях, когда их удавалось оценить, оказались сопоставимы с масштабами внесения искусственных удобрений при выращивании лесных культур (Willson et al., 1998; Cederholm et al., 1999).

Тихоокеанские лососи быстро растут, но не долго живут. Тихоокеанские лососи скатываются в море крошечными мальками: у горбуши – сеголетками длиной 27–36, в среднем 31–32 мм, у кеты – также сеголетками длиной от 30 до 65, в среднем 36–45 мм, у кижуча, чавычи, нерки и симы – смолтами годовиками и двухгодовиками длиной 75–130 мм, реже – крупнее. Нагульный период в море составляет: у горбуши всего 1 год и 2–3 месяца, у кеты 2–6 (обычно 3–4) года, у кижуча – 1 год и 2–4 месяца (очень редко 2 года и 2–4 месяца), у симы 1–4 (обычно 2) года, у нерки 1–5 (обычно 3, реже 2 и 4) года, у чавычи 1–6 (в основном 2–4) года. И вот за этот относительно короткий период нагула в море лососи достигают половой зрелости и крупных размеров, которые значительно превышают размеры других видов пресноводных рыб в том же возрасте. Быстрый темп роста лососей возможен благодаря высокому уровню их метаболизма при условии хорошей обеспеченности кормами в районах нагула. По мнению ихтиологов, такой быстрый рост в реках был бы невозможен, океан создает для этого более подходящие условия (Foerster, 1968; Смирнов, 1975; Бирман, 1985; Крессиус и др., 1987; *Pacific Salmon Life Histories*, 1991; Бугаев, 1995; Карпенко, 1998; Черешнев и др., 2002; Quinn, 2005; Бугаев и др., 2007).

Действительно, размеры взрослых производителей азиатских стад тихоокеанских лососей, мигрирующих в реки на нерест, составляют (Смирнов, 1975; Бугаев, 1995; Черешнев и др., 2002; Состояние биологических ресурсов, 2003; Бугаев и др., 2007; Бугаев В. Ф., перс. сообщ.):

- у горбуши от 30 до 64 см (0,29–3,4 кг), в большинстве камчатских рек средняя длина составляет около 45–49 см, а масса тела 1,2–1,4 кг;
- у кеты от 47,5 до 82 см (1,38–7,74 кг), в большинстве камчатских рек средняя длина составляет 63,5–66,8 см, а масса тела 3,3–3,9 кг;
- у анадромного кижуча от 29 до 81 см (максимальная масса тела самцов 8,7, самок 7 кг), в большинстве камчатских рек средняя длина 59,9–63,5 см, а масса тела 3–3,4 кг;
- у анадромной симы от 41 до 71 см (1,16–9 кг), в большинстве камчатских рек средняя длина составляет 47,5–58 см, а масса тела 1,5–2,5 кг;
- у анадромной нерки от 36,5 до 85 см (0,6–8 кг), на Камчатке чаще всего средняя длина составляет 55–60 см, а масса тела 2–3 кг; у жилой нерки (кокани) в разных водоемах средняя длина обычно составляет от 18,2 до 33 см, а масса тела 0,063–0,725 кг;
- у чавычи, самого крупного вида из тихоокеанских лососей длина тела (не принимая во внимание карликовые формы 13–20 см) от 46 до 130 см и его масса от 1,3 до 25 кг (в р. Камчатке средняя длина составляет 85 см, масса тела 9 кг); рекордные по размерам особи достигают массы 45 кг.

Популяциям лососевых характерна высокая продуктивность. По литературным источникам (Смирнов, 1975; Бугаев, 1995; Черешнев и др., 2002; Состояние биологических ресурсов, 2003; Бугаев и др., 2007; Бугаев В. Ф., перс. сообщ.), абсолютная плодовитость тихоокеанских лососей в Азии составляет:

- у горбуши от 150 до 4 590 (в камчатских реках в среднем 1 370–1 590) икринок;
- у кеты от 1 010 до 10 150 (в камчатских реках в среднем 2 280–3 200) икринок;
- у кижуча от 2 200 до 10 000 (в камчатских реках в среднем 4 410–4 700) икринок;
- у симы от 740 до 5 390 (в западнокамчатских реках в среднем 2 720) икринок;
- у нерки от 1 300 до 9 960 (в камчатских реках в среднем 3 500–4 000) икринок, у жилой нерки кокани обычно от 350 до 2 100 икринок;
- у чавычи от 1 500 до 27 000 (в р. Камчатке в среднем 9200) икринок.

Количество икринок у одной самки, таким образом, не столь велико, меньше, чем у многих других видов пресноводных рыб. Но при этом для популяций лососей, когда те находятся в состоянии депрессии, характерен высокий уровень выживания дочернего поколения (Quinn, 2005). Благодаря этой способности лососи нередко «выдерживают» более высокий уровень изъятия (промышленное рыболовство, браконьерство), нежели другие виды рыб.

Лососевые водоемы Камчатки отличаются высокой и наивысшей (до 6 000 кг с 1 га поверхности реки) рыбопродуктивностью. Потенциальная продуктивность лососей всех нерестово-выростных водоемов Камчатки (а это 40–50 тыс. га нерестилищ) составляет 1 млн т, а промысловая – до 0,6 млн т (Быстрицкий и др., 1994). В среднем, за 5 лет в период с 2000 по 2004 г. реальный вылов лососей на Камчатке составлял порядка 80–100 тыс. тонн в год, или 47,32 % от общего вылова лососей на Дальнем Востоке России (Синяков, 2006).

Благодаря высокой численности и большому весу производителей, проходные лососи и переносят из океана в реки огромную биомассу, являясь важным биологическим средообразующим звеном в речных, озерных и прибрежных экосистемах.

У лососей очень крупная икра. Так, у кеты и горбуши диаметр икринок составляет порядка 6 мм и более, у чавычи – до 10 мм, у других видов меньше, но все равно, размеры одни – из самых крупных среди пресноводных рыб. Из крупной икры выклеваются крупные личинки, поскольку их развитие обеспечено достаточным количеством питательных веществ в течение длинной зимы. Это, в свою очередь, способствует большей жизнеспособности молоди. Но, вместе с тем, благодаря крупному размеру и яркой окраске (красная, оранжевая, желтая) по разным причинам потерянные икринки хорошо заметны на грунте (под водой ли, на суше) и являются привлекательным пищевым объектом для птиц. Неслучайно, на Камчатке больше, чем где-либо, известно видов птиц, способных и умеющих поедать икру лососевых рыб и даже временно специализирующихся (при ее обилии и доступности) на этом.

Лососевые – относительно легкодоступный и высококалорийный источник пищи для животных. Нет других видов пресноводных рыб, которые скапливались бы в относительно мелководных водоемах в таком обилии, как это происходит из года в год у проходных лососевых на нерестилищах, в период речной миграции и после нереста (имея в виду скопление мертвой рыбы – сненки). Разумеется, ситуации на разных водоемах и в разные годы складываются по-разному. Но обычно, благодаря обилию лососевых рыб, они представляют собой относительно легкодоступный и энергетически выгодный пищевой ресурс для разных видов крупных животных, в том числе птиц и млекопитающих. Ресурс, добыча которого нередко возможна с меньшими энергетическими затратами в сравнении с поиском и добычей иных кормов. Наблюдения за белоплечими орланами показывают, что их рацион до начала миграции проходных лососей на нерест – широкий и разнообразный. Но с подходом лососей в реки именно лососевые становятся преимущественным объектом питания.

При этом лососевые – еще и высококалорийный корм, обеспечивающий хорошее физиологическое состояние крупных пернатых хищников (в частности, орланов) в суровый зимний период (Stalmaster, Gessman, 1982; Ладугин и др., 1991). Лососевые играют важную роль в качестве источника пищи в период нажировки бурых медведей (Hilderbrandt, Jenkins et al., 1999; Hilderbrandt, Schwarz et al., 2000 и др.). Неслучайно медведи нередко обращают на себя внимание селективными приемами поедания рыбы, предпочитая, прежде всего, участки тела, отличающиеся высокой концентрацией жира, включая икру у самок (Gende et al., 2001; Gende et al., 2004).

Таким образом, в условиях густой гидросети, выдающегося биологического разнообразия, высокой численности, широкого распространения, средообразующей роли в экосистемах и с учетом ряда особенностей образа жизни лососевые рыбы в процессе их исторического развития не могли не стать на Камчатке значимым компонентом в экологических связях с птицами. Лососевые водоемы – характерная для Камчатки естественная (фоновая) среда обитания птиц. Большинство видов, входящих в состав авифауны полуострова, можно встретить, если не на самих водоемах, то в речных долинах и прирусловых наземных природных комплексах.

ОБЛИК НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ РЕЧНЫХ БАССЕЙНОВ КАМЧАТКИ

Прежде, чем выделить виды птиц, занимающих ключевое положение в экологических связях с лососевыми рыбами, познакомимся с общим обликом орнитологического населения Камчатки. Действительно, далеко не у всех видов птиц очевидны их экологические связи с лососевыми рыбами. Для того, чтобы понять, какие из птиц заняли ключевые позиции в экосистемах лососевых водоемов и какова их доля в орнитологическом населении, следует представлять себе видовое разнообразие авифауны региона в целом и общий характер ее ландшафтного размещения.

Видовое разнообразие птиц Камчатки. В последнем авифаунистическом списке Камчатки, имея в виду регион в границах Камчатского края, то есть бывшие Камчатскую область и Корякский автономный округ (Артюхин и др., 2000), значится 291 вид птиц, или 322 вида с подвидами. Региональные фаунистические списки непрерывно уточняются. Принимая во внимание новые находки последних лет, в фауне птиц Камчатки на сегодняшний день порядка 300 видов, принадлежащих 18 отрядам и 43 семействам. 187 видов птиц размножаются в границах Камчатки, остальные встречаются в качестве залетных и мигрирующих. Примерно в равной мере представлены сухопутные (наземные) птицы (51 % гнездящихся видов) и водные и околоводные (49 %). Высокая доля водных и околоводных видов среди гнездящихся птиц (обычно в крупных регионах континентальной суши доля птиц этой группы значительно ниже) объясняется географическим положением Камчатки в виде «почти острова» посреди морей и обилием внутренних водоемов.

Географические связи авифауны и история их становления. Исторические корни авифауны лесов Камчатки – в ее географических связях с авифауной таежных лесов Восточной Сибири. Население птиц открытых ландшафтов – тундр, болот и лугов – формируется, прежде всего, за счет видов арктического происхождения. При этом орнитологи всегда обращают внимание на некоторую обедненность камчатской авифауны, что никак не соответствует огромным масштабам региона, разнообразию его природных условий, географическому положению полуострова Камчатка преимущественно в средних (умеренных) широтах. Тем не менее, по числу гнездящихся видов в целом Камчатка «проигрывает» даже меньшим по площади сопредельным регионам Дальнего Востока. Наиболее отчетливо обедненность фауны (ее как бы «островной» характер) проявляется среди обитателей лесов. Причину тому находят в современной полуостровной изоляции лесов Камчатки и в истории развития ее ландшафтов на протяжении последних нескольких десятков тысяч лет. При этом имеют в виду, что последнее (позднеплейстоценовое) похолодание практически уничтожило доледниковые таежные леса, а с этим и значительную часть таежной авифауны (Лобков, 2003а). К птицам тундр, болот и лугов понятие обедненности относится в меньшей степени, поскольку для их распространения нет современных ландшафтных преград, а суровые природные условия на Северо-Востоке Азии способствуют проникновению на Камчатку многих видов арктического происхождения.

Специальные исследования показали, что современная авифауна Камчатки – образование исторически сравнительно молодое (последледниковое). Она и сейчас находится на стадии активного формирования, имея в виду, что за последние 40 лет на Камчатке впервые предприняли попытки гнездиться (одни – успешно, другие – нет), по меньшей мере, 8 новых видов птиц и несколько видов существенно расширили ареал.

Важнейшие экологические особенности камчатских популяций птиц. Существенное влияние на образ жизни птиц оказывают: географическое положение Камчатки в области активной циклонической деятельности, обуславливающей крайне неустойчивые погодные условия и обилие осадков, а также наличие вблизи берегов Камчатки холодного океанического течения и «студеного» Охотского моря, оказывающих сильное охлаждающее влияние на атмосферу полуострова. В результате основные этапы сезонного ритма жизнедеятельности птиц, будь это периоды миграций или сезон размножения, необычайно растянуты и значительно перекрываются один с другим. Кроме того, сроки наступления периодических явлений в жизни птиц на Камчатке – одни из самых поздних не только для местностей, расположенных на такой же географической широте, но нередко и для всей Палеарктики.

Период времени, в течение которого на Камчатку прилетают мигрирующие виды, длится с конца первой декады апреля (весенний пролет зимующих на Камчатке видов начинается в последней декаде марта) до середины июня.

Самые ранние приступают к размножению в конце марта – начале апреля, но в целом пик начала яйцекладки у птиц приходится на середину июня. Почти половина всех кладок начинается на полуострове в течение первых 20 дней июня.

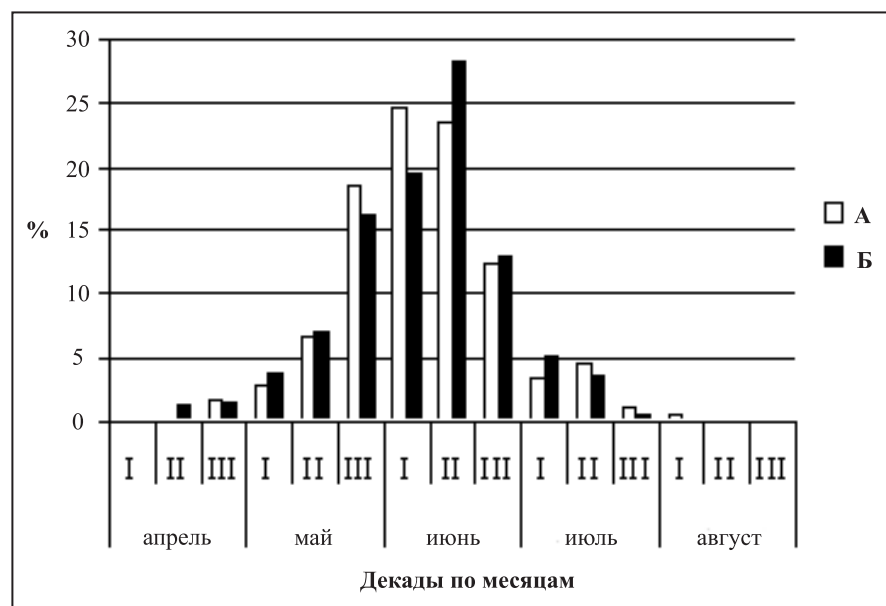


Рис. 1. Динамика яйцекладки у птиц в Долине гейзеров (А) и на полуострове Камчатка в целом (Б). По вертикальной оси – доля кладок (в %), появившихся в соответствующую декаду (по: Лобков, 2002б)

Исключениями являются только окрестности крупных геотермальных проявлений (термальных полей и источников вулканогенного происхождения), например, Долина гейзеров (рис. 1). Близкий к этому ритм динамики размножения птиц отмечен только в приполярных районах (рис. 2), но никак не в умеренных широтах.

В целом, период яйцекладки с учетом отдельных случаев позднего гнездования длится на Камчатке до первой декады августа, а самые поздние нелетные выводки у некоторых видов птиц зарегистрированы в сентябре и даже в октябре. Соотношение динамики начала кладки яиц и сроков наступления важнейших метеорологических и фенологических характеристик весны и лета на п-ве Камчатка (даты схода снега

и перехода температуры воздуха через 0; +5; +10 °С) также более соответствуют высоким (полярным) нежели умеренным широтам.

Сроки осенних миграций птиц на Камчатке можно уподобить своеобразному природному феномену. Пролет птиц в южном направлении начинается чуть ли не сразу по окончании весенней миграции – уже в первой половине июля и длится, имея в виду, что одни виды сменяют другие, по ноябрь или даже до начала декабря включительно.

Биотопические комплексы птиц. Население птиц в любом из речных бассейнов представлено сообществами видов в соответствии с занимаемыми ими местами обитания (биотопами). Каждому биотопу свойственны свое видовое разнообразие птиц, их численность и особенности размещения. Будь это, к примеру, скалистое морское побережье, мелколиственные леса, хвойные леса, субальпийские стланиковые кустарники, болота, приморские луга, горные тундры или другие участки местности, отличающиеся особенностями местоположения, рельефа, растительности. В бассейне практически каждой из крупных рек можно выделить, если не все, то большинство из основных мест обитания птиц, и, соответственно, в той или иной мере представлены, если не все, то большинство важнейших биотопических орнитологических комплексов. Охарактеризовать каждый из них с учетом особенностей распространения видов в пределах Камчатки в рамках этой книги не представляется возможным. Наша задача – получить общее представление об облике орнитологических комплексов, доминирующих в границах речных бассейнов, представители которых входят в состав видов птиц, занимающих ключевое положение в экосистемах лососевых водоемов.

Говоря о биотопических связях птиц в границах бассейнов лососевых водоемов, следует выделять:

- птиц, обитающих непосредственно на воде, на речных (озерных) островах, косах и на берегах водоемов;
- птиц, обитающих в прибрежных (приуловых, приозерных) биотопах суши;
- птиц, населяющих фоновые (горные, лесные, открытые) места обитания в границах водного бассейна.

Птицы, обитающие на воде, на островах, косах и по берегам пресных водоемов

Гнездовое население. Десятки видов птиц в условиях Камчатки способны гнездиться (хотя бы эпизодически) по берегам водоемов. Порядка 20 видов можно назвать характерными для таких мест. Они нередко предпочитают берега водоемов иным местам обитания и составляют специфический «орнитологический комплекс пресных водоемов и их берегов». Так, на речных старицах и озерах среди водной растительности устраивают полуплавающие гнезда серощекая *Podiceps grisegena*, а в низовье р. Камчатка – и красношейная *P. auritus* (цветная вкладка, рис. 3) поганки, местами – лебедь-кликун *Cygnus cygnus*. В условиях Камчатки только эти птицы да иногда еще озерная чайка *Larus ridibundus* способны строить гнезда прямо на воде, опуская их основание на слой водной растительности. На песчано-галечниковых островах, косах и береговых террасах повсеместно гнездятся кулики – перевозчик *Actitis hypoleucos* (цветная вкладка, рис. 4), большой улит *Tringa nebularia*, а в самой северной части полуострова Камчатка и в континентальных районах Корякии – галстучник *Charadrius hiaticula* (цветная вкладка, рис. 5), мородунка *Terekia cinerea* (цветная вкладка, рис. 6), чайковые птицы (повсеместно наиболее обычна речная крачка *Sterna hirundo*, а также сизая *Larus canus* и озерная чайки). На островах, заросших травами и кустарниками, устраивают гнезда утки – кряква *Anas platyrhynchos*, шилохвость *A. acuta* (цветная вкладка, рис. 7), морская чернеть *Aythya marila* и многие другие виды. Среди намытого волнами плавника (стволов де-

ревьев, веток, коряг), на речных обрывах размножаются длинноносый *Mergus serrator* и большой *M. merganser* крохали, трясогузки: камчатская – *Motacilla lugens*, горная *M. cinerea* (цветная вкладка, рис. 8), в северной части региона – якутская белая *M. alba ocularis*. На береговых склонах в верховьях горных рек и ручьев обитает каменушка (*Histrionicus histrionicus*). В вертикальных песчаных обнажениях вырывают гнездовые норы и образуют колонии береговые ласточки *Riparia riparia* (цветная вкладка, рис. 9), на скалистых и пемзовых береговых обрывах гнездятся ворон *Corvus corax*, мохноногий канюк *Buteo lagopus*, местами кречет *Falco rusticolus* и сапсан *F. peregrinus* (цветная вкладка, рис. 11 и 12), на самых высоких скалах – белопоясный стриж *Apus pacificus* (цветная вкладка, рис. 10).

Облик гнездового населения птиц на конкретном водоеме и на отдельных его участках зависит, прежде всего, от характера берегов. Имеет значение все: каков характер окружающих водоем ландшафтов (горная или открытая местность), есть ли водная растительность вдоль прибрежной мелководной полосы, на сколько часто встречаются острова, косы и какого они облика, низкие ли берега, высокие, песчаные, пемзовые или скалистые, с пляжами или без них, заросшие какой растительностью – луговой, кустарниковой или высокоствольной и т. д. Как правило, на протяжении одной реки можно наблюдать разные варианты облика ее берегов.

Всего 6–8 видов птиц из числа перечисленных выше регулярно размножаются практически на всех более или менее крупных реках и озерах Камчатки. Большинство видов, хотя и являются, в целом, характерными обитателями водоемов Камчатки, могут быть найдены гнездящимися на одних реках или озерах, но отсутствовать (или бывать только в качестве кормящихся и отдыхающих) – на других. Но и те виды птиц, что гнездятся повсеместно, обнаруживают предпочтения к разным местам гнездования, что обуславливает неравномерность их размещения вдоль русла реки и вдоль берегов озера, причем разница в численности на соседних участках, отличающихся обликом, может быть многократной (табл. 1).

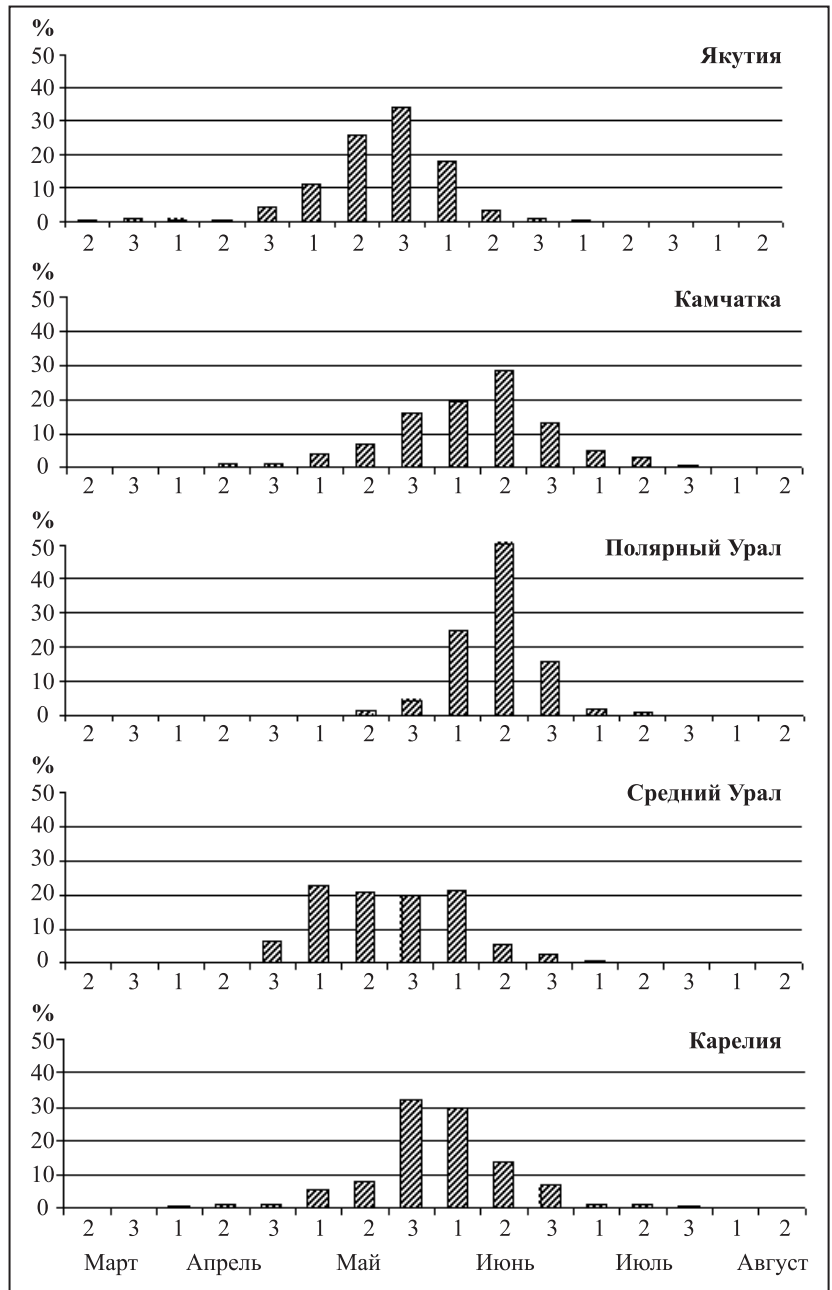


Рис. 2. Динамика яйцекладки у птиц в разных регионах Северной Евразии. По вертикали – доля кладок (в %), появившихся в соответствующую декаду. По Камчатке использованы материалы автора. По другим регионам диаграммы составлены по литературным источникам: Карелия – по Зимину (1988), Урал – по Данилову (1966), Якутия – по Ларионову (1982)

Таблица 1. Средние показатели численности птиц, гнездящихся на разных участках низовий реки Коль, различающихся характером берегов. По результатам учета в июле-августе 2004 г.

Названия видов птиц	Кол-во (в среднем) пар на 1 км русла реки		
	минимальное	максимальное	среднее
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	0	0,43	0,18
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	0,29	1,07	0,7
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	0	5,3	0,7
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	0,19	1,69	0,71
Камчатская трясогузка <i>Motacilla lugens</i>	0,39	1,24	0,95
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	0	0,65	0,25
Всего:	0,87	10,38	3,49

Ряду видов птиц характерны, кроме того, групповой или колониальный характер размещения, что еще более усиливает впечатление о неравномерности их размещения. Соответственно, в целом их численность на разных реках может различаться в десятки или даже сотни раз. Характерными примерами могут быть речная крачка и береговая ласточка. В конце июня 2006 г., пройдя по р. Жупановой от Верхнего Стана до устья (примерно 200 км), мы насчитали всего 18 пар крачек, гнездившихся отдельными парами непосредственно на речных косах и островах (количество крачек, размножавшихся на прилегающих к реке болотах и прилетающих на реку за кормом, было во много раз больше). В июле 1983 г. на р. Тигиль на протяжении 80 км вверх от устья мы насчитали 15 поселений птиц этого вида по 3–60 пар в каждом общей численностью около 300 пар. На той же Жупановой в 2006 г. оказалось всего одно крошечное поселение береговой ласточки, состоявшее из двух пар (чуть выше Таловой), тогда как только в низовье Тигиля в 1983 г. было 23 колонии ласточек от 3 до 500 пар каждая общей численностью порядка 2,5–3 тыс. пар.

Сколько же птиц может гнездиться одновременно на одной реке? Определить это не так просто, как кажется, поскольку решающая часть птиц, которые держатся летом на реках, не размножаются здесь, а лишь прилетают за кормом или на линьку. Кроме того, выделить среди них тех, кто действительно устроил гнезда на воде, на островах, косах и по берегам, а не на удалении от них в лесах, на лугах и болотах, подчас очень трудно или даже невозможно. Тем не менее, мы попытались сделать некоторые расчеты для рек, где удавалось организовать подходящие учеты. Оказалось, численность может быть очень разной: от десятков пар на небольших, коротких руслах с однообразными берегами (например, русло р. Тихой в Кроноцком заповеднике) до многих тысяч пар на крупных реках с богатой разветвленной гидросетью и большим бассейном (Камчатка, Тигиль и другие). Чаще всего общую численность птиц, размножающихся по руслу, на островах и по берегам одной средней по размерам реки, можно было оценить в пределах 1–5 тыс. пар. Значительно больше птиц гнездится в прирусловых биотопах.

Птицы, размножающиеся на водоемах, как правило, здесь же добывают пищу для себя, своих брачных партнеров и птенцов, и это очень существенно для понимания их места и роли в экосистеме лососевых водоемов.

Неразмножающиеся на реке птицы. Помимо птиц, гнездящихся непосредственно на воде, островах, косах и берегах, на реках и озерах все лето держатся различные водные, околородные и сухопутные птицы, прилетающие сюда за кормом, находящие на реке благоприятные защитные условия для линьки и выращивания птенцов. Среди них те, что гнездятся на ближайших к реке лугах, болотах и в лесах, или неразмножающиеся (по разным причинам) особи, в том числе неполовозрелые из выводков прошлых лет. Наконец, на реках в летние месяцы в большем или меньшем числе собираются водные и околородные птицы, покинувшие гнездовья (в том числе кулики, гнездящиеся далеко в Субарктике), потерявшие выводки, рано мигрирующие к местам зимовки. Видовой состав всех этих птиц значительно шире, и численность их на реке обычно намного выше, чем у размножающихся здесь особей.

Прежде всего, это – птицы, устраивающие гнезда поодаль от реки, но регулярно летающие на реку за кормом для себя, брачных партнеров и птенцов. Река для них – важнейший кормовой биотоп, куда птицы совершают ежедневные многократные перелеты. Для большинства видов такие перелеты относительно невелики, от десятков, сотен метров до 1–2 км. Рекордсменами в камчатских условиях, вероятно, могут считаться краснозобая гагара *Gavia stellata*, летающая за кормом на реки и на море на расстояние до 15–20 км от гнездовий, а также тихоокеанская чайка *Larus schistisagus*, которую находили на реках на расстоянии до 30 км от ближайшей колонии, речная крачка *Sterna hirundo*, преодолевающая в одну сторону до 50 км, и камчатская крачка *S. camtschatica*, способная улетать на расстояние до 80 км от поселений. Гагары, то и дело пролетающие с криком над тундрами (летающие на реку или обратно), – типичная картина для низовий камчатских рек, в долинах которых развиты болотно-озерные комплексы (Большая Чажма, Жупанова, Опала, Утхолок и многие другие реки).

Разные виды уток и гуси-гуменники *Anser fabalis*, гнездящиеся на болотах, с появлением птенцов предпочитают уводить выводки именно на ближайšie крупные реки, лиманы, приречные озера, где утята и гусята растут до подъема на крыло. В южной части Кроноцкого заповедника, например, 82 % выводков гусеобразных птиц собираются на Семьячском лимане и по руслам впадающих в него рек и ручьев и только 18 % – на болотах (табл. 2). В июле 2007 г., пройдя десятки километров по болотам в междуречье Утхолока и Квачиной, мы обнаружили лишь один выводок гусей-гуменников на одном из тундровых озер. В то же время по берегам рр. Утхолок, Квачина и Снатолваям мы учли 17 выводков птиц этого вида, объединенных в так называемые «детские сады», которые держались на заросших осокой прибрежных низких террасах.

Таблица 2. Численность выводков гусеобразных птиц на водно-болотных угодьях в южной части Кроноцкого заповедника (по результатам учетов в 1972–1974 гг.)

Виды	Количество выводков (в среднем) на 10 км			
	Реки	Ручьи	Озера и лиманы	Болота
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0,6	–	3,1	2,0
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i>	–	0,7	16,2	5,3
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	0,1	0,4	13,7	–
Свиззь <i>Anas penelope</i>	0,3	–	13,1	5,3
Гоголь <i>Bucephala clangula</i>	2,4	–	0,6	–
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	2,9	0,4	0,6	–
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	0,3	–	7,5	1,3
Каменушка <i>Histrionicus histrionicus</i>	0,6	–	0,6	–
Всего:	7,2	1,5	55,4	13,9

Предпочтение, какое обнаруживают выводки гусеобразных по отношению к рекам, лиманам и озерам, объясняется более благоприятными кормовыми и защитными условиями на водоемах по сравнению с прилегающими заболоченными местообитаниями. По этой причине ряд видов водных, околородных и даже сухопутных птиц (например, желтая трясогузка) с подъемом молодых на крыло буквально концентрируются на некоторое время выводками и поодиночке (если молодые ведут самостоятельный образ жизни) по берегам рек, в том числе заросших луговой и древесно-кустарниковой растительностью.

Низовья рек имеют важное значения для линьки гусеобразных, собирающихся летом (в конце июня и в июле) десятками, сотнями, иногда, в общей сложности, – тысячами особей почти на всех крупных реках Камчатки, главным образом, на речных старицах, в боковых протоках, в культурной части лиманов, на пойменных озерах. Больше всего линных уток мы находили в бассейне р. Камчатки (преобладают так называемые речные утки: шилохвость *Anas acuta*, свиязь *A. penelope* – цветная вкладка, рис. 13, чирок-свистунок *A. crecca*, кряква *A. platyrhynchos*), а также на Утхолоке (здесь доминируют морская чернеть *Aythya marila*, а также синьга *Melanitta americana* – цветная вкладка, рис. 14, меньше речных уток, гоголей *Bucephala clangula* и крохалей *Mergus* sp., в небольшом числе на этой реке линяют гуменники).

Реки, особенно их устья с прилегающим морским побережьем, и приустьевая часть русла являются местом летнего пребывания непополовозрелых чаек разных видов, хорошо отличающихся характерными, так называемыми переходными нарядами. Дело в том, что разные виды чаек надевают окончательный наряд, в котором размножаются, лишь на второй, третий или даже четвертый год жизни. Особи в переходных нарядах участия в размножении не принимают, ведут кочующий образ жизни и проводят лето подчас весьма далеко от мест размножения. При наличии обильного и легкодоступного корма, каким отличаются лососевые рыбы с началом массового хода их на нерест, чайки скапливаются десятками, сотнями и тысячами особей в устьях рек, на морском побережье в междуречьях и по руслам крупных рек, главным образом, в их низовьях. Наиболее распространенными и многочисленными повсеместно являются тихоокеанская чайка *Larus schistisagus*, озерная, сизая чайки, местами моевка *Rissa tridactyla*. Среди крупных морских чаек в небольшом числе часто присутствуют также восточная клуша *Larus heuglini*, серокрылая чайка *L. glaucescens*, бургомистр *L. hyperboreus*. Наиболее далеко вверх по руслу (до горной части долины) забираются тихоокеанские чайки. Они часто держатся поодиночке и небольшими группами. Моевкам характерны плотные стаи и скопления только в самом устье реки. В августе и сентябре на приустьевых участках практически всех более или менее крупных рек Камчатки собираются по 2–3 и до 12–20 тыс. чаек разных видов, а порой и более того.

Реки – важное место сосредоточения рано мигрирующих птиц. Ряду видов куликов, размножающихся севернее Камчатки, в том числе в тундрах Субарктики, характерны удивительные особенности их образа жизни. Эти особенности заключаются в том, например, что с откладкой яиц одна из птиц в паре покидает место размножения и откочевывает далеко на юг, оставляя на своего брачного партнера заботы по выращиванию птенцов. Такие, рано откочевавшие с мест размножения особи вместе с теми, кто по каким-то причинам потерял кладки и выводки и не сумел повторить их, появляются на морском побережье и на камчатских реках необычайно рано: уже около середины июля, а порой раньше – еще в первой декаде этого месяца. Самым характерным и многочисленным видом можно назвать сибирского пепельного улита *Heteroscelus brevipes*, который с началом миграции становится обычным на всех без исключения камчатских реках.

Общий характер размещения птиц на реке. Биотопические предпочтения, какие можно наблюдать у разных видов птиц на реке, весьма разнообразны. Одни держатся преимущественно в среднем и верхнем течении в горной обстановке, другие только в низовье или исключительно в приустьевой части русла. Но при всем разнообразии в размещении разных видов, в условиях горных камчатских рек общая численность птиц в целом всегда больше в нижнем течении и, в особенности, в эстуарной части рек, где условия обитания более разнообразны и благоприятны.

Действительно, спокойное течение в условиях более или менее равнинного ландшафта в низовье способствует разнообразию растительности, здесь больше островов, проток, стариц, а благодаря влиянию приливно-отливных течений, в эстуарной части рек периодически освобождаются грязевые отмели, привлекательные для водных и околородных видов птиц. Кроме того, низовья рек расположены ближе к морскому побережью, вдоль которого пролегают маршруты кочевков и миграций многих видов птиц, и они залетают на реки и озера для отдыха и кормежки.

В зависимости от размера реки, мощности приливно-отливных течений, характера берегов и окружающих ландшафтов в наибольшем числе птицы могут быть сосредоточены лишь на первых километрах или на протяжении десятков километров вверх от устья. Кроме того, на каждой реке – свои особенности в облике населения птиц. Решающую долю летней численности птиц в низовьях рек могут составлять: прилетающие за кормом гагары, если рядом есть богатые озерами болота, линные скопления уток, чайковые птицы из ближайших колоний или неразмножающиеся морские чайки разных видов, собирающиеся с началом массового нереста лососей, а также скопления рано мигрирующих куликов. В летнем населении птиц большинства рек в том или ином соотношении представлены и те, и другие, и третьи птицы. На р. Утхолок, например, летом 2007 г. общая численность птиц на первых 15 км вверх от устья оказалась примерно в 5 раз больше, чем на каждом из последующих 15-километровых участков (табл. 3). Решающая доля численности (83,9 %) на этом участке русла пришлась на линные скопления самцов разных видов уток, а также чаек, собравшихся в приустьевой части реки с началом нерестового хода горбуши и кеты. На следующем 15-километровом отрезке русла реки (16–30-й км от устья) общая численность птиц сократилась многократно, и при этом доля линных гусеобразных и чаек все еще оставалась значительной (57,9 %). На последующих 15 километрах русла (31–45-й км от устья), в предгорной обстановке, решающую долю числен-

Таблица 3. Численность птиц (особи), учтенных на воде и по берегам реки Утхолок в последней декаде июля 2007 г.

Виды птиц	Учтено особей на разных участках реки вдоль по руслу		
	0–15-й км от устья	16–30-й км от устья	31–45-й км от устья
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	40	19	2
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	72	7	–
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	9	4	4
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i>	18	–	–
Свизья <i>Anas penelope</i>	8	–	–
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	4	–	–
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	500	60	2
Гоголь <i>Bucephala clangula</i>	30	6	2
Американская синьга <i>Melanitta americana</i>	62	12	4
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	10	6	32
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	4	2	–
Белоплечий орлан <i>Haliaeetus pelagicus</i>	–	–	2
Мохноногий канюк <i>Buteo lagopus</i>	2	–	–
Сапсан <i>Falco peregrinus</i>	1	–	–
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	1	–	–
Монгольский зуек <i>Charadrius mongolus</i>	13	–	–
Камнешарка <i>Arenaria interpres</i>	3	–	–
Кулик-сорока <i>Haematopus ostralegus</i>	11	–	–
Фифи <i>Tringa glareola</i>	–	1	4
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	1	9	2
Сибирский пепельный улит <i>Heteroscelus brevipes</i>	–	13	19
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	–	6	56
Мородунка <i>Terekia cinerea</i>	–	2	2
Песочник-красношейка <i>Calidris ruficollis</i>	20	17	8
Длиннопалый песочник <i>Calidris subminuta</i>	–	1	1
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	5	1	1
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i>	2	–	–
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	2	1	–
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	4	–	–
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus</i>	–	–	1
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	6	–	–
Востоносибирская клуша <i>Larus heuglini</i>	2	–	–
Тихоокеанская чайка <i>Larus schistisagus</i>	200	41	21
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	202	12	2
Моевка <i>Rissa tridactyla</i>	26	–	–
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	8	–	–
Камчатская крачка <i>Sterna camtschatica</i>	2	–	–
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i>	–	1	–
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	12	20	64
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	–	2	12
Якутская белая трясогузка <i>Motacilla alba ocularis</i>	6	1	23
Камчатская трясогузка <i>Motacilla lugens</i>	2	–	5
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	–	2	2
Ворон <i>Corvus corax</i>	1	1	4
В сумме все виды:	1 289	247	275

ности птиц составили гнездящиеся по берегам утки, кулики, некоторые кулики-мигранты, а также гнездящиеся по берегам рек сухопутные птицы (в сумме 85,4 %).

В горах по берегам рек в условиях узких долин, где течение бурное и порожистое, способны размножаться и кормиться относительно немногие виды птиц. На р. Жупановой, например, в конце июня 2006 г., то есть в период активного размножения, в нижнем течении было в три раза больше птиц, чем в верховьях (табл. 4). При этом более 70 % численности, сосредоточенной в низовье, составили виды, которые размножаются не на реке, а в прилегающих к ней биотопах суши. В верховьях реки на воде встречались только или преимущественно птицы, которые здесь же, по берегам рек, и гнездились.

Птицы, которые держатся на воде, на островах, косах и по берегам рек и озер, – размножаются ли они здесь, собираются на линьку или только кормятся – являются важным компонентом речных (озерных) экосистем, поскольку непосредственно участвуют в потреблении водных и прибрежных беспозвоночных, рыбы, и, тем самым, – в трансформации вещества и энергии. Среди них больше всего видов птиц, занимающих ключевое положение в экосистемах лососевых водоемов. Наиболее существенной роль птиц в экосистемах лососевых рек мы можем предполагать для низовий, и в особенности – для эстуарной части рек, где концентрируется наибольшее число птиц разных видов.

Птицы, обитающие в прибрежных (прирусловых) биотопах суши. Долины камчатских рек разнообразны по облику. Хорошо разработанные, широкие речные долины имеют серию террас и более или менее протяженную пойму, которую частично или полностью заливают весной талые воды. Модельный геоботанический профиль через пойму иллюстрирует разнообразие лесных растительных ассоциаций в этой части речных долин (рис. 3).

Таблица 4. Средние показатели численности птиц, учтенных по руслу реки Жупановой в ее нижнем (до 45-го км от устья) и верхнем (120–170-й км) течении. Результаты учета, произведенного в конце июня 2006 г.

Названия видов птиц	Кол-во особей на 1 км русла реки, в среднем	
	в нижнем течении	в верхнем течении
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	0,67	–
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0,29	0,44
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i>	0,18	–
Свиязь <i>Anas penelope</i>	0,04	–
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	0,04	–
Каменушка <i>Histrionicus histrionicus</i>	0,24	1,84
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i>	0,08	–
Американская синьга <i>Melanitta americana</i>	0,04	–
Горбоносый турпан <i>Melanitta deglandi</i>	0,02	–
Луток <i>Mergus albellus</i>	0,02	–
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	0,15	0,88
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	0,84	0,2
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	0,02	–
Мохноногий канюк <i>Buteo lagopus</i>	–	0,18
Белоплечий орлан <i>Haliaeetus pelagicus</i>	0,33	–
Фифи <i>Tringa glareola</i>	0,1	–
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	0,53	–
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	0,27	0,32
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	1,4	–
Тихоокеанская чайка <i>Larus schistisagus</i>	4,62	–
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	3,13	–
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	1,24	–
Камчатская крачка <i>Sterna camtschatica</i>	0,33	–
Береговая ласточка <i>Riparia riparia</i>	0,04	–
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	0,04	0,16
Камчатская трясогузка <i>Motacilla lugens</i>	0,53	0,68
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	0,53	–
Всего:	14,9	4,7

Прирусловыми биотопами для птиц в таких местах могут быть луга, болота с озерами, кустарниковые заросли, высокоствольные леса разного характера, в зависимости от облика ландшафтов, окружающих реку. Речная пойма – самая населенная птицами часть речной долины, да и в сравнении со всеми другими биотопами суши, известными на Камчатке, пойма отличается наибольшими видовым разнообразием и численностью птиц.

Прежде всего, это относится к пойменным лесам, обычно покрывающим низинную поверхность речной долины, острова, косы и, как правило, образующим более или менее широкую полосу древесно-кустарниковых насаждений вдоль водотоков, из-за чего их часто называют «ленточными» (или «галерейными») лесами. Такие своеобразные «ленты» вдоль речных русел особенно отчетливо вырисовываются зимой на фоне заснеженных ландшафтов.

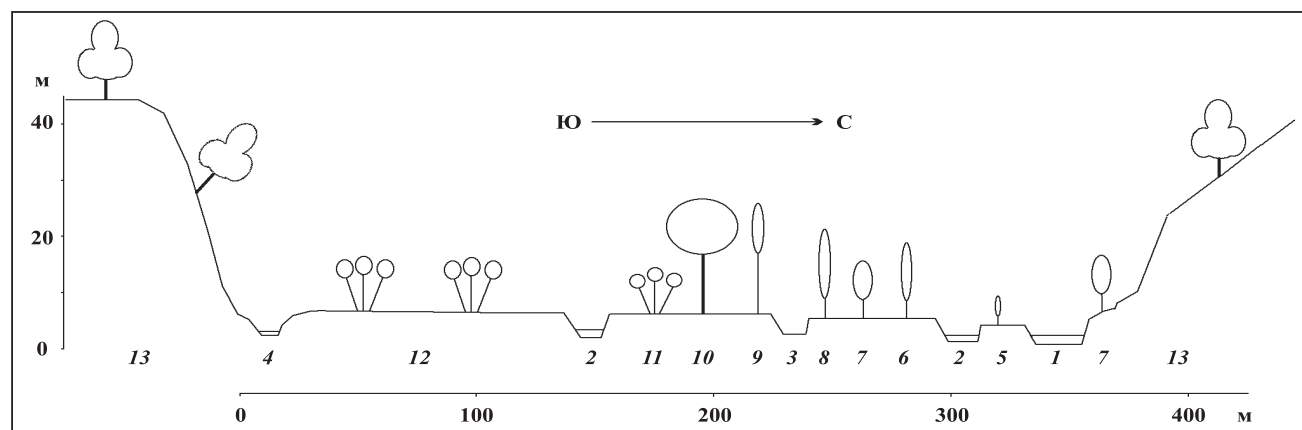


Рис. 3. Геоботанический профиль через пойму реки. Условные обозначения: 1 – главное русло; 2 – протоки; 3 – пересохшая протока; 4 – ручей; 5 – козениевый лес беднотравный (5 лет); 6 – козениевый лес крапивный (50 лет); 7 – ивняк вейниковый (45 лет); 8 – козениевый лес шеломайниковый (65 лет); 9 – козениевый лес шеломайниковый (105 лет); 10 – тополевик шеломайниковый (120 лет); 11 – ольшаник шеломайниковый; 12 – сочетание ольшаников с вейниковыми и шеломайниковыми лугами; 13 – камнеберезняк разнотравный (по: Нешиатаева, 2006)

Таблица 5. Плотность размещения птиц (пар/км²) на гнездовании в пойменных лесах на разных реках южной части полуострова Камчатка. По результатам маршрутных учетов по долинам следующих рек: Ича, Воровская, Коль, Озерная-Западная, Камчатка, Авача, Жупанова, Семячик

Названия видов птиц	Пар/км ²		Доля в населении, %	
	минимум	максимум	минимум	максимум
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i>	0	0,8	0	0,2
Луток <i>Mergus albellus</i>	0	0,1	0	< 0,1
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	0	4,5	0	1,2
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	0	1,7	0	0,5
Фифи <i>Tringa glareola</i>	0	0,1	0	< 0,1
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	0	1,4	0	0,4
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	0	4,5	0	1,2
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	0	19,0	0	3,5
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	0	0,2	0	< 0,1
Белоплечий орлан <i>Haliaeetus pelagicus</i>	0	1,6	0	0,6
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	0	18,2	0	1,5
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i>	9,5	19,5	1,75	2,0
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	0	12,5	0	6,1
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	0	54,5	0	5,2
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	0	14,6	0	3,0
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	0	95,2	0	17,5
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	0	9,8	0	2,0
Камчатская трясогузка <i>Motacilla lugens</i>	0	18,2	0	1,7
Сорока <i>Pica pica</i>	0	14,6	0	3,0
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	0	9,8	0	2,0
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	0	11,8	0	4,4
Охотский сверчок <i>Locustella ochotensis</i>	9,8	104,8	2,0	17,5
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i>	0	9,5	0	1,75
Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	10,2	163,7	5,9	19,0
Малая мухоловка <i>Ficedula parva</i>	3,9	36,4	1,5	6,1
Пестрогрудая мухоловка <i>Muscicapa griseisticta</i>	0	15,0	0	2,4
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i>	9,5	76,2	1,75	13,2
Соловей-свистун <i>Luscinia sibilans</i>	0	47,6	0	5,7
Оливковый дрозд <i>Turdus obscurus</i>	0	36,4	0	3,4
Длиннохвостая синица <i>Aegithalos caudatus</i>	0	11,8	0	4,4
Пухляк <i>Parus montanus</i>	9,5	72,7	1,75	15,2
Поползень <i>Sitta europaea</i>	7,8	72,7	1,3	6,9
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i>	0	25,0	0	4,0
Китайская зеленушка <i>Chloris sinica</i>	0	38,1	0	7,0
Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea</i>	0	38,1	0	4,2
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	6,2	90,1	3,0	11,8
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0	38,1	0	4,2
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0	6,2	0	3,0
Сизая овсянка <i>Emberiza variabilis</i>	0	54,5	0	5,2
Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	11,8	57,1	4,4	10,1
Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i>	38,1	190,0	6,7	40,0
Дубровник <i>Emberiza aureola</i>	0	19,0	0	2,0
Плотность всего населения:	205,7	1053,9	100	100

Пойменные леса характерны для рек Камчатки. Близ устьев рек древесно-кустарниковой растительности может не быть совсем, или она представлена отдельными кустами и небольшими кустарниковыми рощами. Выше по течению кустарники образуют все более мощные заросли, широкую часть поймы занимают густые ольхово-ивовые леса. А еще выше по реке начинаются высокоствольные леса, главным образом, из древовидных ив, ольхи пушистой *Alnus hirsuta*, тополя душистого *Populus suaveolens* и чозении *Chosenia arbutifolia*. Они представлены либо одновидовыми (ольховыми, тополевыми, чозениевыми) группировками, либо смешанными древостоями, в том числе с участием деревьев других пород. Пойменные леса отличаются высокой влажностью, обилием временных водотоков, луж, озер и полян, занятых лугами и болотами, а также плотным высокотравьем, достигающим высоты 2,5–3,3 м. Ширина пойменных лесов вдоль крупных рек может достигать одного километра или даже более вдоль каждого из речных берегов. Вверх по течению они поднимаются до низкогорий.

В поймах камчатских рек гнездится в общей сложности (независимо от границ географического распространения на Камчатке) около 100 видов птиц, больше половины всей гнездовой авифауны региона. Почти каждого из них можно хотя бы эпизодически наблюдать на реке, когда они отдыхают или кормятся на воде ли, в воздухе, на пляже, на береговых склонах или на деревьях. В южной части полуострова, по крайней мере, 8 видов птиц (желтая трясогузка *Motacilla flava*, охотский сверчок *Locustella ochotensis*, пеночка-таловка *Phylloscopus borealis*, соловей-красношейка *Luscinia calliope*, пухляк *Parus montanus*, обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*, тростнико-

Таблица 6. Население птиц прирусловых лесов на реках Утхолок и Квачина (июль 2007 г.). По результатам маршрутного учета протяженностью 5,8 км, полоса учета в разных участках древесно-кустарниковых насаждений от 50 до 100 м

Виды птиц	Учтено пар	Плотность, пар/км ²	Доля в населении, %
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i>	1	2,8	0,85
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	2	5,7	1,7
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	2	5,7	1,7
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	1	2,8	0,85
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	1	2,8	0,85
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	8	22,9	7,0
Сорока <i>Pica pica</i>	1	2,8	0,85
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	4	11,4	3,5
Охотский сверчок <i>Locustella ochotensis</i>	4	11,4	3,5
Таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	5	14,3	4,4
Буряя пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i>	26	74,2	22,5
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i>	5	14,3	4,4
Дрозд <i>Turdus</i> sp.	1	2,8	0,85
Пухляк <i>Parus montanus</i>	1	2,8	0,85
Поползень <i>Sitta europaea</i>	1	2,8	0,85
Китайская зеленушка <i>Chloris sinica</i>	4	11,4	3,5
Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea</i>	12	34,3	10,5
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	10	28,5	8,7
Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	1	2,8	0,85
Полярная овсянка <i>Emberiza pallasi</i>	5	14,3	4,4
Овсянка-дубровник <i>Emberiza aureola</i>	20	57,1	17,4
Всего:	115	327,9	100,0

вая овсянка *Emberiza schoeniclus* и овсянка-ремез *Emberiza rustica*) по обилию способны достигать в пойменных лесах уровня так называемых видов-доминантов, доля численности которых в населении составляет 10 % и более (табл. 5). В северной части полуострова (табл. 6) в числе доминантов чаще всего оказываются буряя пеночка *Phylloscopus fuscatus*, чечетка *Acanthis flammea*, обыкновенная чечевица (цветная вкладка, рис. 16–26), дубровник *Emberiza aureola*. Орнитологическое население пойменных лесов отличается, прежде всего, высокой долей луговых, местами водных и околоводных видов. Из уток – это, главным образом, виды-дуплогнездники, но не только: нередки и типичные обитатели болот. Из куликов – виды, гнездящиеся на лесных опушках, полянах, закустаренных болотах. Из воробьиных – типичные представители лугов (например, желтая трясогузка, охотский сверчок). Чем больше в пойме полей с лугами и болотцами, тем выше доля обитателей «открытых» биотопов. Кроме того, решающим для облика населения птиц и доминирования тех или иных видов в конкретном месте является породный состав леса и характер травянистого покрова. По этой причине показатели плотности размещения гнездящихся птиц в разных участках пойменного леса и на разных реках не одинаковы и нередко разнятся в десятки раз. Существенной может быть разница в численности птиц в одном и том же месте поймы, но в разные годы, что было показано нами для реки Коль (Лобков, 2006а).

Оценка численности птиц, произведенная орнитологами во всех важнейших местах обитания птиц на суше Камчатки, свидетельствует о том, что наивысшие показатели мы наблюдаем именно в пойменных лесах (табл. 7). Причем по долинам рек Западной Камчатки (бассейн Охотского моря) плотность размещения птиц чаще всего выше, чем в восточных районах полуострова (бассейн Тихого океана и Берингова моря).

Учитывая высокую концентрацию на гнездовании в поймах рек самых разных видов птиц, вполне естественно предполагать их существенное участие в экологических связях в речных лососевых экосистемах.

Птицы, населяющие фоновые места обитания в границах речных бассейнов. В границах речных бассейнов с учетом высокой плотности речной сети, сосредоточено почти все разнообразие местообитаний птиц, известное на п-ве Камчатка, и, соответственно, до 90 % найденных в регионе видов птиц, включая залетных. Исключение составляют, пожалуй, лишь морские обитатели, населяющие скалистые острова. По сути, речь идет о характерных для всей Камчатки важнейших ландшафтных орнитологических комплексах, на фоне которых складывается население птиц приречных биотопов.

Основными ландшафтами, на фоне которых развивается камчатская полуостровная авифауна, являются лесные с каменноберезняками и стланиковыми кустарниками. При этом их птичье население отличается однообразием на всем огромном протяжении п-ва Камчатка (Лобков, 1986; 2003а): на его крайнем юге и у северных границ полуострова видовой состав обитающих в мелколиственных лесах птиц практически один и тот же, и даже виды, доминирующие по численности, обычно одни и те же (рис. 4). А вот распределение гнездовых участков – неравномерное, показатели плотности размещения в разных местах – разные. Большинство видов птиц, хотя и обычны в целом для лесов Камчатки, но в каких-то участках леса их можно не встретить вообще (соответственно плотность их распределения здесь – нулевая). Это – понятно. Поскольку у каждого вида – свои биотопические предпочтения: одни нуждаются в кустарниковом подлеске, другие – в наличии дуплистых деревьев и т. д., и если в том

Таблица 7. Показатели суммарной плотности размещения птиц (в парах на 1 км²) во всех важнейших местах их обитания на Камчатке (по: Лобков, 1986; 2006а)

Тип местообитания	Плотность, пар/км ²		
	минимальная	максимальная	средняя
Каменноберезовые леса	73,5	776,9	425,2
Белоберезовые леса	158,0	276,0	217,0
Пойменные леса	205,7	1053,9	629,8
Хвойные и смешанные леса	46,7	207,0	126,8
Стланиковые кустарники	52,5	253,9	153,2
Травянистые луга	33,8	800,1	416,9
Кочкарниковые тундры	72,3	198,6	135,4
Болота с озерами	147,2	816,9	482,0
Горные тундры	52,5	144,3	98,4

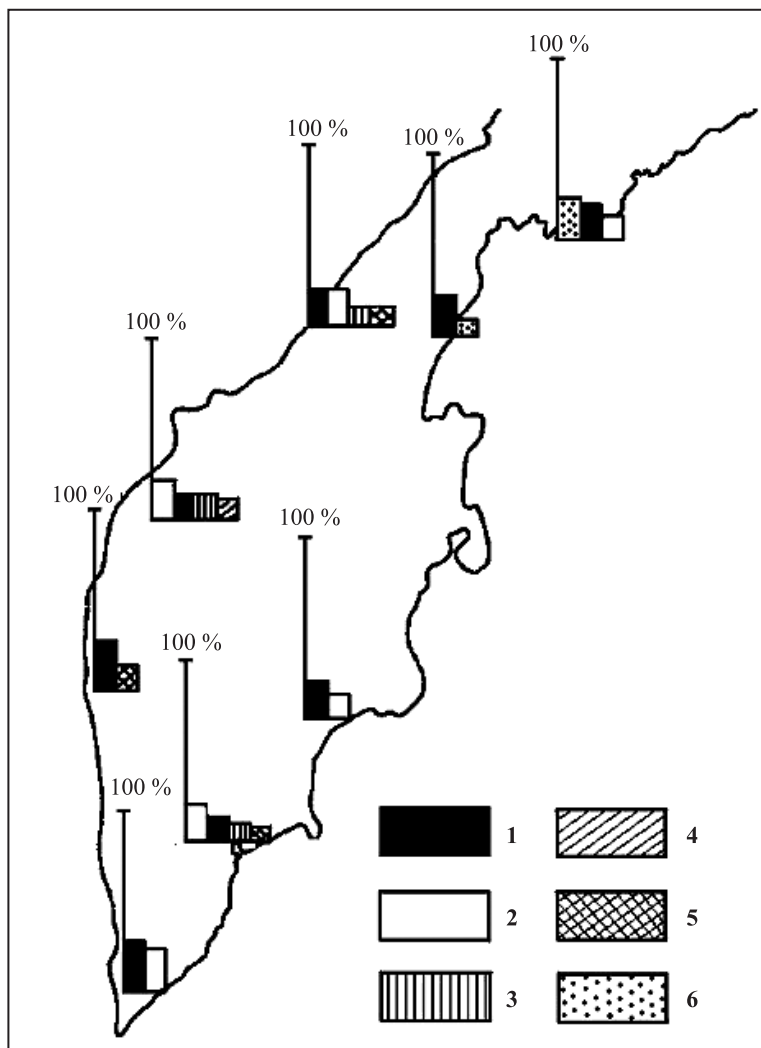


Рис. 4. Фоновые группы видов птиц каменноберезовых лесов Камчатки. Условные обозначения: 1 – овсянка-ремез; 2 – пеночка-таловка; 3 – пятнистый конек; 4 – соловей-красношейка; 5 – обыкновенная чечевица; 6 – обыкновенная и тундрьяная чететки

влажными лугами, болотами и тундро-болотами, имеют наибольшее значение в ландшафтном облике западной части полуострова, бассейна р. Камчатки и северных районов региона. Вдоль восточного побережья полуострова болота приурочены, главным образом, к низовьям крупных рек.

Соответственно, в общем, очаговым выглядит размещение водных и околотовных птиц. Многие виды имеют на п-ве Камчатка границы распространения. Неравномерности их размещения способствует, кроме того, групповой или колониальный характер размещения ряда видов. Основу населения повсеместно составляют утки, кулики и чайковые, местами, кроме того, гагары (табл. 10). Как правило, в наибольшем числе водные и околотовные птицы сосредоточены в той части болот, где много тундровых озер.

На болотах, прилегающих к низовьям больших рек, формируются крупнейшие в регионе поселения водных и околотовных птиц: в дельте Авачи уже много лет существует колония озерной чайки численностью более 20 тыс. пар, в междуречье Хайрюзовой и Белоголовой – самая большая на Камчатке колония сизой чайки численностью не менее 6 тыс. пар, в низовье Жупановой размножается крупнейшая на Камчатке группировка дальне-

или ином участке леса нет или недостаточно нужных мест для устройства гнезд, то таких птиц в данном месте не окажется, или их численность будет невелика. Лишь несколько видов птиц обнаруживают свое присутствие в том или ином количестве практически повсеместно. Это – самые характерные птицы лесов Камчатки: пятнистый конек, пеночка-таловка, пухляк, обыкновенная чечевица и овсянка-ремез (табл. 8). Максимальные показатели плотности размещения, как правило, соответствуют оптимальным условиям обитания того или иного вида.

В бассейне р. Камчатки значительную долю по площади занимают хвойные и смешанные (мелколиственно-хвойные) леса, выходящие к берегам рек, соответственно в этой части полуострова в бассейнах рек лучше выражен таежный орнитологический комплекс (табл. 9).

Лишь немногие из настоящих лесных птиц обнаруживают существенные по значимости (тем более, ключевые) экологические связи в экосистемах водоемов. Решающее большинство видов имеют к водоемам, в лучшем случае, косвенное отношение. Но при этом все виды птиц без исключения играют большую или меньшую роль в поддержании устойчивого и стабильного состояния лесных ценозов, окружающих водоемы. Приведенные таблицы дают представление о фоновом видовом разнообразии и численности птиц в камчатских лесах, о том, какие виды птиц с наибольшей вероятностью могут быть значимыми компонентами экосистем лососевых водоемов в границах их бассейнов.

Открытые ландшафты, представленные

Таблица 8. Фоновое (наиболее многочисленное) население птиц мелколиственных лесов Камчатки (каменноберезняков, лесов из белой березы и стланиковых кустарников). Сводная таблица составлена по итогам учетов птиц в разных районах полуострова Камчатка, независимо от границ распространения видов (по: Лобков, 1986; 2006а; новые данные)

Виды птиц	Плотность, пар/км ²		Доля в населении, %	
	Минимум	Максимум	Минимум	Максимум
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0	0,3	0	0,1
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	0	1,1	0	0,2
Тетереватник <i>Accipiter gentilis</i>	0	1,1	0	2,8
Мохноногий канюк <i>Buteo lagopus</i>	0	1,8	0	0,9
Белоплечий орлан <i>Haliaeetus pelagicus</i>	0	2,0	0	4,6
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	0	2,1	0	0,8
Каменный глухарь <i>Tetrao parvirostris</i>	0	5,0	0	2,0
Фифи <i>Tringa glareola</i>	0	2,0	0	1,3
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	0	7,0	0	3,4
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	0	4,5	0	1,7
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i>	0	17,1	0	7,5
Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i>	0	2,0	0	1,3
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	0	12,5	0	5,0
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	0	16,0	0	14,3
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>	0	6,7	0	2,5
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	3,0	81,8	1,7	21,3
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	0	21,0	0	13,3
Камчатская трясогузка <i>Motacilla lugens</i>	0	10,0	0	3,6
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	0	10,0	0	3,6
Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i>	0	6,4	0	3,0
Сорока <i>Pica pica</i>	0	8,0	0	2,9
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	0	8,0	0	2,9
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	0	20,0	0	7,0
Ворон <i>Corvus corax</i>	0	2,9	0	1,2
Охотский сверчок <i>Locustella ochotensis</i>	0	83,6	0	37,1
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i>	0	24,0	0	6,7
Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	5,3	86,7	3,3	33,3
Буряя пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i>	0	11,3	0	5,2
Малая мухоловка <i>Ficedula parva</i>	0	25,7	0	11,3
Сибирская мухоловка <i>Muscicapa sibirica</i>	0	13,6	0	3,6
Пестрогрудая мухоловка <i>Muscicapa griseisticta</i>	0	30,0	0	10,3
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i>	0	83,5	0	32,8
Соловей-свистун <i>Luscinia sibilans</i>	0	37,5	0	6,8
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	0	4,2	0	1,6
Оливковый дрозд <i>Turdus obscurus</i>	0	20,0	0	7,5
Бурый дрозд <i>Turdus eunomus</i>	0	14,0	0	7,1
Пухляк <i>Parus montanus</i>	2,2	63,6	0,7	15,9
Московка <i>Parus ater</i>	0	10,0	0	4,1
Поползень <i>Sitta europaea</i>	0	46,7	0	10,7
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i>	0	36,4	0	12,5
Китайская зеленушка <i>Chloris sinica</i>	0	50,0	0	9,8
Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea</i>	0	59,1	0	25,3
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	2,9	64,0	1,2	32,0
Щур <i>Pinicola enucleator</i>	0	3,8	0	3,4
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0	63,6	0	9,0
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0	5,2	0	1,3
Сизая овсянка <i>Emberiza variabilis</i>	0	27,7	0	9,3
Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	0	12,5	0	2,3
Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i>	10,5	181,8	7,0	34,8
Дубровник <i>Emberiza aureola</i>	0	40,0	0	16,3
Плотность всего населения птиц:	52,5	776,9	100	100

Таблица 9. Наиболее обычное (фоновое) население птиц хвойных и смешанных лесов в бассейне р. Камчатки (по: Лобков, 1986, его новым данным, а также по материалам Герасимова и Малиновского, 2001; 2003; Герасимова и др., 2004)

Виды птиц	Плотность, пар/км ²		Доля в населении, %	
	минимум	максимум	минимум	максимум
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0	1,0	Нет данных	
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i>	0	2,0	Нет данных	
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i>	0	3,9	Нет данных	
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	0	1,0	Нет данных	
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>	0	0,8	Нет данных	
Мохноногий канюк <i>Buteo lagopus</i>	0	0,5	Нет данных	
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	0	0,1	Нет данных	
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	0	3,0	0	3,1
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	0	1,8	Нет данных	
Каменный глухарь <i>Tetrao parvirostris</i>	0	6,1	0	3,8
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i>	0	8,0	0	7,1
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i>	0	8,0	0	8,3
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i>	0	0,6	Нет данных	
Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i>	0	9,2	0	11,1
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i>	0	14,8	0	9,7
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	0	7,1	0	5,1
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i>	0	15,4	0	13,0
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i>	0	41,1	0	38,4
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	0	1,4	0	1,35
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	0	1,4	0	1,35
Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i>	0	5,7	0	8,3
Сорока <i>Pica pica</i>	0	5,4	0	11,1
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i>	0	12,1	0	7,4
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	0	7,4	0	11,1
Ворон <i>Corvus corax</i>	0	0,3	Нет данных	
Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i>	0	4,5	0	3,8
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i>	0	7,1	0	1,4
Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	0	25,0	0	19,0
Бурая пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i>	0	1,9	Нет данных	
Малая мухоловка <i>Muscicapa parva</i>	0	19,0	0	14,3
Сибирская мухоловка <i>Muscicapa sibirica</i>	0	14,8	0	7,4
Пестрогрудая мухоловка <i>Muscicapa griseisticta</i>	0	13,2	0	11,1
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i>	0	3,6	0	3,8
Соловей-свиистун <i>Luscinia sibilans</i>	0	0,8	0	1,0
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i>	0	30,3	0	16,1
Оливковый дрозд <i>Turdus obscurus</i>	0	27,4	0	11,1
Длиннохвостая синица <i>Aegithalos caudatus</i>	0	4,4	0	3,8
Пухляк <i>Parus montanus</i>	0	57,5	0	41,2
Московка <i>Parus ater</i>	0	50,0	0	33,3
Поползень <i>Sitta europaea</i>	0	18,2	0	12,9
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i>	0	63,6	0	11,1
Китайская зеленушка <i>Chloris sinica</i>	0	6,5	0	9,7
Чиж <i>Spinus spinus</i>	0	9,7	0	3,5
Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea</i>	0	23,0	0	14,3
Обыкновенная чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i>	0	50,0	0	28,5
Щур <i>Pinicola enucleator</i>	0	0,6	0	0,3
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i>	0	0,4	0	0,1
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0	34,5	0	16,7
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0	20,8	0	8,3
Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i>	0	60,0	0	47,2
Дубровник <i>Emberiza aureola</i>	0	7,4	0	7,7
Плотность всего населения птиц:	46,7	207,0	100,0	100,0

Таблица 10. Население птиц влажных лугов, болот и тундр по результатам учетов в заболоченных низовьях рек Новый и Старый Семячик, Жупанова, Камбальная, Коль, Воровская, Колпакова, Тигиль, Утхолок и Квачина

Виды птиц	Плотность, пар/км ²		Доля в населении, %	
	минимум	максимум	минимум	максимум
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	0	22,8	0	12,2
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i>	0	11,4	0	5,4
Серошекая поганка <i>Podiceps grisegena</i>	0	0,8	0	2,7
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	0	3,2	0	1,8
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	0	5,8	0	4,3
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i>	0	8,1	0	6,0
Касатка <i>Anas falcata</i>	0	0,8	0	0,6
Связь <i>Anas penelope</i>	0	12,5	0	9,2
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	0	16,7	0	12,3
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>	0	0,2	0	0,1
Широконоска <i>Anas clypeata</i>	0	0,8	0	0,6
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	0	1,7	0	1,3
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	0	27,7	0	20,4
Морянка <i>Clangula hyemalis</i>	0	4,9	0	2,5
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i>	0	1,0	0	3,8
Американская синьга <i>Melanitta americana</i>	0	4,9	0	2,5
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	0	4,9	0	2,5
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	0	0,2	0	0,1
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i>	0	7,7	0	1,7
Фифи <i>Tringa glareola</i>	0	11,4	0	5,5
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	0	5,4	0	4,0
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	0	4,9	0	2,5
Длиннопалый песочник <i>Calidris subminuta</i>	0	14,6	0	7,3
Чернозобик <i>Calidris alpina</i>	0	72,0	0	42,9
Обыкновенный бекас <i>Gallinago gallinago</i>	0	17,1	0	3,2
Дальневосточный кроншнеп <i>Numenius madagaskariensis</i>	0	18,0	0	35,3
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	0	2,5	0	4,9
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	0	34,3	0	5,5
Длиннохвостый поморник <i>Stercorarius longicaudus</i>	0	1,3	0	2,3
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	0	5,0	0	9,8
Тихоокеанская чайка <i>Larus schistisagus</i>	0	0,4	0	0,7
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	0	3,0	0	5,9
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	0	342,8	0	41,9
Полярная крачка <i>Sterna paradisaea</i>	0	125,7	0	15,4
Камчатская крачка <i>Sterna camtschatica</i>	0	68,6	0	8,4
Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis</i>	0	9,7	0	4,9
Сибирский конек <i>Anthus gustavi</i>	0	39,0	0	19,6
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>	0	39,0	0	19,6
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	0	12,0	0	15,4
Охотский сверчок <i>Locustella ochotensis</i>	0	5,4	0	4,0
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i>	0	11,8	0	12,6
Варакушка <i>Cyanosylvia svecica</i>	0	20,5	0	4,4
Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	0	3,0	0	5,9
Полярная овсянка <i>Emberiza pallasi</i>	0	41,0	0	8,8
Дубровник <i>Emberiza aureola</i>	0	2,0	0	4,9
Лапландский подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	0	53,7	0	70,8
Плотность всего населения птиц:	26,0	816,9	100	100

восточных кроншнепов численностью до сотни пар или более того. На приморских лугах и болотах сконцентрирована решающая часть камчатских популяций всех трех видов крачек (речной, камчатской и полярной). Все это огромное число взрослых птиц, а затем и их выводки летают кормиться, в том числе (а некоторые виды – преимущественно), на ближайших реки и тем самым принимают непосредственное участие в трофических отношениях с водными обитателями.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ НА ПОЛУОСТРОВЕ КАМЧАТКА И ИХ ВОЗМОЖНАЯ СВЯЗЬ С РЫБОПРОДУКТИВНОСТЬЮ РЕК

Установлено (Лобков, 1986; Lobkov, 1997), что показатели плотности населения лесных птиц Камчатки убывают к северу (рис. 5). Инверсия кривой в точке, соответствующей 60-й широте, объясняется необычайно высокой численностью чечеток на севере Камчатки в учетный сезон, что бывает далеко не каждый год.

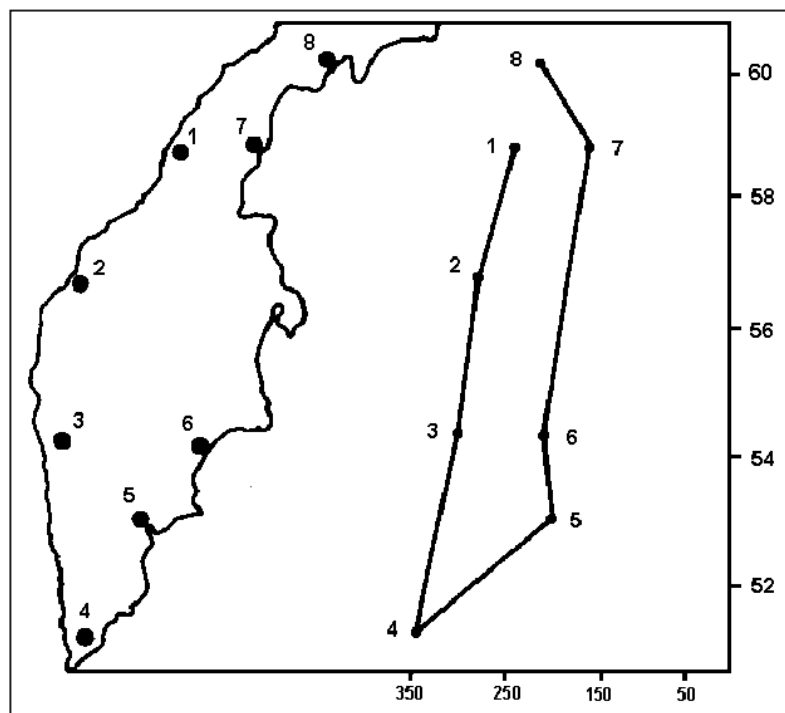


Рис. 5. Географические изменения плотности населения птиц в мелколиственных лесах Камчатки. По горизонтали: плотность (пар/км²). По вертикали: географическая широта

Вероятно, большей численности птиц на Западной Камчатке способствуют разные причины, в том числе, быть может, более спокойный рельеф Западно-Камчатской низменности по сравнению с гористым рельефом восточного побережья полуострова, большая протяженность большинства западнокамчатских рек по сравнению с восточнокамчатскими (если исключить самую большую водную артерию региона – р. Камчатку).

Но есть еще одно важное обстоятельство, которое, вероятно, может дать ключ к пониманию этого феномена. Дело в том, что рыбопродуктивность большинства лососевых рек Западной Камчатки, как и их суммарная рыбопродуктивность, в целом, значительно (многократно) выше, чем аналогичные показатели водоемов Восточной Камчатки. Чтобы проиллюстрировать этот тезис, мы выбрали сезоны с самыми высокими показателями прогноза вылова лососевых рыб, рассчитанными для рек западных районов Камчатской области, с одной стороны, и восточных районов, с другой. Для Западной Камчатки такими сезонами за 10 лет (1992–2002 гг.) оказались 1998 и 2000 гг., а для Восточной Камчатки – 1999 и 2001 гг. Сравнение прогнозных показателей, рассчитанных для этих сезонов, наглядно демонстрирует разницу в ожидании подходов лососевых рыб в западной и восточной частях полуострова в границах Камчатской области (табл. 11). Эта разница выглядит еще более убедительной, если иметь в виду, что на Восточной Камчатке от 53 до 86 % всего прогноза приходится на р. Камчатку.

Таблица 11. Показатели прогноза ожидаемого вылова лососевых рыб (всех видов в сумме) в 1999 и 2001 гг. на реках Восточной Камчатки и в 1998 и 2000 гг. на реках Западной Камчатки (тыс. тонн). Данные Департамента по рыболовству Камчатской области и ФГУ «Севвострыбвод»

Восточная Камчатка		Западная Камчатка	
Суммарный прогноз на вылов лососевых рыб (все виды) по данным, рассчитанным для 44 водоемов от реки Вестник на юге до реки Озерной-Восточной на севере		Суммарный прогноз на вылов лососевых рыб (все виды) по данным, рассчитанным для 28 водоемов от реки Камбальной на юге до реки Саичик на севере	
1999 г.	2001 г.	1998 г.	2000 г.
13 306,4	16 027,46	80 493,7	82 333,13

Какая здесь связь с мелкими воробьиными птицами, составляющими основу орнитологического населения лесов? Полагаем – та же, на которую обратили внимание американские ученые (Gende and Willson, 2001), заметившие, что плотность размещения воробьиных птиц больше вдоль рек, богатых нерестилищами лососевых, по сравнению с реками, где нерестилищ нет. Они высказали гипотезу, что высокую плотность прибрежных птиц поддерживает высокая продуктивность популяций насекомых (прежде всего, мелких двукрылых, которые являются важнейшим

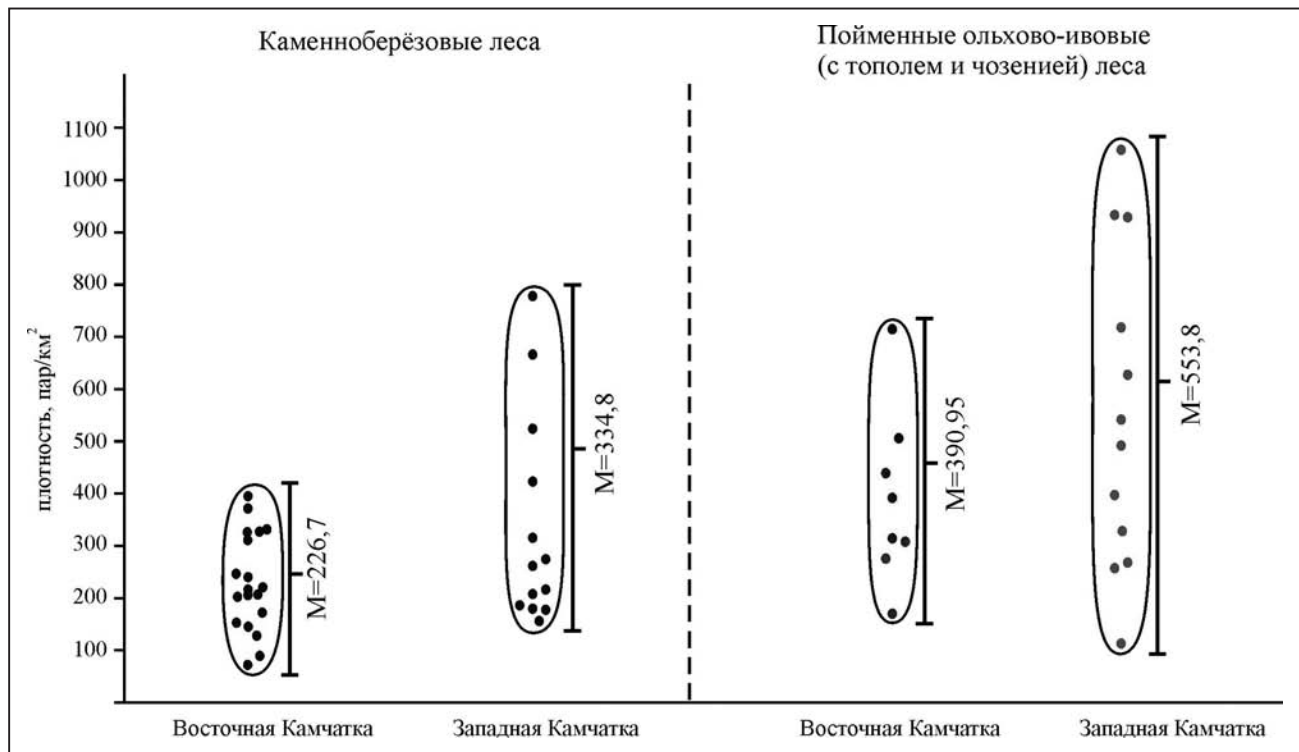


Рис. 6. Плотность населения лесных птиц (пар/км²) в каменноберёзовых и пойменных лесах в западных и восточных районах п-ва Камчатка. В каменноберёзниках Западной Камчатки – 13 учетов на 8 реках, на Восточной Камчатке – 19 учетов на 7 реках. В пойменных лесах Западной Камчатки – 12 учетов на 6 реках, на Восточной Камчатке – 8 учетов на 6 реках

кормом для птиц), которая, в свою очередь, объясняется поступлением в воду и на сушу органики с разложением огромной биомассы проходных лососей, погибших в период речной миграции и с окончанием нереста.

Другими словами, огромную биомассу, привносимую из моря в реки анадромными видами проходных лососей, можно в данном случае рассматривать в качестве источника биогенов (удобрений), стимулирующих трофическую цепочку от микроорганизмов, одноклеточных водорослей и простейших беспозвоночных к высшим беспозвоночным и растениям, а затем – и к позвоночным животным, в нашем случае – к птицам.

Конечно, это только гипотеза. Но, если выявленные нами особенности в размещении птиц на п-ве Камчатка действительно связаны с разницей в рыбопродуктивности рек Западной и Восточной Камчатки, то следует признать, что масштабы стимулирующего влияния биогенов на продуктивные процессы в популяциях разных групп и видов живых организмов весьма велики и далеко не ограничиваются берегами рек, озер и их прибрежной сушей.

ПРЕСНЫЕ ВОДОЕМЫ КАК МЕСТА КОНЦЕНТРАЦИИ ПТИЦ В ПЕРИОД СЕЗОННЫХ КОЧЕВОК И МИГРАЦИЙ

Пролетающих вдоль морских побережий птиц (отдельными особями, группами или стаями) можно наблюдать почти в любое время года. Обычно – это чайки. Они летят над пляжем, кромкой берега или над морем. Их перемещения могут быть ограничены небольшими участками побережий или охватывать прилегающие к Камчатке дальние регионы. Преимущественно, это – кочевки птиц, связанные с поиском корма. Характерными в условиях Камчатки являются, кроме того, летние кочевки уток, куликов, чаек и чистиковых, не участвующих в размножении.

Масштабным природным явлением на Камчатке являются весенние и осенние миграции птиц. Действительно, географическое положение п-ва Камчатка в виде звена островной дуги, простирающейся от Японских и Курильских о-вов до континентальных районов северной Азии, обуславливает удобный географический путь миграции птиц. Прежде всего, речь идет о пролете камчатских птиц, покидающих регион на зиму и возвращающихся обратно, а также о миграциях популяций птиц, населяющих Северо-Восточную Азию к востоку от дельты Лены.

Вдоль Камчатки регулярно мигрирует 173 вида птиц. Важнейшей областью миграций Камчатка является для 94 видов, прежде всего, водных и околоводных птиц. Область их зимовок простирается от п-ва Камчатка и прикамчатских вод до Восточной и Юго-Восточной Азии, тропических островов Тихого океана и Австралии.

Общая продолжительность периода кочевки и миграции птиц на Камчатке чрезвычайно растянута и длится, имея в виду, что одна сезонная миграция сменяет другую, почти весь год, за исключением самых суровых зимних месяцев.

Действительно, весенний пролет птиц начинается на юго-восточном побережье в последней декаде марта и длится до середины, а в Беринговом море – до конца июня.

А далее – еще не закончилась пора размножения птиц, как начинаются летние кочевки и пролет водных и околоводных видов. В числе первых мигрантов – неполовозрелые и не принимающие участия в размножении особи,

а также птицы, откочевывающие на линьку, потерявшие гнезда и выводки, и те, что покинули брачных партнеров.

В первой половине июля появляются первые пролетные сибирские пепельные улиты *Heteroscelus brevipes*, камнешарки *Arenaria interpres*, монгольские зуйки *Charadrius mongolus*, средние кроншнепы *Numenius phaeopus*, чуть позже песочники-красношейки *Calidris ruficollis* и другие виды. В конце июля на севере полуострова кулики мигрируют уже крупными стаями ежедневно. Постепенно к кочующим и мигрирующим куликам присоединяются все новые виды птиц. Август, сентябрь и октябрь – время самых активных осенних миграций на Камчатке. В это время на реках и озерах собираются десятки, сотни и тысячи чайковых птиц (чайки, крачки и поморники), куликов и гусеобразных (гуси, лебеди и утки). Осенние миграции, в общем, длятся до ноября включительно и даже до начала декабря. За это время Камчаткой пролетают в южном направлении в общей сложности миллионы и миллионы птиц. Важнейшие миграционные пути пролегают вдоль обоих морских побережий и долиной р. Камчатка (рис. 7). Известно много местных пролетных маршрутов по долинам небольших рек, вдоль низин, через горные перевалы, по тем или иным причинам удобных птицам, совпадающих с общим направлением их пролета. Областью миграций птиц являются и открытые водные пространства Охотского моря и Тихого океана.

В сезон осенних кочевков и миграций стайки птиц можно встретить почти по всему руслу любой из камчатских рек от их устьев до низкогорий. Как в период размножения, так и на миграциях больше всего птиц собирается по водотокам в нижней и средней части речного бассейна. Например, речные берега стали основным местом отдыха и кормежки сибирских пепельных улитов. Они рассредоточиваются поодиночке, группами, стаями до 20–30 особей. На одной реке, в зависимости от характера ее берегов и протяженности, одновременно собирается от нескольких сотен до нескольких тысяч, а на всех реках Камчатки, вероятно, многие десятки тысяч птиц или даже до сотни тысяч особей этого вида.

Важнейшими местами остановок мигрирующих водных и околородных птиц являются мелководные лиманы (озера, образованные в устьях рек совместной деятельностью реки и моря, с хорошо выраженными приливно-

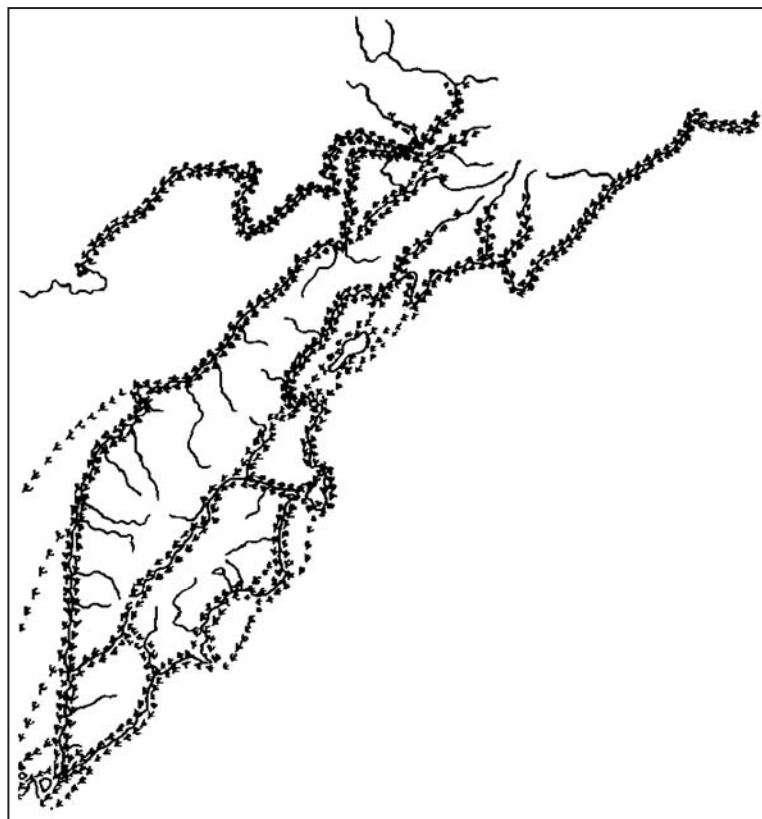


Рис. 7. Схема важнейших (магистральных) миграционных путей птиц на Камчатке

отливными течениями, в результате которых в часы отлива обнажаются грязевые отмели), эстуарные (приустьевые) участки крупных рек и приморские озера. Эти водоемы вместе с мелководными морскими заливами и бухтами представляют собой как бы узловое точки своеобразного экологического каркаса миграционных путей водно-болотных птиц, и в немалой степени определяют важную роль Камчатки в качестве области миграций птиц в западной части Тихого океана. На одних водоемах птицы в массовом количестве собираются только осенью (например, на Жупановском лимане), поскольку весной сроки снеготаяния и освобождения ото льда здесь чрезвычайно поздние. На других крупные скопления птиц характерны и весной, и осенью (например, Семьячковский лиман, в северной части которого подток термальных вод способствует раннему таянию льда).

На таких водоемах известны рекордные по численности скопления мигрантов. Так, на Семьячковском лимане ежедневно в дни пик собирается весной по 6–8 тыс. уток и до 350 лебедей-кликунов, а осенью – до 12–18 тыс. уток и до 650 лебедей. На Жупановском лимане в осенние месяцы одновременно собираются до 50–70 тыс. уток и до 1–1,2 тыс. лебедей-кликунов. Десятки тысяч гусеобразных птиц, куликов

и чайковых ежегодно собираются на пролете на оз. Большом и Малом в приустьевой части р. Большой и на оз. Харчинском в нижней части бассейна р. Камчатка. Выдающимися скоплениями мигрирующих куликов отличается лиман в устье р. Морошечной, приустьевые участки других рек, бухты и заливы на охотском побережье Камчатки, особенно в ее северной части, где приливно-отливные течения – одни из наибольших и где в часы отлива освобождаются огромные пространства грязевых отмелей.

Подобных примеров можно привести много. И это при том, что далеко не все водоемы орнитологам удалось изучить, их инвентаризация продолжается. Но то, что многие водоемы Камчатки представляют собой ключевые места отдыха и кормежки тысяч мигрирующих водных и околородных птиц – несомненно. Неслучайно многие из таких водоемов являются частью известных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) или выделены в качестве самостоятельных ООПТ. Так, оз. Маковецкое до недавнего времени было частью заказника местного значения «Юго-западный тундровый»; лиман Жупановский – это заказник регионального значения «Жупановский лиман»; озеро Харчинское – заказник регионального значения «Озеро Харчинское»; лагуна Маламваям – заказник

регионального значения «Лагуна казарок». Во исполнение обязательств Российской стороны по выполнению авторитетной международной, так называемой, Рамсарской конвенции, на Утхолоке, Морошечной, о. Карагинском и в Парапольском доле выделены водно-болотные угодья, имеющие международное значение, главным образом, в качестве местообитаний водоплавающих птиц. Эти угодья так и называют: Рамсарскими (цветная вкладка, рис. 29). Подготовлены предложения по расширению сети Рамсарских угодий на Камчатке и включению в их число других водоемов.

Собираясь на водоемах Камчатки большими сезонными скоплениями, водные и околотоводные птицы играют важную роль в трофических цепочках, в трансформации вещества и энергии, в переносе (трансмиграции) био-генов, и тем самым являются важным компонентом водных экосистем. Благодаря наиболее массовым скоплениям водных и околотоводных птиц в эстуарной части крупных рек и в озерно-лиманных комплексах именно здесь вероятнее всего следует ожидать наиболее разнообразных трофических связей птиц с лососевыми и беспозвоночными, являющимися важнейшими компонентами пищевого рациона рыб.

НАСЕЛЕНИЕ ПТИЦ КАЖДОГО ВОДОЕМА – УНИКАЛЬНО И ДИНАМИЧНО

Условия обитания птиц на водоемах Камчатки разнообразны, и для каждой реки и более или менее крупного озера они – свои. Нет двух рек, расположенных даже поблизости одна от другой в одной и той же ландшафтной обстановке, чтобы условия обитания птиц были на них полностью идентичными, касается ли это гидрологических условий, наличия островов, характера берегов, растительности и т. д.

По этой причине при всей кажущейся однотипности большинства речных бассейнов Камчатки население птиц практически каждого из водоемов (реки или озера) по-своему уникально. Сочетание разных по облику мест обитания птиц на воде, по берегам, в прибрежной полосе суши и, тем более, в границах бассейна определяет своеобразие населения птиц того или иного водоема по видовому составу, численности, характеру размещения птиц, соотношению численности особей, размножающихся на этом водоеме или прилетающих сюда только на линьку, отдых и кормежку, и т. д. На одной реке может гнездиться множество чайковых птиц, а на другой колоний может не быть совсем. Одни реки поражают обилием кормящихся по руслу краснозобых гагар, а на других можно проехать десятки километров и не встретить ни одной птицы этого вида. Примеров такого рода много.

К тому же, биотопический облик большинства камчатских рек динамичен от сезона к сезону в соответствии с динамичностью, прежде всего, гидрологической обстановки. В паводки (не только периодические, весенние, вызванные талыми водами, но и экстремальные, неожиданно возникающие вследствие циклонов и тайфунов, сопровождающихся сильными осадками) острова и косы, удобные для гнездования птиц, нередко заливаются водой вплоть до полного их исчезновения. Берега нередко подмываются фарватерным течением, обваливаются, или, наоборот, со временем зарастают растительностью. В 1973 г. близ устья Жупановой на низком речном острове, заросшем лугом, была описана крупная колония речных крачек численностью несколько сот пар. Она существовала не один сезон, но после памятного тайфуна Эльза, пронесшегося над Камчаткой в октябре 1981 г., этой колонии не оказалось, а от острова не осталось и следа.

В соответствии с особенностями видового разнообразия птиц, их численности, размещения и условий обитания роль и место птиц в экосистеме каждого из лососевых водоемов также своеобразны.

АНТРОПОГЕННЫЕ ТРАНСФОРМАЦИИ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ВОДНЫХ И ОКОЛОВОДНЫХ ВИДОВ

Птицы, как известно, – чуткий биологический индикатор состояния окружающей природной среды. На их примере наглядны результаты воздействия на экосистемы неблагоприятных факторов, будь эти факторы природного или антропогенного происхождения. Популяции водных и околотоводных видов птиц вследствие очагового характера их размещения, особенностей образа жизни относят к числу высоко уязвимых к изменению среды обитания, вызваны ли эти изменения беспокойством птиц, прямым их преследованием или трансформациями условий обитания, нарушением привычных экологических связей. Нужно также иметь в виду, что многие водные и околотоводные виды птиц традиционно являются объектами хозяйственного использования. Это – объекты легальной охоты, а также браконьерской добычи, причем браконьерство на Камчатке с годами, к сожалению, не уменьшается, а растет, принимает все более изощренные формы.

Негативная динамика в состоянии популяций птиц, вызванная непосредственным воздействием человека. Еще в середине – конце 1970-х гг. орнитологи стали фиксировать на Камчатке сокращение численности у ряда видов гусеобразных птиц (лебедя-кликун, пискульки, гуменника, некоторых уток), а также у дальневосточного кроншнепа и других водных и околотоводных птиц. Приоритетные причины, сроки, масштабы и темп сокращения у разных видов оказались разными. Неодинаково это проявлялось в разных районах Камчатки. Но уже тогда стало очевидным: несмотря на то, что Камчатка все еще была «закрытым» регионом, удаленным и изолированным от экономически развитых центров страны, с моноструктурной экономикой, ориентированной, прежде всего, на добычу и переработку морепродуктов, облик населения водных и околотоводных птиц меняется, прежде всего, по причине влияния деятельности человека. Важнейшей причиной деградации местных популяций гусеобразных птиц

уже тогда называли браконьерскую охоту, которая особенно «расцвела» на Камчатке с развитием вертолетного транспорта (Герасимов, 1995). В результате к началу 1980-х гг. на Паропольском доле, знаменитом своими водно-болотными угодьями, «...от сотен тысяч пролетных гусей остались единичные тысячи». В 1990 г. отмечено резкое снижение численности мигрирующих на Камчатку утиных птиц: в 1,5–2,5 раза по сравнению с учетными данными, полученными в середине 1970-х гг. (Герасимов, 1995).

Особенно существенное сокращение численности водных и околоводных птиц на Камчатке произошло в течение последних 20–25 лет. Это неслучайно. В результате глубокого социально-экономического кризиса, в котором оказалась Камчатка в 1990-х гг. и в начале 21-го столетия, природные комплексы региона претерпели особенно заметные антропогенные трансформации, масштабы которых продолжают расти. Это стало следствием многих причин. Среди них: кризис базовой для экономики рыбной отрасли, активное вовлечение в экономику минерально-сырьевого потенциала (разведка и разработка крупнейших месторождений), развитие энергетики, так называемого «экологического» туризма, дорожной сети и опять же браконьерство, принявшее на Камчатке необычайные масштабы. Изменения в природном облике Камчатки приобретают все более радикальный характер, и эти изменения прогрессируют. С трансформацией мест обитания сокращается численность популяций животных, которые ранее были вполне благополучны и состояние которых, казалось бы, не вызывало опасений. Стали очевидными процессы тривиализации биологических сообществ не только в отдельных местах, но и в масштабах региона. Появились основания говорить о реальной угрозе биологическому разнообразию, а с этим – целостности ключевых экологических систем Камчатки (Лобков, 2001а).

Примеры негативных изменений в популяциях водных и околоводных птиц охватывают все новые и новые районы и не только по причине незаконной охоты, но и вследствие масштабных изменений условий обитания птиц. Так, в процессе производства геолого-изыскательских работ по поиску, оценке запасов и добыче природного газа на значительных по площади участках заболоченных междуречий центральной части Западной Камчатки (рр. Колпакова, Крутогорова, Облуковина) население гагар, гусеобразных птиц, куликов, а также чайковых трансформировано из-за отстрела птиц, их распугивания и нарушения естественного облика болот. Места обитания пострадали, прежде всего, из-за неограниченного передвижения вездеходной техники и установки буровых установок. Болота на огромном их протяжении буквально «исчерчены» сетью одноразовых и многоразовых дорог, вдоль которых активно развиваются эрозионные процессы. На глазах беднеет население водных и околоводных птиц в дельтах и на приустьевых участках крупных рек, где сосредоточена деятельность многочисленных рыбодобывающих предприятий (Авача, Кихчик, Большая и многие другие реки).

Негативную динамику численности водоплавающих птиц в последнее время, к сожалению, приходится констатировать для некоторых Рамсарских водно-болотных угодий. Например, в 2007 г. в бассейнах Утхолока и Квачиной численность гусеобразных птиц, и прежде всего гуменника, оказалась значительно меньшей той, что была отмечена в здешних местах 20 лет назад, когда этим угодьям был предложен (Герасимов, Герасимов, 1984; Герасимов, Герасимов, 1996; Гусаков, Рудковский, 1998) высокий международный охранный статус.

Негативная динамика численности водных и околоводных птиц, населяющих болота, стала очевидной даже на охраняемой территории Кроноцкого заповедника, где, казалось бы, нет видимых тому причин. Ландшафтный облик, гидрологические условия в эстуарной части рек и на заболоченных маршах, прилегающих к Семячскому лиману, где мы проводили учетные работы, не изменились, а численность водных и околоводных птиц с 1983 по 1995 г. сократилась более чем в 2 раза (табл. 12). Возможно, время проведения учетов совпало здесь с депрессионной фазой естественных циклов динамики численности тех или иных видов. Птицам, как и другим группам животных, характерны так называемые «волны жизни» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), то есть естественные колебания численности, вследствие которых годы с высоким обилием сменяются сезонами с низкой численностью. Но более вероятно, что учетные цифры свидетельствуют не о локальных изменениях численности птиц, но о прогрессирующем сокращении их запасов в региональном масштабе.

Негативная динамика некоторых популяций птиц в связи с сокращением запасов лососевых рыб. Сокращение численности ряда видов водных и околоводных птиц, о котором мы говорили выше, обычно является следствием влияния комплекса разных неблагоприятных факторов. Выделить среди них те, что связаны с какими-то конкретными изменениями условий обитания, удастся далеко не всегда. Тем не менее, есть данные, свидетельствующие о возможном негативном влиянии сокращения запасов лососевых на состояние местного населения наиболее специализированных в трофическом отношении рыбацких птиц.

Браконьерство на лососевых водоемах Камчатки приняло огромные масштабы, нередко сопоставимые с промышленной деятельностью, а, быть может, и превышающие их. По мнению Е. Г. Погодаева (1999), браконьерское изъятие лососей в бассейнах камчатских рек и озер, вдоль которых пролегают автомобильные дороги, может составлять от 50 до 90 % от заходов. Опросные сведения свидетельствуют о том, что вылов лососей зарегистрированными пользователями в низовьях рек и побережье в 3–50 и более раз может превышать разрешенные квоты (Запорожец, Запорожец, 2007).

Нерациональное ведение лососевого хозяйства и, прежде всего, незаконный промысел на реках Камчатки становится в настоящее время одним из важных факторов динамики численности популяций лососевых и, тем самым, оказывает негативные последствия на состояние экосистем лососевых водоемов. Птицы не являются исключением.

Так, в течение последних 11 лет (1997–2007 гг.) в бассейне Авачи, как минимум, втрое сократилась численность речных крачек. При этом места расположения их прежних крупных колоний и биотопический облик этих мест ни по руслу реки, ни на прилегающих озерах, ни на заболоченных маршах в речной дельте практически не изме-

Таблица 12. Население водных и околоводных птиц на болотах Семячикского лимана (Кроноцкий заповедник) в период с 1983 по 1995 годы. Результаты абсолютного учета на одной и той же площади примерно 4,8 км²

Виды птиц	Учено пар на 4,8 км ²		
	1983 г.	1988 г.	1995 г.
Краснозобая гагара <i>Gavia stellata</i>	2	2	1
Серошекая поганка <i>Podiceps grisegena</i>	9	1	1
Гуменник <i>Anser fabalis</i>	–	–	2
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	28	14	5
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	39	43	17
Касатка <i>Anas falcata</i>	4	2	1
Связь <i>Anas penelope</i>	60	36	32
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	80	37	13
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i>	1	–	–
Широконоска <i>Anas clypeata</i>	4	1	4
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	8	–	3
Морская чернеть <i>Aythya marila</i>	133	96	29
Обыкновенный гоголь <i>Bucephala clangula</i>	2	–	–
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	5	1	–
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	1	–	–
Фифи <i>Tringa glareola</i>	24	20	7
Большой улит <i>Tringa nebularia</i>	26	17	2
Круглоносый плавунчик <i>Phalaropus lobatus</i>	10	4	3
Длиннопалый песочник <i>Calidris subminuta</i>	3	–	1
Чернозобик <i>Calidria alpina</i>	18	10	10
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	8	3	3
Дальневосточный кроншнеп <i>Numenius madagaskariensis</i>	8	11	5
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	9	7	5
Короткохвостый поморник <i>Stercorarius parasiticus</i>	1	–	1
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	24	67	10
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	9	–	–
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	68	104	86
Камчатская крачка <i>Sterna camtschatica</i>	67	72	45
Всего:	651	547	286

нилились или изменились несущественно. Какие-либо неблагоприятные подвижки в состоянии вида на миграциях и зимовке нам неизвестны, сообщений, публикаций об этом иностранных орнитологов нет.

Конечно, не исключены разные причины, определившие негативную динамику численности речных крачек на Аваче, в том числе относящиеся к регионам, лежащим за пределами Камчатки, о которых мы просто можем не знать. Но мы обратили внимание на прогрессирующее сокращение запасов тихоокеанских лососей, нерестящихся в этой реке в течение последних десятилетий. Авача – одна из наиболее пострадавших от браконьерства рек Камчатки.

Как известно, речные крачки питаются главным образом мелкой рыбой, и, прежде всего, молодь лососевых. Сокращение численности тихоокеанских лососей ведет к ухудшению кормовой базы этих птиц в реке. Для сравнения: численность и места расположения крупнейших поселений всеядных озерных чаек в дельте Авачи за это же время, в общем, не изменились.

Есть информация, свидетельствующая о возможном уменьшении численности рыбоядных хищных птиц в бассейне р. Камчатки, где на многих нерестилищах, в особенности в верхней части бассейна, также наблюдается заметное сокращение запасов тихоокеанских лососей.

В связи с негативной динамикой состояния популяций ряда видов птиц, характерных для речных долин Камчатки, вероятно, можно предполагать изменения их роли в экосистемах лососевых водоемов, в бассейнах которых негативные процессы наиболее очевидны. Больше всего беспокоит то, что решающей причиной тому являются антропогенные факторы воздействия на птиц и места их обитания. К такого рода факторам естественные экосистемы лососевых водоемов адаптируются с трудом, не всегда успешно, вследствие чего возможны нарушения ключевых экологических связей, в которых участвуют птицы, а с этим – целостности структуры и стабильности функционирования самих экосистем.

Обилие чайковых птиц на реках как следствие массового браконьерства лососевых рыб. Когда мы говорим об отрицательном эффекте для птиц сокращения запасов лососевых рыб, это понятно. Но порой массовое браконьерство лососевых оборачивается неестественно высокой численностью на водоемах птиц-санитаров. Это происходит в тех случаях и в тех местах, где и когда браконьеры в массовом количестве оставляют выпотрошенную рыбу в воде и на суше, забирая исключительно икру. На обильный и легкодоступный корм собираются тысячи и тысячи прежде всего чаек. Самые многочисленные – тихоокеанские, сизые, озерные чайки. К ним присоединяются также восточные клуши, серокрылые чайки, бургомистры и моевки.

Реки Западной Камчатки в сезоны высоких подходов горбуши всегда отличались высокой численностью чаек в конце лета и осенью (август-октябрь). Но то обилие чаек, что мы отмечаем в последние годы на побережье от

р. Облуковиной до р. Удовы, превышает естественный уровень численности птиц. 8 сентября 2008 г. на этих реках только в приустьевой их части скопились, как минимум, 61 тыс. чаек. Причина такой концентрации птиц стала понятной, когда мы пролетели на вертолете над приустьевой частью рр. Колпаковой и Крутогоровой. Берега первой из них и пойменный лес буквально изобиловали тоннами выпотрошенной и брошенной рыбы. Разумеется, она не могла остаться незамеченной птицами. Можно было бы усмехнуться «благоприятным» кормовым условиям, создавшимся для птиц, если бы не понимание того, что такие ситуации ведут к дисбалансу в состоянии их популяций.

ВИДОВОЙ ОБЗОР ПТИЦ, ПИТАЮЩИХСЯ ЛОСОСЕВЫМИ РЫБАМИ

В течение жизненного цикла птицы вступают в разнообразные экологические отношения с лососевыми рыбами. В качестве одних из основных мы рассматриваем сложившиеся между ними трофические связи. По крайней мере, 44 вида птиц на Камчатке (30 из них водные и околоводные и 14 – наземные) в большей или меньшей мере, случайно, эпизодически или регулярно, поедают лососевых, касается ли это взрослых лососей-производителей, молоди, икры или сненки. Это – 15 % всех видов птиц, известных в авифауне Камчатки, включая гнездящихся, пролетных и залетных. Скорее всего, птиц, способных поедать лососевых рыб на Камчатке, еще больше. Мы назовем только тех, для которых хотя бы однажды удалось подтвердить это фактами. Нигде более в ареалах лососевых рыб не известно такого разнообразия птиц, употребляющих лососей в пищу. Это тем более примечательно, если вспомнить, что авифауна Камчатки носит обедненный, так называемый «островной» характер.

Краснозобая гагара (цветная вкладка, рис. 27) на гнездовании по всей Камчатке населяет небольшие тундровые озера на заболоченных низинах. Размножается отдельными парами, подчас на большом удалении одна от другой в соответствии с размещением подходящих озер. Там, где десятки и сотни озер образуют на небольших участках местности своеобразные озерно-болотные комплексы, по 3–8 и до 12–15 пар краснозобых гагар могут устраивать гнезда в 80–200 м одна от другой, образуя групповые поселения. Мелкие тундровые озера часто бывают безрыбными, и краснозобые гагары почти никогда на этих озерах не кормятся. За пищей летают на море, ближайšie крупные реки (обычно в низовьях), а также на лиманы, лагуны, совершая при этом регулярные перелеты протяженностью до 20 км, быть может, и более того. Рыбу ловят только живую, под водой, при нырянии. Прилетая на реку, обычно подолгу (от 30–40 мин до 2,5 ч) держатся в одиночку или парами на небольших участках русла протяженностью, порой, всего 50–100 м, совершая до трех-четырех ныряний в минуту.

На большинстве рек п-ва Камчатка численность гагар невелика. И только там, где к рекам прилегают болота с большим количеством озер, краснозобые гагары – в числе доминирующих по численности птиц. Чем выше плотность гнездования гагар на тундрах, тем больше их собирается по руслам ближайших рек. В низовье Утхолока в июле 2007 г. было в среднем по 2,6 особи на 1 км русла, а в местах наибольшей концентрации мы поднимали по 4–6 пар на 1 км. Плотность размещения гнездящихся гагар на болотах с озерами составляет здесь обычно по 3–6 пар на 1 км², местами до 8–10 пар на ту же площадь. Примерно столько же гагар мы нашли в июле-августе 1974 г. в низовье Большой Чажмы: по 2–4 пары на 1 км реки (плотность гнездования на болотах здесь достигает 8–12 пар на 1 км²). Особенно много оказалось гагар в низовье Опалы в конце августа 2001 г. Они попадались на реке повсеместно поодиночке, группами (выводками) и стаями до 20 особей (быть может, объединившимися выводками). По левобережью Опалы в самом ее низовье в тот сезон было не менее чем по 12–15 пар на 1 км² озерно-болотных комплексов.

Рацион питания на море изучен плохо: известно, что гагары ловят там песчанку *Ammodytes hexapterus*, мойву *Mallotus villosus*, навагу *Eleginus gracilis*, других тресковых, а также сельдевых рыб, немного беспозвоночных. А вот на пресных водоемах в рационе питания наряду с беспозвоночными, разными видами рыб и иногда водной растительностью почти всегда в большем или меньшем количестве присутствуют лососевые рыбы. Гагары ловят небольших по размерам гольцов (мы видели рыб длиной, по крайней мере, до 10–18 см), мелких кунджу и микижу, а также молодь тихоокеанских лососей тех видов, которые доминируют по численности в это время в конкретном водоеме. Но гольцы – в общем, преобладают среди рыбных кормов у гагар на пресных водоемах Камчатки. Некоторые пары, гнездящиеся на большом удалении от моря в горах, живут только за счет гольцов, поскольку другой рыбы в ближайших водоемах, где птицы могут кормиться, просто нет. Таковы, например, условия обитания краснозобых гагар в кальдере вулкана Узон, расположенной в 40 км от побережья Кроноцкого залива. Мы не видели, чтобы гагары совершали регулярные перелеты с Узона на море, они всегда кормились на крупнейших озерах кальдеры (Центральное, Дальнее) и в истоке Шумной. Изолированное высоким (50 м) водопадом, верховье Шумной, как и озера Узона, заселено только гольцом.

Нелетные выводки гагар держатся на тундровых озерах, и родители продолжают летать за кормом на ближайшие реки, в лагуны и на море. Существенную долю среди потребляемой рыбы в это время у них по-прежнему составляют разная мелкая рыба, в том числе молодь лососевых (те виды, что преобладают в данный момент на конкретном водоеме). Когда молодые поднимаются на крыло, гагары все больше времени проводят на реках и на море, а в период осеннего пролета практически постоянно остаются на море, лишь иногда появляясь на пресных водоемах.

В небольшом числе краснозобые гагары зимуют у южных берегов п-ва Камчатка, но на пресные водоемы в это время года они не залетают.

Мы изучили 17 желудков птиц этого вида, добытых с мая по сентябрь в основном в северных районах Камчат-

ки. Во всех найдены рыбные остатки, но только у птиц, собранных на пресных водоемах южной части полуострова, желудки были полностью (Большая Чажма) или преимущественно заполнены остатками гольцов и молоди проходных лососевых. В одном желудке (р. Жупанова) оказалась, кроме того, кунджа, в двух (рр. Жупанова и Быстрая) небольшие микижи, и еще в одном (р. Большая, 1996 г.) были найдены оболочки от нескольких икринок горбуши, может быть, кеты. Икра лососевых в желудке гагары – не случайность. Судя по визуальным наблюдениям на р. Большой в 1996 и 1998 гг. и на р. Опале в 2001 г., краснозобые гагары способны в период массового нереста горбуши поедать сносимую течением по тем или иным причинам потерянную икру, хотя и не ограничивают ею свой рацион.

Интересные наблюдения за гагарами нам удалось в период с 26 по 28 августа 2001 г. на Опале в 30 км от устья: одна из гагар провела на протоке с небыстрым течением около 2,5 час и совершила за это время 130 ныряний по 20–40 сек каждое. Птицу добыли, и в ее желудке оказалось 11 мальков и покатников лососевых размером от 5 до 10 см (7 штук кеты и 4 штуки микижи).

Чернозобая гагара (цветная вкладка, рис. 28) распространена по всей Камчатке, за исключением Командорских о-вов. На п-ве Камчатка она уступает краснозобой гагаре по численности, и только в Корякском нагорье, особенно в его северной части, более обычна. Для этого вида нередки отдельно гнездящиеся пары на большом удалении одна от другой. В отличие от краснозобой гагары чернозобая выбирает для размножения озера значительно большего размера, обычно от сотен метров до нескольких километров в поперечнике, и более глубокие. Такие озера нередко заселены рыбой, и потому чернозобые гагары охотно кормятся здесь же, у гнезда. Но также летают за кормом на ближайшие крупные реки, лиманы и лагуны (как правило, к их устьям) и на море. В тех местах, где численность чернозобых гагар достаточно высока, они ловят рыбу группами по несколько особей. Корм добывают, ныряя под воду, рыбу потребляют только живую.

Рацион питания на море почти не изучен: судя по тем местам, где удавалось видеть чернозобых гагар, они ловят на море наряду с беспозвоночными песчанку, мойву, сельдевых и тресковых рыб, а также мелких камбал и бычков. На пресных водоемах в рационе питания наряду с беспозвоночными, трехиглой *Gasterosteus aculeatus* и пятииглой *Pungitius pungitius* колюшками, которых ловят на тундровых озерах, в большем или меньшем количестве присутствуют лососевые рыбы. Важнейшие объекты добычи на реках – голец, кунджа. У нас недостаточно материалов, чтобы определить размеры потребляемых рыб, но, судя по всему, чернозобые гагары способны поедать более крупную добычу, нежели краснозобые, и в целом у птиц этого вида рыба крупных размеров, вероятно, занимает в питании большую долю. Возможно, по этой причине молодь тихоокеанских лососей в рационе чернозобых гагар, в целом, не так значима, как у краснозобых. Осмотрев 7 желудков, собранных в мае-сентябре в разных районах, мы лишь в двух нашли остатки молоди в очень небольшом объеме. Во всех желудках были остатки рыбы разных пород, но из лососевых преобладал голец. Спектр питания чернозобых гагар, живущих на крупных озерах, может быть иным: так, на Кроноцком озере эти птицы питаются не только гольцами, но также жилой формой нерки – кокани *O. n. kenerlyi*.

Когда молодые поднимаются на крыло, чернозобые гагары больше времени проводят в устьях крупных рек, лагун и лиманов и на море, а в период осеннего пролета (со второй половины сентября до середины ноября) практически постоянно остаются на море, лишь изредка появляясь в устьях рек. В небольшом числе зимуют у южных берегов п-ва Камчатка, причем порой появляются в устьях рек и лиманов, но о питании в это время года информации нет.

Серощекая поганка (цветная вкладка, рис. 29) распространена по всей области, за исключением Командорских островов. Населяет мелководные стоячие и заросшие водоемы, речные старицы. Обычно на одном таком водоеме гнездится одна или несколько пар. Но бывают и групповые поселения, напоминающие небольшие колонии, численностью по 7 пар (оз. Большое Саранное) по 15–17 пар (оз. Хламовитское) и до 25–30 пар недалеко одна от другой (оз. Налычево). Кормится обычно на тех же озерах, где гнездится, но также на крупных реках, в лагунах, лиманах, бухтах, редко на море. Добычу собирает либо с поверхности воды и растений, либо ныряет за нею под воду. Рыбу потребляет только живую.

В рационе питания решающее значение имеют водные беспозвоночные, в том числе ракообразные и насекомые. Рыба в целом занимает подчиненное положение, но у отдельных особей, например, у молодых птиц, и на короткое время (при обилии и доступности рыбы) она может стать и основной пищей. В таких случаях среди объектов добычи преобладают девятииглая и трехиглая колюшки, которые всюду обычны на озерах. В небольшом количестве ловит мальков гольца и очень редко молодь кижуча и нерки (других видов тихоокеанских лососей мы среди остатков пищи не нашли). Действительно, мы изучили 9 желудков серощеких поганок, добытых с мая по сентябрь. Во всех были беспозвоночные и птичьих перья; в двух желудках, кроме того, были колюшки, причем в одном в дополнение к ним еще два малька кижуча (бух. Большая Саранная), а в другом – малек нерки (оз. Азабачье). Судя по всему, молодь лососевых нельзя назвать характерной пищей серощеких поганок. Скорее, это случайный корм.

Выводки подолгов остаются на тех же озерах, где и гнездились. На осеннем пролете держатся преимущественно на море, но часто кормятся в лагунах и лиманах.

Гуменник (цветная вкладка, рис. 30) – один из характерных для Камчатки видов водоплавающих птиц. Населяет заболоченные луга и тундры, прилегающие к рекам,

На гнездовании гуменников больше вдоль охотского побережья и на северо-востоке полуострова. С вылуплением птенцов выводки обычно собираются по берегам рек, где, подчас, держатся скоплениями по несколько десятков молодых с сопровождающими их взрослыми птицами. Линяют, главным образом, на крупных озерах, собираясь

сотнями, местами тысячами особей. В последнее время в связи с браконьерством численность гусей на гнездовании и особенно на линьке заметно сократилась. Кормится на лугах и тундрах, по берегам рек и озер. В основе рациона – вегетативные части растений и ягоды. На возможность употребления гуменниками в пищу лососевых обратил внимание Н. Н. Герасимов (2006). По его наблюдениям, гусята, растущие на реках, могут поедать икру лососевых. Вероятно, это происходит там, где икра временно становится легкодоступным источником пищи. Как они это делают – подбирают ли потерянную, сносимую течением икру или разрывают гнезда лососей – остается неизвестным.

Лебедь-кликун (цветная вкладка, рис. 32) гнездится на крупных, заросших водной растительностью озерах по всей области, за исключением Командорских о-вов. На п-ве Камчатка размножается едва ли более 200–300 пар, и их численность на гнездовании, похоже, уменьшается. Чаще всего лебеди встречаются на гнездовании в бассейне р. Камчатка. Не менее 1 000 особей держатся летом на Парापольском доле. Десятки тысяч кликунов мигрируют вдоль Камчатки весной с конца марта по май и осенью с октября по начало декабря. Самые большие скопления до 300–600 и даже до 1 000 особей и более того собираются на озерах и лиманах восточного побережья Камчатки, особенно в нижней части бассейнов рр. Ука, Новый и Старый Семячик, Жупанова и др. Камчатка отличается также регулярными зимовками лебедей на реках и озерах, причем их численность зимой за последние 10 лет заметно сократилась, и в настоящее время составляет порядка 3–4 тыс. Ряд зимовок лебедей, известных издавна поблизости от населенных пунктов, прекратили существование или близки к тому. Тем не менее, нигде более на широтах 51–61° с. ш. нет столь значительных зимовок кликунов, как на Камчатке.

Лебеди-кликунуны в основном вегетарианцы. Круглый год их основная пища – водоросли, которые они достают на плаву, погружая шею в воду на мелких местах, где можно достать дно. Весь помет лебедей, который легко собирать и осматривать зимой, когда он остается во множестве на льду и на снегу, состоит только из водорослей. Лебеди подолгу роются на дне, извлекая корешки и побеги. В небольшом числе при этом поедают водных беспозвоночных. Мелкая рыба, например, трехглазая колюшка попадает в рацион скорее случайно. Но при обилии и доступности икры лососевых лебеди способны поедать ее в значительном количестве и даже могут специализироваться на этом.

Удивительные адаптации в этом отношении мы наблюдали у кликунов зимой на оз. Курильском. В годы, когда количество нерки на нерестилищах в бассейне этого озера было особенно велико, их нерест длился всю осень и зиму до начала апреля включительно, и кликуны приспособились в зимние месяцы питаться почти исключительно икрой, разрывая гнезда нерки. В этих целях взрослые лебеди плавают на участках глубиной не более полуметра и энергично «гребут» лапами под водой, поднимая движением воды легкий песчаный грунт и оголяя тем самым икру. Там, где еще мельче, они становятся на нерестовые бугры, приподнимаясь над водой (как это описывает А. В. Ладыгин, 1991), и буквально разгребают лапами гальку с песком, тут же подбирая клювом икру. Молодые лебеди, хотя и пытаются разрывать гнезда подобно взрослым птицам, но делают это не так успешно и предпочитают поедать икру, уже разрытую взрослыми особями. В тех случаях, когда удавалось произвести достаточно полные наблюдения за одной особью, мы подсчитали, что за день один лебедь разрывал и в разной мере уничтожал от 3 до 11 гнезд нерки. Наибольшее количество гнезд страдает на речных нерестилищах в истоке р. Озерной (так называемый «култук»), меньше – на литоральных нерестилищах вдоль побережья оз. Курильского и на ключевых озерных нерестилищах в междуречье рр. Хакыцны и Этамьнки. В истоке р. Озерной приходилось наблюдать, как стая лебедей из 5–8 особей буквально «перепыхивала» за 1,5 ч нерестилище, разрывая десятки гнезд, а потом подолгу птицы отдыхали на плаву или на мелководье. Трудно сказать, сколько икринок съедали при этом сами лебеди, поскольку им часто «помогают» в этом утки, особенно большие крохали, которые буквально сопровождают лебедей и в момент, когда икринки оголяются на грунте или всплывают, ныряют и успевают схватить часть из них. Крохали столь активны в такие минуты, что порой вода вокруг лебедей буквально «вскипает» от ныряющих птиц. Кроме того, многие гнезда, разрытые ранее, лебеди разрывают повторно, и видимо, не по одному разу. Кроме икры, лебеди питаются в воде снеткой, сильно разложившейся мертвой неркой, выдергивая клювом кусочки мягкой ткани; бывает, что одну мертвую рыбку разделяют сразу несколько лебедей.

Кликуны прилетают на оз. Курильское в октябре, и к концу декабря их скапливается обычно от 120 до 200 особей, в некоторые годы всего 50–80 птиц или даже менее того. Численность сохраняется таковой до марта включительно, а в апреле лебеди покидают бассейн озера. Летом их здесь не бывает.

Озеро Курильское – не единственное место, где лебеди-кликунуны поедают икру лососевых. В бассейне р. Новый Семячик на мелководных озерных нерестилищах они иногда поедают поздней осенью и зимой икру кижуча. Кроме того, о питании лебедей икрой лососевых поздней осенью и зимой есть информация из бассейнов западнокамчатских рек: Опалы, Пымты, Колпаковой, Крутогоровой и Облуковиной.

Кряква (цветная вкладка, рис. 33) обычна на гнездовании на п-ве Камчатка, редка в континентальных районах области и на Командорских о-вах. Повсеместно населяет водно-болотные угодья, но нигде плотность популяции не бывает высокой. Выводки держатся в основном на озерах, на болотах, на солончатых и пресных заросших лиманах, немного на реках. Линяющие самцы собираются стаями по 4–10 и до 40 особей на болотах, заросших озерах и в низовьях крупных рек (особенно любят речные старицы, тихие боковые русла рек), больше всего их линяет в низовье р. Камчатка. В периоды миграций собирается десятками, сотнями и тысячами особей на лиманах, лагунах, крупных озерах, в низовьях и среднем течении больших рек. До 14,5 тыс. крякв до недавнего времени зимовали на незамерзающих реках и озерах Камчатки (Герасимов, 1971), в настоящее время, по нашим данным, их порядка 5–6 тыс. особей.

По характеру питания кряквы одинаково охотно поедают растительные корма (семена и разные части растений) и водных беспозвоночных. Пищу добывают чаще всего на мелководных заросших участках, переворачиваясь

вниз головой «поплавком», и склевывают ее со дна, с растений, выбирают из ила; нередко питаются на суше. Не ныряют.

Мы изучили содержимое 28 желудков кряквы, добытых в периоды весенней (май) и осенней (сентябрь и октябрь) охоты. Среди гастролитов (мелких камешков), семян, остатков корневищ, вегетативных и генеративных частей травянистых и кустарничковых растений, а также водных насекомых и мелких моллюсков мы лишь один раз нашли рыбу. Это было в октябре 1999 г. на одном из озер в низовье р. Островной. У добытой охотниками кряквы оказалось 8 мальков, всего вероятнее, кижуча размером до 9 см. Кроме того, наблюдения, сделанные нами на рр. Шумной (в Кроноцком заповеднике) и Плотниковой, свидетельствуют о том, что в годы массового нереста горбуши кряквы охотно поедают ее икру. При этом кряквы не разоряют гнезд лососевых, а лишь склевывают потерянную икру, сносимую течением или лежащую на дне. Это не носит массового характера, кряквы не собираются при этом стаями или скоплениями, но держатся группами, парами и поодиночке. Поздней осенью, когда реки начинают замерзать, а на дне еще есть не до конца разложившаяся снетка, кряквы порой поедают мягкие ткани, поднимая клювом куски тушки (р. Кроноцкая).

Чирок-свистунок (цветная вкладка, рис. 34) – обычный вид, гнездящийся в водно-болотных угодьях по всей Камчатке. Выводки держатся в основном на заросших озерах, в тихих солоноватых и пресных лиманах и лагунах, немного на ручьях. Самцы линяют стаями до 20 особей на озерах, реках, болотах, больше всего их собирается в бассейне р. Камчатка. В периоды миграций собирается десятками, сотнями и тысячами особей на крупных озерах, в лагунах, лиманах, в низовьях и среднем течении рек. Как минимум, несколько сотен особей зимует на незамерзающих реках и озерах в южной части п-ва Камчатка.

Кормится наплаву, как правило, на мелководных и заросших участках, где легко достать корм со дна, при этом чирок переворачивается вниз головой «поплавком». Не ныряет. Пищу склевывает с поверхности грунта, с растений, выбирает ее из ила. В целом некоторое предпочтение отдает растительной пище, но доля животных кормов значительна, а порой может быть преобладающей.

Мы изучили 23 желудка свистунков, добытых в период весенней (май) и осенней (сентябрь и октябрь) охоты. Их содержимое состояло в основном из гастролитов (мелких камешков) и растительных остатков (семена травянистых, кустарничковых и даже древесных растений, вегетативные части и корешки трав, единично ягоды шикши); им значительно уступали по объему хитин водных беспозвоночных, в частности, насекомых. Ни в одном не было остатков рыбы.

Ничто не указывает на питание чирков-свистунков лососевыми, кроме визуальных наблюдений зимой на нерестилищах в бассейне оз. Курильского. Здесь часто (но не каждый год) зимуют от 20 до 60 чирков. Как правило, они держатся на самом озере и довольно далеко от берегов в глубоководных местах, но также на р. Озерной, а время от времени залетают на мелководные озерные ключевые нерестилища, где в небольшом числе собирают лежащие на дне икринки нерки, когда их там много. По количеству поедаемой икры чирок-свистунок значительно уступает другим гусеобразным, и этот корм для него скорее можно отнести к случайным, который бывает возможным только в условиях обилия и доступности в годы высокой численности производителей.

Морская чернеть (цветная вкладка, рис. 35) населяет водно-болотные угодья по всей Камчатке. Один из видов гусеобразных, доминирующих на гнездовании во многих районах полуострова среди болот с озерами. Выводки держатся главным образом на озерах и лиманах, немногие на реках. Линные скопления самцов достигают десятков и многих сотен особей в низовьях крупных рек, часто вместе с ними держатся и другие гусеобразные. На миграциях в низовьях рек, на озерах, лиманах, в бухтах обычно собирается сотнями, тысячами, известны скопления десятками тысяч особей. В небольшом числе зимует в прибрежной полосе моря, изредка залетает на пресные водоемы.

Добывает корм наплаву и на дне неглубоких, как правило, заросших водоемов, ныряя на глубину до 1,5–2 м. Рацион состоит из животной и растительной пищи, но животные объекты обычно преобладают.

Мы разобрали 13 желудков уток этого вида, добытых в период весенней охоты (май) и осенью (август-сентябрь) на реках Южной Камчатки. Во всех преобладали водные беспозвоночные (пресноводные моллюски и ракообразные), значительно меньший объем занимали остатки водной растительности. Рыбы не было. Однако, в годы массовых подходов горбуши и кеты морские чернети способны поесть потерянную рыбой сносимую течением икру. Мы наблюдали это в начале августа 1996 г. в низовье р. Быстрой в Усть-Большерецком районе. Скорее всего, речь идет о единичных случаях.

Каменушка (цветная вкладка, рис. 36) населяет горные реки и ручьи в зоне субальпика. Выводки держатся на реках. Самцы линяют в основном на море, немногие на реках; здесь же собираются негнездящиеся особи, доля которых достигает 10–15 % популяции. На миграциях и зимой собираются стаями на море.

Питание на море почти не изучено. Мы знаем, что линяющие каменушки собираются возле скалистых мысов и рифов, где склевывают с камней моллюсков. В желудке каменушки, найденной нами мертвой на пляже, оказались кусочки раковин моллюсков и морского ежа.

На реках эти утки специализируются на питании реофильным бентосом, поедают главным образом ручейников и других водных насекомых, а также пресноводных моллюсков. Держатся наплаву и, опустив голову в воду, собирают корм с поверхности камней и грунта.

Мы разобрали содержимое 7 желудков каменушек, добытых летом на реках юго-восточной Камчатки: в одном найдены оболочки от лососевой икры. Кроме того, судя по визуальным наблюдениям, каменушки, похоже, способны единично поесть мальков лососевых.

Гоголь (цветная вкладка, рис. 37) гнездится в лесах по берегам рек и озер по всему п-ву Камчатка и на юге Корякского нагорья. Всюду многочислен, но вполне обычен. Выводки держатся на реках, некоторые на озерах

(там, где гнездились). Самцы линяют поодиночке, группами и стаями до 10–20 особей в низовьях крупных рек, в том числе вместе с другими гусеобразными. Примерно 2–3 тыс. гоголей зимуют на незамерзающих реках и озерах. На пролете весной в апреле и в первой половине мая, а осенью с конца сентября по ноябрь включительно собираются десятками, сотнями и тысячами особей на крупных реках, на озерах, на лиманах, бывают на море.

Корм добывает на дне водоемов, ныряя на глубину до 3–4 м и склевывая его с поверхности дна, либо с затонувших веток, кустов, деревьев; редко ловит живую рыбу. В рационе всегда присутствуют животные корма, растительную пищу употребляет редко.

Мы изучили содержимое 15 желудков гоголей, добытых в периоды весенней (май) и осенней (октябрь) охоты. Во всех были водные беспозвоночные (ракообразные и насекомые) и только в двух желудках оказались остатки трехиглой колюшки, причем в одном желудке вместе с колюшкой обнаружены еще, по крайней мере, два малька кеты (руч. Теплый, лим. Семячикский).

В годы массового нереста горбуши на р. Шумной в Кроноцком заповеднике неоднократно наблюдали гоголей, которые в самом низовье и в устье реки вместе с кряквами поедали потерянные рыбой икринки, сносимые течением, и лежащие на дне. Этим занимались одиночные птицы и пары. Так же икрой питаются и гоголи, зимующие на оз. Курильском. Здесь собирается от 80 до 300 гоголей. Поодиночке, парами и небольшими разрозненными стайками вместе с другими гусеобразными (с кряквой и большим крохалем) в ноябре–марте гоголи время от времени кормятся на литоральных и ключевых (озерных) нерестилищах. В сезоны высокой численности нерки, когда из-за смены отнерестившихся производителей, приступающих к нересту в разное время, гнезда перекапываются, и множество икры буквально всюду лежит на дне нерестилищ и заполняет неровности грунта (например, в 1989–1991 гг. и зимой 2007/2008 г.), употребление ее в пищу гоголями было особенно наглядным. Но даже в такие сезоны нельзя сказать, что икра являлась их основной пищей. Гоголи поедали ее, как обильный и легкодоступный корм, не отдавая ему предпочтение в целом. По сравнению с кряквой гоголь определенно поедает икры меньше.

Горбоносый турпан (цветная вкладка, рис. 38) населяет водно-болотные угодья по всей Камчатке, за исключением Командорских о-вов. Часто гнездится отдельными парами на крупных, в том числе горных озерах, где других уток может не быть совсем. Выводки держатся на озерах. На миграциях и зимой образует крупные скопления в прибрежной полосе моря.

Питание почти не изучено. Мы разобрали желудки двух турпанов. Один был добыт зимой на море близ села Жупаново. Среди содержимого желудка оказались раковины моллюсков и хитин ракообразных. Другого турпана застрелили на оз. Карымском в июле 1991 г., то есть незадолго до последнего крупного извержения вулкана Карымского в 1995 г., происходившего, как известно, через озеро, и уничтожившего в нем все живое.

Так вот, в желудке этой утки мы нашли остатки кокани (жилой нерки) и хитин насекомых. Возможно, кокани горбоносые турпаны питаются и на других озерах Камчатки, где эта рыба живет в естественных условиях (оз. Кроноцкое) или интродуцирована человеком (например, оз. Толмачева). Впрочем, мы не знаем как часто и в каком количестве турпаны поедают кокани, является ли этот корм для них случайным или существенным хотя бы временно.

Длинноносый (средний) крохаль (цветная вкладка, рис. 39) населяет водно-болотные угодья, берега рек и озер по всей области. Всюду обычен. Выводки держатся главным образом по руслу рек. Здесь же на реках, но также и на море собираются стайками негнездящиеся особи (их доля достигает 10–15 % популяции). Самцы линяют главным образом на реках, а также на озерах и на море вблизи устьев рек и возле скалистых обрывов, объединяясь в стаи до 20–30 особей; больше всего их собирается у скалистых мысов вдоль восточного побережья Камчатки. На миграциях держатся повсеместно на реках, озерах, в лиманах и на море, образуя скопления численностью до 500 особей. Около 1 тыс. длинноносых крохалей зимует на незамерзающих водоемах Камчатки и на Командорских островах.

Рацион питания – почти исключительно животный. Растительная пища и гастролиты занимают очень малую долю от содержимого желудков. Добычу высматривает на плаву, погрузив в воду голову, а заметив рыбу, ныряет за ней и преследует под водой, помогая себе при этом крыльями. Нередко охотится на рыбу коллективно, стайками, быстро двигаясь по течению как бы фронтом (цепью) по 6–12 птиц (возможно потому негнездящиеся особи летом нередко собираются на реках именно стайками, что, видимо, облегчает им добычу корма). При этом крохали могут громко хлопать крыльями по воде, развивая большую скорость. Птицы загоняют рыбу на отмели, на песчаную косу, на остров, где и хватают ее из воды, а то и с гальки (Кишинский, 1980; наши сведения).

О питании на море сведений нет. На пресных и солоноватых водоемах, судя по анализу 17 желудков, основная пища – рыба (разные виды, в том числе, например, трехиглая колюшка, мелкая корюшка *Osmerus mordax* и хариус *Thymallus arcticus*), но также существенную роль играют и водные беспозвоночные (ракообразные и насекомые). Из рыбных кормов решающее значение имеют все же лососевые. На большинстве рек Камчатки прежде всего, это гольцы размером от мелких мальков до особей длиной 15–18 см; ловят, кроме того, мелких кунджу и микижу. На оз. Кроноцком поедают еще и кокани. Жилой формой нерки питались и длинноносые крохали, обитавшие на оз. Карымском, пока извержение вулкана в январе 1995 г. не уничтожило ее популяцию в этом водоеме.

Длинноносые крохали употребляют в пищу молодь тихоокеанских лососей тех видов, которые преобладают на конкретном водоеме в данное время. И, по-видимому, среди уток этот вид птиц, как и большой крохаль, является основным потребителем мальков рыб рода *Oncorhynchus* на Камчатке. Кроме того, однажды мы наблюдали (р. Плотникова, 1998 г.), как длинноносый крохаль пытался поедать сненку горбуши. А в годы массового нереста горбуши (например, в 1996 и 1998 гг. в бассейнах рек Западной Камчатки) крохали в значительном количестве поедают икру, сносимую течением и лежащую на дне. В начале октября 1983 г. на р. Николке А. Г. Урнышев наблюдал, как

длинноносые крохали поедали икру кижуча, которая открыто лежала на дне нерестилищ из-за их переполнения.

Большой крохаль (цветная вкладка, рис. 40) населяет заросшие лесом берега сравнительно крупных рек и олиготрофных озер и в небольшом числе – заболоченные тундры. В летнее время уступает по численности длинноносому крохалю почти повсеместно. Выводки держатся на крупных реках, в их нижней, спокойной части, главным образом там, где реки образуют систему проток и рукавов. Самцы линяют на реках, но большинство – на море, поблизости от скалистых мысов, рифов, в бухтах. На миграциях держится повсеместно небольшими стайками и местами образует скопления до 500 особей. Зимует на п-ве Камчатка, изредка на Командорских о-вах. До недавнего времени численность зимующих больших крохалей достигала на Камчатке порядка 5 тыс. особей, в настоящее время их чуть меньше, примерно 3–4 тыс. Зимой большой крохаль значительно преобладает по численности над длинноносом.

Большой крохаль – почти исключительно рыбаодная птица. Беспозвоночные животные, растительные корма и гастролиты занимают малую долю (менее 10 %) от содержимого его желудков. Правда, именно большой крохаль иногда может съесть даже мелкого зверька, попавшего в воду. Так, в сентябре 1996 г. на р. Быстрой мы наблюдали, как самец крохали догнал на плаву землеройку, либо полевку (точнее рассмотреть не удалось), переплывавшую протоку реки, и съел ее. Но это единственный случай поедания зверька, известный нам для уток Камчатки, и его следует рассматривать в качестве исключения.

Живую рыбу добывает под водой, ныряя за ней на глубину до нескольких метров (30 июня 1977 г. самец большого крохали попал в рыбацкую сеть в бухте Караге на глубине 3,5 м). О питании на море ничего не известно. Летом на пресных и солоноватых водоемах питается разными видами рыб, но решающее значение играют лососевые, и на большинстве рек – главным образом гольцы. У нас была возможность изучить всего три желудка от птиц, добытых с июня по август: во всех были кости от рыбы с единичными остатками хитина и несколькими гастролитами. Из рыбных остатков, которые удалось определить, оказались голец и молодь кеты. Большой крохаль, как и длинноносый, наверняка поедает молодь всех видов тихоокеанских лососей, которые преобладают в конкретном водоеме в данное время. Но гольцы – их основной рацион. 14 мая 1972 г. в течение получаса мы наблюдали, как пара больших крохалей активно вылавливала мальков гольца среди густых водорослей на Новом Семячке; было очевидно, что густые заросли затрудняли малькам движение, они словно запутывались в них или прятались, и крохали без труда ловили добычу. На реках, где происходит особенно массовый нерест горбуши, когда плотность откладки икры очень высока (как например, в 1980 г. на р. Пымте и в 1996 г. на р. Плотниковой), в августе-сентябре большие крохали поедают сносимую течением и лежащую на дне икру. Причем какое-то время они могут питаться почти исключительно икрой, не покидая богатые кормом участки реки по 2–3 недели. Аналогичную ситуацию наблюдал А. Г. Урнышев в начале октября 1983 г. на р. Николке, где большие крохали в большом количестве поедали икру кижуча, которая оказалась на поверхности грунта из-за чрезмерно высокой численности производителей, из-за чего гнезда неоднократно перекапывались сменяющимися одна другую нерестящимися парами. Большой крохаль – непременный обитатель нерестилищ, какому бы виду лососевых они не принадлежали, если там есть доступная для добычи икра. Это было известно издавна. У камчадалов существует старый способ ловли крохалей капканами, когда приманкой служит именно икра: ее либо рассыпают, либо нанизывают на веревку и привязывают к ловушке. Характерно для этого вида и питание гниющей рыбой. Известно (Остроумов, 1983), что большие крохали на оз. Ушковском охотно поедали пласты соленой рыбы, которые местные жители в прошлом нередко опускали на ночь на веревках в воду для вымачивания. Нередко к утру от пары пластов оставались только шкура и скелет.

Зимой поедает почти исключительно рыбу (растительные корма и беспозвоночные в это время года занимают еще меньшую долю, чем летом), и обычно это гольцы, притом весьма крупные. В январе 1972 г. на Семячском лимане мы осмотрели самца большого крохали, сбитого тетеревятником. У него в пищеводке было 2 гольца по 20 см каждый, хвосты которых торчали изо рта. На р. Жупановой у добытого самца оказались две микижи по 18 и 26 см. А. Николаев рассказал нам о том, что на оз. Курильском в январе 1983 г. подобрали погибшего крохали, заглотившего гольца длиной около 40 см и массой немного менее 0,5 кг. Вероятнее всего, птица не сумела проглотить такую добычу и погибла.

Большие крохали, зимующие на оз. Курильском (их собирается здесь от 200 до 350 особей), в годы достаточно высокой численности производителей красной питаются в основном ее икрой и предпочитают икру другим кормам. Крохали не только собирают икру со дна нерестилищ, но приспособились поедать ее вместе с лебедями-кликунами, пользуясь их способностью разрывать гнезда нерки. Сами крохали самостоятельно этого делать не могут. В поисках корма они погружают в воду голову и быстро плавают, меняя то и дело направление. Найдя икру, ныряют за ней, если это глубоководный участок, либо склевывают ее клювом, опуская в воду шею. Кроме того, большие крохали поедают полуразложившуюся мертвую нерку, отщипывая клювом мякоть тканей в воде. Судя по содержимому 10 желудков птиц, добытых на нерестилищах (Ладыгин, 1997), сценка составляет 16–17 % их содержимого, что позволяет сделать вывод о том, что мертвые лососевые – достаточно важный корм для больших крохалей.

Скопа (цветная вкладка, рис. 41). Камчатская полуостровная популяция этого вида – географический изолят, ареал которого простирается от бассейна р. Авачи и рек юго-западной части Камчатки до бассейна р. Караги. Летние находки взрослых птиц известны до р. Авья-Ваям. Ближайшая граница уже континентальной популяции этого вида находится в верхней части бассейна р. Пенжины. На Камчатке размножается, как минимум, 100–120 пар, большая часть которых (не менее 60 пар) сосредоточена в бассейне р. Камчатки; гнездится также на оз. Кроноцком, Курильском, Паланском, в бассейне р. Быстрой и в ряде мест на крупных реках. Населяет прибрежные леса, причем в основном в среднем и верхнем течении и на важнейших притоках крупных рек, нередко уже в горной обстановке.

Кормится на тех же реках и озерах, где гнездится, но часто летает на другие, соседние с ними, крупные водоемы и на море. Ловит только живую рыбу, бросаясь за ней в воду с полета и погружаясь при этом на две трети тела. В гнездах мы находили добычу массой, по крайней мере, до 2 кг, обычно в пределах 1,5 кг. Возможно, ловит и более крупную рыбу.

Скопа в условиях Камчатки – почти исключительно рыбаодная птица, и только иногда добывает уток, озерных чаек, ондатру *Ondatra zibethicus* (их остатки мы находили в гнездах). Мы осмотрели только три гнезда, в которых были остатки рыбы, принесенной птенцам, но много раз наблюдали взрослых птиц за охотой и, кроме того, собрали большой объем информации от других наблюдателей. В рацион питания на внутренних (пресных и солоноватых водоемах) почти повсеместно входят голец и кунджа; в бассейне р. Камчатки, кроме того, – хариус и карась *Carassius auratus*; в бассейне оз. Кроноцкого – гольцы и кокани; на р. Быстрой – микижа. С началом хода на нерест тихоокеанских лососей скопа ловит горбушу и некрупную нерку. Живых кету, кижуча и чавычу ей поднять, видимо, не под силу.

Мохноногий канюк (цветная вкладка, рис. 42) – один из самых обычных и широкораспространенных видов хищных птиц на Камчатке. Высокой численности обычно достигает в годы обилия мышевидных грызунов. Населяет опушки крупных лесных массивов, разреженные леса, а также скалистые обнажения на речных и морских берегах и на склонах гор поблизости от открытых ландшафтов – тундр, лугов и сельскохозяйственных угодий. В условиях Камчатки мохноногого канюка можно отнести к специализированным в трофическом отношении видам, поскольку он преимущественно питается мелкими мышевидными грызунами. Рыба не является характерной для него пищей. Тем не менее, канюки эпизодически (прежде всего, в сезоны низкой численности мышевидных, когда ощущается дефицит основных кормов) поедают мертвых лососевых (производителей), по каким-то причинам погибших и выброшенных на берег реки. Мы не наблюдали, чтобы канюки ловили рыбу самостоятельно, или поедали бы уже отнерестившихся погибших особей с гниющими тканями (сненку). Речь идет только о недавно выброшенных на берег взрослых лососях, ткани которых остаются вполне свежими, но и это бывает крайне редко. На Сахалине мохноногие канюки поедают и сненку (Нечаев, 1991).

Беркут (цветная вкладка, рис. 43) населяет леса и горы по всей области. Камчатская популяция насчитывает приблизительно 250–300 пар, большая их часть сосредоточена в горных отрогах Срединного и Восточного хребтов, а также в таежных лесах бассейна р. Камчатки. Зимой часть беркутов держится на вулканических долах возле оленьих табунов, но большинство спускается с гор в речные долины, в приморскую зону, на реки и озера, свободные ото льда и богатые рыбой. От 700 до 1,5 тыс. беркутов зимует на п-ве Камчатка (вероятно, часть их прибывает из континентальных районов). Обычно они держатся поодиночке, редко небольшими группами, самое большое их скопление возникло на оз. Курильском с увеличением здесь численности нерки: с 1989 по 1997 г. здесь собиралось от 7 до 40 особей, а в зимний сезон 2006/2007 гг. на озере держалось еще больше – порядка 60–70 беркутов.

Летом спектр питания разных пар может существенно различаться в том, что касается предпочитаемых ими кормов, в зависимости от условий, в которых расположены гнездовые участки. В целом, беркуты питаются главным образом зверями и птицами (суслики, мышевидные грызуны, зайцы, куропатки, иногда утки, павшие животные), но не рыбой.

Зимой поедают павших зверей, в частности, оленей, ловят зайцев, куропаток, нападают на лисиц. Кроме того, поедают приманку, выставленную охотниками в капканах, и попавших в ловушки пушных зверьков; при этом часто сами попадают в капканы. У многих особей зимой большую или меньшую роль в питании играет рыба, которую беркуты добывают на реках и озерах или поедают в капканах. Так, в ноябре и декабре ловят на нерестилищах позднего кижуча, уже малоподвижного и лошалоого. Подбирают мертвую рыбу, сохранившуюся на берегах. Мы не наблюдали, чтобы беркуты самостоятельно ловили в воде живую, пусть и лошальную, рыбу, вытаскивали бы ее на берег, как это делают орланы. Но описали на р. Новом Семьячике такой сюжет: беркут, сидевший на березе на возвышенном берегу ключевого озера посреди леса, долго наблюдал за кижучем, который вяло шевелился, приподнимая хвост, на мелководье у самого берега, лежа на боку на дне так, что наполовину был над водой. Наконец, когда рыба надолго застыла без движения, он слетел на берег, подошел к кижучу (глубина была всего 3–4 см) и стал его поедать. Беркуты охотно подбирают остатки рыбы, пойманной и недоеденной белоплечим орланом, вороном и медведем (*Ursus arctos*).

На оз. Курильском зимой питаются только неркой, причем и здесь ни живую, ни мертвую рыбу самостоятельно беркуты, как правило, не ловят и из воды не вытаскивают, а отбирают ее у воронов и поедают остатки трапезы белоплечих орланов и орланов-белохвостов на суше и на мелководье у самого берега. В сезоны высокой численности производителей нерки, когда нерестилища заполнены рыбой, беркуты почти не конфликтуют из-за пищи с белоплечими орланами, преобладающими на оз. Курильском зимой, поскольку обычно добывают корм в часы, когда белоплечие орланы наименее активны и в основном отдыхают. Разделявая рыбу, беркуты нередко собираются группами по 2–5 особей. За день беркут съедает остатки от 2–5 рыбин, и в зависимости от того какой они были величины, затрачивают на разделку одной рыбы до 2–4 часов и более.

В сезоны, когда рыбы на озере недостаточно, в условиях прикормки, беркуты первыми из крупных хищных птиц (вслед за черными воронами и сороками) садятся к добыче, и с появлением белоплечих орланов активно участвуют в конфликтных отношениях с ними.

Орлан-белохвост (цветная вкладка, рис. 44) населяет приречные леса по всей области. Камчатская популяция насчитывает примерно 250 пар (80–100 пар на п-ве и 100–150 пар в континентальных районах Корякии). 80–90 % из числа белохвостов, размножающихся на п-ве Камчатка, сосредоточены в бассейне р. Камчатки, где относительно невысока численность белоплечих орланов. По рекам Восточной и Западной Камчатки сравнительно редки, в лучшем случае – по одной, максимум две пары на самых крупных реках (найжены на Опале, Кихчике, Облуко-

виной и других). К северу полуострова (в бассейне р. Тигиль) численность увеличивается. Большинство белохвостов покидают Камчатку на зиму. Те, что остаются, держатся на крупных незамерзающих реках и озерах, иногда на морском побережье. Мигрируют поодиночке или разрозненными группами вдоль побережий. Миграционных скоплений не образует, но на лиманах и крупных озерах, богатых рыбой, может собраться от 3 до 15 особей. Самое крупное скопление зимой образовалось на оз. Курильском благодаря высокой численности нерки после 1985 г.: от 30 до 60, максимум (1989–1993 гг.) до 100 особей. В последующие зимние сезоны (до 2006 г.) с сокращением количества производителей нерки, которых пропускали в озеро, орланов-белохвостов стало меньше.

Летом набор предпочитаемых кормов разных пар белохвостов не одинаков, и объясняется это, прежде всего, природными различиями разных гнездовых участков. В Корякском нагорье, например, млекопитающие (заяц-беляк *Lepus timidus*, суслик *Spermophilus parryii*, иногда лисица *Vulpes vulpes*, павшие олени *Rangifer tarandus*) и птицы (куропатки, утки, морские колониальные виды) занимают в питании, в общем, больший объем, чем на п-ве Камчатка. В рационе орланов-белохвостов, живущих в бассейне р. Камчатки, по сравнению с корякскими орланами, значительно больше рыбы. На п-ве Камчатка разница в питании очевидна у пар, гнездящихся, с одной стороны, в бассейне р. Камчатки и на реках западной части полуострова в их среднем течении (здесь среди объектов добычи больше пресноводных животных, в основном рыбы), с другой – тех, что гнездятся поблизости от морского побережья, где белохвосты приносят в гнездо камбал *Pleuronectidae*, бычков *Cottidae*, треску *Gadus macrocephalus*, поедают остатки выброшенных волной трупов морских животных. Рыба, в том числе лососевые, – важный корм всех белохвостов, где бы они не селились. Однако до подхода тихоокеанских проходных лососей в реки питание орланов разнообразнее: из лососевых в это время они ловят гольцов, кунджу, хариуса, а доля нерыбных кормов выше. С подходом проходных лососей ловят горбушу, нерку, кету, видимо, и кижуча, бросаясь за ними в воду или выхватывая небольшие экземпляры из воды в полете. С окончанием нереста белохвосты поедают сненку, причем даже при обилии мертвой рыбы орланы любят поедать остатки трапезы других птиц, прежде всего белоплечих орланов, а также не брезгают остатками «со стола» медведей. Во время осеннего пролета в конце сентября, в октябре и в начале ноября на реках, где долго сохраняется много мертвой рыбы, порой собирается вместе с другими птицами до 30–50 белохвостов (р. Пымта, 1980 г., р. Воровская, 1996 г.). Но это бывает редко, обычно орланы этого вида, в отличие от белоплечих, держатся более разрозненно, поодиночке и небольшими группами.

Зимой на оз. Курильском орланы-белохвосты питаются только неркой, причем поедают главным образом остатки трапезы белоплечих орланов, будь то остатки живой рыбы или мертвой. Живую нерку белохвосты на озере самостоятельно не ловят, а мертвую время от времени вытаскивают на берег сами, но чаще всего их добычу потом отбирают опять же белоплечие орланы. Белоплечие орланы активно пиратствуют на белохвостах, и этим, вероятно, объясняется стремление орланов-белохвостов кормиться главным образом в те часы, когда белоплечие орланы, насытившись, отдыхают. В целом среди объектов зимнего питания белохвостов на оз. Курильском мертвая рыба преобладает. За день один орлан-белохвост (в тех случаях, когда удавалось наблюдать одну и ту же птицу все светлое время суток) съедает от 3 до 7 остатков рыбы разного размера.

Белоголовый орлан (цветная вкладка, рис. 45) – американский вид, в прошлом столетии (примерно до 1882–1884 гг.) гнезился на о. Беринга (Stejneger, 1885). Позже на гнездовании не отмечен.

Известны эпизодические залеты на Командорские о-ва и в разные районы п-ва Камчатка. До недавнего времени большинство встреч с залетными птицами приходилось на осень (октябрь) и зиму. В 1994–1997 гг. в бассейне р. Камчатка белоголовых орланов неоднократно находили в течение всего года, в том числе летом. Возможно, в эти годы на Камчатку залетела группа белоголовых орланов, которые держались несколько сезонов.

В границах основного ареала вида в Северной Америке белоголовый орлан питается преимущественно рыбой (Stalmaster, 1987), включая лососевых (56 %), а также птицами (28 %), млекопитающими (14 %) и другими объектами (2 %). Фактических наблюдений по питанию белоголовых орланов на Камчатке нет, но, судя по местам встреч с этими птицами и условиям, в которых они находились, лососевые являются важным, хотя, вероятно, не единственным кормом. Так, на о. Беринга этот вид гнезился на скалистом морском побережье поблизости от нерестовых лососевых рек. Залетные орланы также держатся на морском побережье, на реках и озерах, богатых лососевыми. В январе 1992 г., в декабре 1993 и зимой 2005/2006 гг. (сообщение инспектора Кроноцкого заповедника Е. Максимовой) белоголовый орлан отмечен среди других крупных хищных птиц на оз. Курильском, где мог питаться, по сути, только неркой.

Белоплечий орлан (цветная вкладка, рис. 46) населяет, главным образом, леса по берегам моря, рек и крупных озер по всему п-ву Камчатка и в континентальных районах области до бух. Павла и низовий р. Пенжины. Камчатская популяция насчитывает 1 200–1 500 гнездящихся пар и, по крайней мере, 1 500 негнездящихся (неполовозрелых) птиц. Основная часть населения сосредоточена в долинах рек в приморской полосе. 5 % гнезд расположены на скалах на морских берегах. Выводки до октября держатся вблизи гнездовых участков на озерах, реках, по берегам лиманов, в бухтах и на морских пляжах, а затем птицы поодиночке приступают к кочевкам. Родители, выкармливая птенцов, летают за пищей на пресные, солоноватые водоемы и на море, на расстояние до 8–12 км. Как минимум, одна-две сотни белоплечих орланов (в одни сезоны больше, в другие меньше) покидают Камчатку на зиму, но большинство лишь смещаются из северных районов в более южные. Всего на Камчатке (по данным на 1985–1986 гг.) зимует 3 600–4 250 особей.

Спектр питания белоплечих орланов, в общем, довольно разнообразный, но основная их пища – рыба (у большинства пар – главным образом лососевые), а также выбросы моря. Места концентрации рыбы и ее доступность определяют сезонные перегруппировки птиц. Остальные корма играют в целом подчиненную роль, но при дефиците главных источников питания становятся ощутимыми в рационе, а нередко и преобладают.

Среди потребителей лососевых белоплечих орлан – важнейший вид из птиц, но в разные сезоны года и в разных условиях его трофические связи с рыбой этих пород не одинаковы.

Весной, до появления проходных лососевых (на разных реках этот период времени длится до мая или июня) спектр питания белоплечих орланов наиболее разнообразный, а преобладание тех или иных кормов объясняется скорее своеобразием природных условий мест обитания. Приблизительно 60 % гнездящихся пар белоплечих орланов (те, что гнездятся на скалах и морских островах, и те, что устроили гнезда в низовьях рек на расстоянии до 10 км от побережья) в большей или меньшей степени в гнездовой период трофически связаны с морскими побережьями. Здесь в рацион их питания обязательно входят морские виды рыб (камбала, треска, навага, корюшка, сельдь *Clupea pallasii*, северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, морские окуни *Sebastidae*, минтай *Theragra chalcogramma*, рыба-лягушка *Aptocyclus ventricosus* и др.). В устьях рек, кроме того, употребляют в пищу колюшек, а также выброшенных на берег беспозвоночных (главным образом, крабов, морских ежей, моллюсков, в том числе осьминогов), павших и выброшенных волнами птиц и морских млекопитающих (ластоногих, китов). Кроме того, орланы успешно таскают детенышей ластоногих в местах щенки, ловят морских птиц (бакланов, чайковых и чистиковых) возле их колоний и линяющих на море уток. Живую добычу подкарауливают с наблюдательных постов (с деревьев, со скал и высоких берегов) и ловят ее с лету, либо бросаются за нею в воду.

В рационе орланов (взрослых и птенцов), живущих возле крупных колоний морских птиц, последние занимают до 70 % объема потребляемых кормов. Рыба, в частности, лососевые занимают у них небольшую долю рациона. К примеру, пара белоплечих орланов, гнездившаяся в 1995–2000 гг. в Авачинской бухте в 1,5 км от о. Бабушкин Камень, на котором расположено крупное поселение морских птиц, все лето кормила птенцов преимущественно тихоокеанскими чайками *Larus schistisagus*, берингийскими бакланами *Phalacrocorax pelagicus*, моевками *Rissa tridactyla*, кайрами *Uria* sp. и линными утками. И это повторялось из года в год. То же мы наблюдали у орланов, гнездившихся на о. Старичков, расположенном поблизости от Авачинской бухты.

Те орланы, что обитают на большом удалении от моря, добывают рыбу на реках и озерах. Весной это главным образом голец и кунджа, в гнездах на рр. Жупанова, Опала и Кихчик мы нашли микижу. В большем или меньшем количестве потребляют нерыбные корма, среди которых наибольшую долю занимают птицы (утки, чайковые, вороны, сороки, куропатки), меньше – млекопитающие (ондатра, мышевидные грызуны, включая полевок и крыс, редко зайцы и суслики) и падаль. Рыба присутствует почти всегда, но ее доля в это время может быть совсем невелика.

Таким образом, белоплечие орланы, гнездящиеся в разных природных условиях (на берегу моря, на горном озере, в речной долине) различаются спектром предпочитаемых кормов. Но разница подчас заметна даже у соседних пар, живущих на одном водоеме, что, на наш взгляд, объясняется не только различиями в условиях добычи кормов, но и разными охотничьим опытом и навыками отдельных особей.

Летом, с началом хода массовых проходных лососей, в рационе белоплечих орланов, гнездящихся по берегам пресных водоемов, все большую долю занимают живые лососи: сначала нерка, горбуша, затем кета, а позже и кижуч. Впрочем, такая очередность нереста проходных тихоокеанских лососей – схематична. В популяциях нерки, кеты, кижуча есть сезонные расы (ранние, поздние), те или иные из них идут на нерест с лососевыми других видов одновременно.

Белоплечие орланы поднимают рыбу весом до 3,1 кг, а вытащить из воды на берег способны экземпляры весом до 4,6 кг. Рыба таких размеров чрезвычайно сильна, и мы неоднократно наблюдали орланов, безуспешно пытавшихся с нею сладить или вытаскивавших в конце-концов добычу измокшими и совершенно обессиленными в результате поединка. Белоплечие орланы ловят лососей, принадлежащих всем видам, известным на Камчатке. Разумеется, только подходящего размера. Крупные экземпляры кеты, кижуча и особенно чавычи им не под силу.

За день летом один орлан добывает пищу 2–7 раз. Когда кормят птенцов, в среднем приносят в гнездо по 1–3 рыбины в день. У орланов, которые гнездятся на морских островах, на скалах и кекурах, морские объекты могут оставаться в рационе решающими до осени.

В конце августа – ноябре большинство белоплечих орланов, взрослые и молодые, собираются десятками, а то и сотнями особей на берегах нерестовых рек, проток и озер, где еще остаются нерестящиеся, но уже малоподвижные и лошальные кета и кижуч и где скапливается мертвая рыба отнерестившихся видов (прежде всего горбуша и кета). Живые и мертвые лососевые, к каким бы видам они не принадлежали, составляют в это время основу пищевого рациона. Водоемы, богатые снеткой, и нерестилища поздних популяций проходных лососей представляют собой своеобразный каркас осеннего ареала белоплечевого орлана. Обстановка динамична. В один год орланы скапливаются на одной реке, на следующей сезон они могут быть на другой или на нескольких реках сразу, или крупных скоплений может не быть совсем. А. Г. Остроумов (1967) сообщал о крупном скоплении орланов на Хайрюзовой и Белоголовой в конце августа 1966 г. В 1990-х гг. стала «вырисовываться» своеобразная закономерность: по четным годам с наибольшей вероятностью осенние скопления орланов можно было ожидать на реках Западной Камчатки, а по нечетным – Восточной. Это объясняется, на наш взгляд, динамикой численности горбуши, самого массового вида из лососевых Камчатки. Действительно, до 1983 г. включительно высокая численность горбуши на Камчатке наблюдалась одновременно на обоих побережьях полуострова раз в два года в соответствии с продолжительностью жизненного цикла этого вида рыб. После переполнения нерестилищ производителями западнокамчатской горбуши в 1983 г., начиная с 1985 г. численность горбуши западной и восточной Камчатки колеблется в противофазе: по четным годам горбуша в массовом количестве нерестится на реках Западной Камчатки, а по нечетным – Восточной, в особенности северо-восточной (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002). Соответственно, более или менее крупные осенние скопления белоплечих орланов в 1990-е гг. в четные сезоны, если и случались, то на западнокамчатских реках (в 1996 и 1998 гг. на рр. Кихчик, Воровская, Хайрюзова), а в нечетные – на восточно-

камчатских, прежде всего, на северо-востока Камчатских реках (в 1999 г., например, на Уке, Хайлуле, Русаковой). Дополнительным источником питания белоплечих орланов осенью остаются выбросы моря, падаль. Кроме того, с началом охотничьего промысла белоплечие орланы нередко поедают пушных зверьков, попавших в ловушки, и при этом иногда погибают сами.

Зимой (с декабря по март), когда большинство водоемов покрывается льдом, подходящих для питания мест становится меньше. В это время года рыба не так доступна и ее запасы не так велики, как летом. Белоплечие орланы все больше потребляют нерыбные корма. Прежде всего, ловят млекопитающих (зайцев, реже лисиц, выдру *Lutra lutra*, молодняк снежного барана *Ovis nivicola* и северного оленя) и птиц (куропатов, уток). Поедают падаль, зверьков, попавших в охотничьи ловушки, остатки брошенных охотниками с осени ободранных туш медведей, выбросы моря. Тем не менее, рыба, и в основном лососевые, остается предпочитаемым кормом, и как только где-либо появляется возможность ее добывать, орланы собираются в таких местах группами и скоплениями.

Открытые реки и озера, где есть доступная орланам рыба, образуют своеобразный каркас зимнего размещения птиц. В таких местах на 2–3 недели, а то и на 1–2 месяца могут собираться десятки и сотни орланов. Действительно, временные массовые скопления белоплечих орланов зимой и ранней весной время от времени возникают на разных внутренних водоемах и морском побережье Камчатки. Причем, на одних и тех же водоемах в разные зимние сезоны скопления белоплечих орланов могут существовать благодаря обилию разных видов лососей. Так, на рр. Тихой и Шумной в течение двух сезонов подряд, в конце февраля и марте 1984 и 1985 гг., скапливалось до 50–120 орланов благодаря обилию гольца и кунджи. В этом же районе вдоль морского побережья в начале марта 2002 г. было учтено около 200 белоплечих орланов, которые питались, в частности, микижей (на Тихой), гольцом (на Шумной) и, видимо, какими-то морскими видами рыб. В декабре 2007 и в январе 2008 г. до 50 белоплечих орланов зимовали на оз. Ключевом в низовье р. Тихой благодаря нерестившемуся кижучу (И. Шпиленок). На р. Березовой зимние скопления орланов порой достигали 150–260 особей (декабрь 1984 г., декабрь и январь 1985/86 гг.). Неоднократные скопления белоплечих орланов десятками и до 150 особей в 1980-х гг. известны для р. Ходутки. Такие скопления могут существовать не только при обилии живой рыбы, но и благодаря долго сохраняющейся снетке поздних проходных лососей (поздней осенней кеты и кижуча).

Уникальное зимнее скопление белоплечих орланов известно на оз. Курильском. Судя по всему, они собирались на зимовку здесь издавна, но из-за глубокой депрессии местной популяции нерки в конце 1960-х и в начале 1970-х гг., численность орланов сократилась, и ихтиологи, проводившие в эти годы учеты рыбы, орланов «не замечали». С конца 1970-х гг. и особенно после 1983–1984 гг. численность популяции курильской нерки заметно выросла (рис. 8), в результате чего в годы, когда в озеро заходило особенно большое количество производителей красной (до 6 млн штук в 1990 г.), ее нерест продолжался на незамерзающих нерестилищах до марта включительно. В связи с обилием рыбы, ее доступностью в течение практически всей зимы, численность белоплечих орланов возросла до 750 особей (в 1990 г., возможно, и в 1991 г.). Максимальная суммарная численность всех трех видов крупных хищных птиц (белоплечий орлан, орлан-белохвост и беркут) достигала тогда 800 особей, а по наблюдениям А. В. Маслова (КамчатНИРО), возможно даже 900–1 000 особей.

После 1991 г. в течение 15 лет в оз. Курильское согласно расчетам оптимального заполнения нерестилищ пропускали от 0,62 до 2,5 млн производителей, то есть значительно меньше рекордного уровня. Продолжительность периода нереста нерки сократилась, уменьшилась ее численность на водоемах, где рыба доступна птицам в наи-

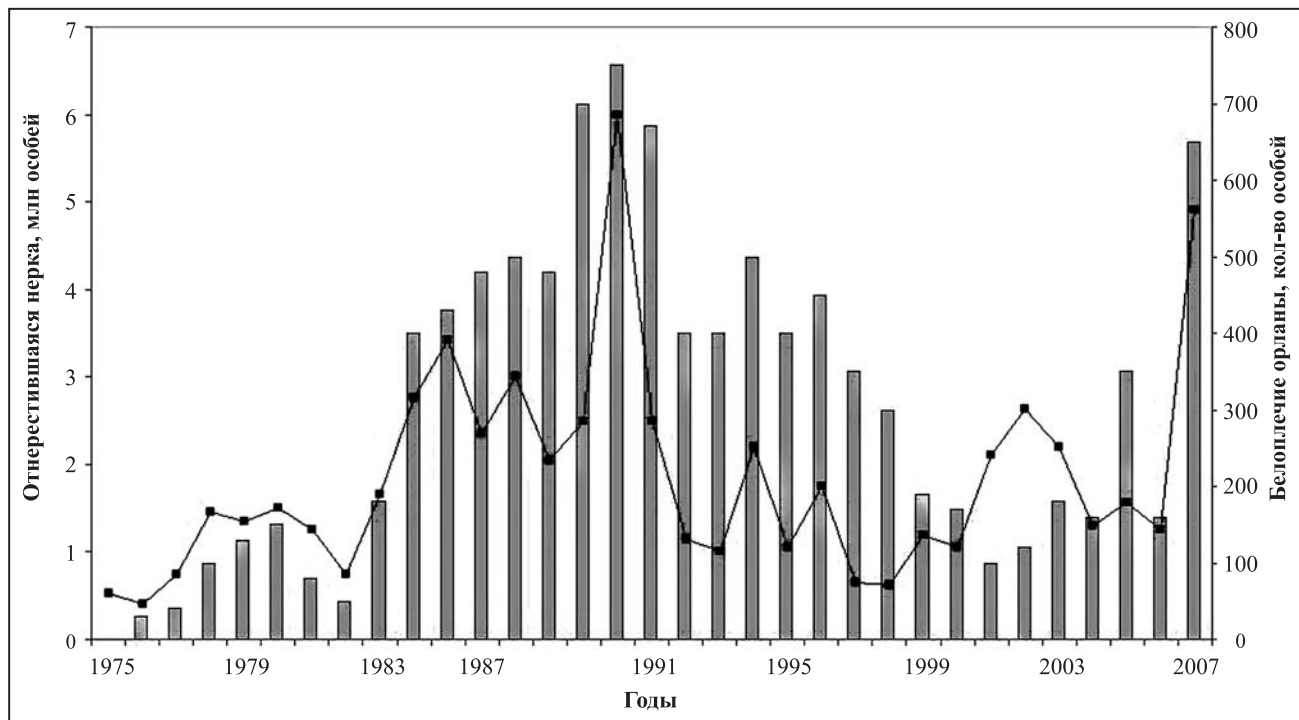


Рис. 8. Сопряженность многолетней динамики численности производителей нерки по данным КамчатНИРО (линия) и зимующих белоплечих орланов (столбцы) на оз. Курильском (по: Лобков, 2002 с корректировкой и новыми данными)

более суровый период зимы. Обычно уже во второй половине января, тем более феврале и марте, живой рыбы на нерестилищах оз. Курильского почти не оставалось или оставалось крайне мало. Численность белоплечих орланов сократилась: сначала до 500–400 особей (1992–1996 гг.), а с 1997 по 2006 г. она составляла максимум от 100 до 50 особей (рис. 8), причем такие скопления бывали только в декабре и январе. К концу января, как правило, решающая часть птиц покидала район.

Летом 2007 г. в оз. Курильское вновь прошло на нерест количество производителей, близкое к рекордному (4,91 млн, информация КамчатНИРО). И вновь (зимой 2007/2008 гг.) в бассейне озера собралось крупное скопление белоплечих орланов и других видов крупных хищных птиц (более 600 особей).

В крупном зимнем скоплении на оз. Курильском каждый из видов птиц занимает свою экологическую нишу. Белоплечие орланы более активны в самостоятельной добыче рыбы, и очень часто именно ими добытая нерка, и живая, и мертвая, или ее остатки становились добычей для других видов птиц. В основном белоплечие орланы питаются снетком (до 90 % добываемой рыбы), доставая ее из воды клювом или подтаскивая лапой по мелководью. Живую нерку добывает бросками в воду. Рыбу массой 2,5–3 кг разделяют за 3–17 мин, в среднем за 10 мин., проглатывая ее большими кусками. Никто из хищных птиц так быстро рыбу не поедает. В тех случаях, когда удавалось провести достаточные по продолжительности наблюдения, один белоплечий орлан съедал за день 1–2 целых рыбины или до 6 частей рыбных тушек разного размера. Среди белоплечих орланов при обилии пищи хорошо выражены клептопаразитические отношения, пиратство: большую часть рыбы, выловленной взрослыми и молодыми орланами, присваивают себе именно взрослые особи. Кроме того, белоплечие орланы пиратствуют на орланах-белохвостах и на беркутах, отбирая у них рыбу. Изредка орланы-белохвосты, в свою очередь, забирают рыбу у белоплечих орланов. Бывает, что добытая рыба переходит от одной птицы к другой по 5–7 раз.

В условиях недостатка пищи в опытах с искусственной подкормкой белоплечие орланы поедали рыбу, выловленную на берегу, только после того, как к добыче слетались черные вороны и беркуты. С появлением белоплечих орланов их отношения с беркутами тут же принимали конфликтный характер.

Кулик-сорока (цветная вкладка, рис. 47). На Камчатке проводят лето порядка 600–700 птиц этого вида, но лишь 100–150 пар гнездятся (Лобков, 2001б; Герасимов, 2006). Решающая часть населения сосредоточена на северо-западном побережье полуострова. Населяет морские песчано-галечниковые террасы и эстуарии рек, поднимаясь по руслам не выше 5 км от устья. Кормится, главным образом, водными беспозвоночными (ракообразными, моллюсками и насекомыми), которых добывает на приливно-отливных песчаных, песчано-галечниковых и каменистых пляжах и островах. О том, что кулики-сороки способны ловить мальков лососевых рыб, мы узнали в июле 2007 г. в устье р. Утхолок, когда наблюдали, как один из куликов этого вида поймал нескольких мальков, возможно, смолтов камчатской семги. Небольшое количество молоди лососевых, скатывавшейся в море, оказалось изолировано от реки в часы отлива в мелководном заливчике. Образовавшееся озерко постепенно уменьшалось в размере, и мальков успешно ловили крачки и кулик-сорока. Употребление в пищу молоди лососевых рыб не является характерной особенностью трофического поведения куликов-сорок. Скорее всего, речь в данном случае идет об эпизодической или даже случайной их добыче в редкий момент исключительной доступности рыбы.

Большой улит (цветная вкладка, рис. 48) – обычный вид, гнездящийся на влажных лугах и болотах, как правило, по соседству с лесом и крупными водоемами, в покрытых лесом поймах рек, а также на заросших древесно-кустарниковой растительностью речных островах и косах. Распространен по всей области, за исключением Командорских о-вов. Кормится поодиночке и группами (в том числе выводками) по илистым отмелям и на мелководьях по берегам рек, ручьев, озер и лиманов. На пролете бывают стаи до 27 особей.

Основной корм больших улитов – мелкие беспозвоночные (насекомые, ракообразные, моллюски). Мы осмотрели содержимое четырех желудков от птиц, добытых в гнездовое время. В одном (руч. Теплый на лим. Семьячском), кроме беспозвоночных, были косточки, всего вероятнее, колюшки, а в другом (птица была добыта в начале августа 1973 г. на берегу р. Шумной) были оболочки от нескольких икринок (наверное, горбуши, которая в массе нерестилась в тот сезон).

Большие улиты нередко кормятся на песчано-галечниковых отмелях озерных и речных нерестилищ лососевых, заходя в воду «по брюшко» и хватая проплывающую рядом добычу. Наблюдения, которые нам удалось произвести в июле 2007 г. на р. Утхолок, подтвердили предположение (Лобков, 2002а) о том, что большой улит способен быть активным хищником молоди лососевых рыб на реках Камчатки.

При этом большой улит пользуется двумя способами охоты на мальков. Первый – с подхода: кулик быстрыми шагами двигается вдоль берега реки по воде, где благодаря песчано-галечниковой отмели глубина не превышает 3–5 см и, замечая добычу, атакует ее бросками вперед или сбоку от себя. Иногда ему приходится совершать рывок на 10–30 см или буквально преследовать малька среди гальки, пытаясь поймать его клювом. Модельный участок речного пляжа протяженностью 200 м большой улит прошел за 7 мин, сделав за это время 7 бросков, три из которых оказались успешными.

Второй способ охоты – с охотничьего поста. В нашем случае большой улит выбрал для наблюдения и атаки небольшой мысок песчано-галечникового пляжа с отмелью возле «быстринки», образовавшейся на повороте реки. Этот охотничий пост кулик занимал с рассветом и проводил на нем все светлое время суток. И даже оставался где-то рядом на ночь. В общей сложности большой улит провел на этом месте три дня и две ночи, пока успешность добычи мальков была достаточно высокой.

В течение каждого из первых двух дней большую часть светлого времени кулик стоял в воде, повернувшись к течению, в позе готовности к атаке, (тело и клюв вытянуты горизонтально вперед и чуть наклонены вниз). Он ре-

агировал на всплеск, на любое заметное движение добычи под водой, время от времени ориентируя свое внимание в разном направлении. Непрерывно наблюдая за ним в течение 219 мин, мы отметили 33 попытки поймать рыбу, 7 из которых (21,6 %) оказались успешными. Чаще всего (26 раз) большой улит совершал рывок бегом с места на 20–30 см и в последующем броске хватал малька в воде, пару раз он буквально гонялся за мальком по мелководью, по несколько раз пытаясь схватить его, и, кроме того, пять раз ловил рыбу, не сходя с места. Наиболее успешной была охота в дневные часы при солнечной (жаркой) погоде, когда в хорошо прогретой воде мальков у берега было довольно много. Было очевидно, что за день большой улит вылавливал не один десяток штук молоди размером приблизительно от 4 до 7 см. На мелководье в это время из лососевых преобладали мальки гольца, микижи, кунджи, кеты и кижуча, а, кроме того, были обычными девятииглая колюшка и пескоройка (личиночная стадия тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum*).

Большой улит покинул охотничий пост после того, как в течение дня, с появлением облачности и похолоданием, мальков стало значительно меньше, и охота – менее успешной (за 240 мин непрерывных наблюдений 6 попыток поймать добычу, и только одна – успешная).

Река Утхолок – одна из богатейших на Камчатке по биоразнообразию лососевых рыб. Кроме того, гидрологическая обстановка на этой реке летом 2007 г. (благодаря мелководью) благоприятствовала птицам в их добыче молоди лососей. Тем не менее, очевидно, что большой улит – не случайный потребитель молоди лососевых и при обилии мальков способен специализироваться на их активной добыче.

Сибирский пепельный улит (цветная вкладка, рис. 49) – редкий, спорадично размножающийся на Камчатке вид в условиях субальпик. Но при всей редкости на гнездовании с началом летних кочевок и пролета сибирские пепельные улиты становятся едва ли не самыми многочисленными куликами по берегам рек, на отмелях бухт и лиманов, по берегам морских побережий и островов. Предпочитают каменистые (валунные и галечниковые) морские берега, песчано-галечниковые речные косы, острова и пляжи. Они появляются уже в середине июля (иногда даже раньше) и поодиночке, группами и стаями до 30 особей остаются обычным мигрирующим видом повсеместно на Камчатке до сентября включительно. Самые поздние встречи с ними бывают в конце октября и даже в начале ноября в предзимней обстановке. Есть даже мнение о возможности зимовки куликов этого вида (Аверин, 1948), но за 36 лет полевых исследований в границах всей Камчатки мы не видели их зимой ни разу.

Обычный рацион сибирских пепельных улитов – водные беспозвоночные, которых добывают на пляжах и на отмелях на глубине до 5 см, зондируя грунт, и при этом могут опускать полностью голову в воду до 40–50 раз за 1 мин. Если рядом оказывается доступный для атаки малек лососевых рыб, сибирский пепельный улит способен в броске поймать его клювом. Мы наблюдали это на р. Утхолок в июле 2007 г. Пепельный улит, поймавший малька длиной около 5 см, отнес его на каменистый пляж к урезу воды, несколько раз пытался взять его поудобнее и поспешил съесть, когда к нему решительно направился другой улит из кормившейся стайки. В биологических пробах в это время в прибрежной полосе реки преобладала молодь гольца, микижи, кунджи, кеты и кижуча, а также девятииглая колюшка и пескоройка.

На следующий день мы в течение 40 мин наблюдали пепельного улита на охотничьем посту, который в предыдущие дни использовал большой улит для добычи мальков. Все это время сибирский пепельный улит простоял в воде в позе готовности к атаке, аналогичной той, что описана нами для большого улита. Ни одного броска за мальком (тем более успешного) мы не зафиксировали. Едва ли можно предполагать, что кулик караулил здесь другую добычу, кроме мелкой рыбы.

Таким образом, сибирский пепельный улит, судя по всему, способен добывать мальков лососевых, но назвать рыбу характерным объектом питания куликов этого вида, хотя бы временно, не приходится.

Короткохвостый и длиннохвостый поморники (цветная вкладка, рис. 50 и 51). Оба вида – эврифаги. В море питаются беспозвоночными и, видимо, рыбой, что ловят в поверхностных водах. На суше в основе рациона – мелкие грызуны, птицы, прежде всего их птенцы и кладки, насекомые. В тундровых озерах ловят колюшку. Мы неоднократно наблюдали одиночных поморников на реках, но ни разу не видели, чтобы они сами ловили здесь рыбу, хотя не исключаем этого. Хорошо известна способность поморников к клептопаразитизму: они часто преследуют в полете птиц-рыболовов (прежде всего крачек и мелких чаек), проявляя удивительную настойчивость, пока те не оторвут пищевой комок или не выбросят рыбу. Чайки всегда отрывали пищу, а крачки нередко при этом бросали мелкую рыбу, которую несли в клюве брачным партнерам или птенцам в гнезда. Среди их добычи наверняка присутствует и молодь лососевых.

Озерная чайка (цветная вкладка, рис. 52). Камчатская популяция этого вида – географический изолят. Населяет мелководные водоемы, болота с озерами и реки по всему п-ву Камчатка и на юге Корякского нагорья до Апуки. Гнездится колониями, самая большая из которых численностью не менее 20 тыс. пар расположена в дельте Авачи. Преобладают небольшие колонии по 10–80 пар, а общая численность вида на Камчатке насчитывает примерно 100 тыс. пар или более того. Большая часть популяции сосредоточена в южной части п-ва Камчатка. Кормятся на реках, озерах, в лиманах, лагунах, бухтах, заливах, на побережье моря разрозненно и скоплениями от десятков до тысяч особей; часто посещают луга и сельскохозяйственные угодья, свалки, зверофермы, животноводческие комплексы и птицефабрики, рыбоперерабатывающие предприятия, улицы сел и городов. Мигрируют над побережьями и морем. В устьях рек и в лиманах при этом собираются сотни и тысячи особей.

Мы специально изучали питание птенцов озерных чаек с помощью шейных лигатур и, кроме того, разобрали сохранившееся 12 желудков молодых и взрослых птиц. Собранный нами материал свидетельствует о разнообразии рациона. Среди объектов питания есть растительные и животные корма, но последние почти всегда преобладают, их доля обычно составляет более 90 % объема, и при этом озерные чайки легко переключаются с одного корма на другой, бо-

лее легкодоступный и обильный в данный момент, будь то ягоды, рыба или пищевые отходы. И только когда озерные чайки кормятся на ягодниках, их желудки на короткое время заполнены в основном шикшей *Empetrum sibiricum*.

Из животных кормов в период размножения преимущественно поедают беспозвоночных (насекомых, ракообразных, в частности, креветок, моллюсков) и мелкую рыбу. Из рыбных кормов чаще всего это колюшки и молодь лососевых. Точно установлены голец, кета, горбуша и кижуч. В рационе молодых чаек в конце лета и осенью, когда они разлетаются по речным бассейнам, есть и беспозвоночные, и икра лососевых, и даже мелкие млекопитающие (землеройки и полевки), но больше всего – пищевых отходов со свалок и отходов рыбного промысла, а также тканей мертвых отнерестившихся лососевых. Корм добывают с поверхности воды (на плаву), с земли или растений, иногда с полета. Икру (потерянную) собирают со дна на местах нереста горбуши, возможно, поедают икру и других видов лососевых, но прямых наблюдений у нас нет.

В конце августа, в сентябре и октябре, когда по берегам рек во множестве лежат мертвые отнерестившиеся лососи, озерные чайки вместе с чайками других видов являются важным консументом в группе птиц, поедающих снетку, независимо от того, каким видам лососевых она принадлежит. На Аваче, к примеру, мы наблюдали озерных чаек, поедающих горбушу, кету, чавычу и кижуча. В начале сентября 1997 г. мы имели возможность произвести учет чайковых с вертолета по берегам основного русла и всех притоков в бассейне р. Авачи, где в тот сезон был массовый нерест горбуши. Озерные чайки попадались от устья реки до среднего течения Лево́й и Право́й Авачи, а их общая численность составила не менее 19 тыс. особей. Чайки утром улетали вверх по реке и вечером стаями возвращались обратно, создавая в г. Елизово впечатление настоящей миграции. С массовым нерестом горбуши и кеты в устье р. Жупановой концентрируется от 200 до 700 озерных чаек (2002–2006 гг.). В августе 2004 г. в самом низовье рр. Коль и Кехта собралось до 1,5 тыс. особей этого вида, и это – обычное по размерам скопление для крупных лососевых рек Камчатки. Но вот уже на Утхолоке, более чем в 400 км севернее, в конце июля 2007 г. озерных чаек оказалось не более нескольких десятков особей.

Восточная клуша (цветная вкладка, рис. 53) – обычный гнездящийся вид на реках и озерах, часто среди болот, во внутренней части континентальных районов области. На п-ве Камчатка по морским побережьям и в низовьях рек все лето держатся негнездящиеся, кочующие особи; их немного, обычно они лишь единично присутствуют среди многочисленных тихоокеанских чаек. Мигранты держатся поодиночке и небольшими стайками на море, по берегам лиманов и лагун, в устьях рек. В небольшом числе вместе с другими крупными чайками зимуют на море у восточного и юго-западного побережий п-ва Камчатка. Можно сказать, что на Камчатке, где бывают только негнездящиеся особи, жизнь восточных клуш связана главным образом с морским побережьем.

Восточная клуша всеядна. Основные ее корма на п-ве Камчатка – морские выбросы (беспозвоночные, птицы и млекопитающие), а также отходы рыбного промысла возле рыбодобывающих и рыбоперерабатывающих предприятий, пищевые отходы на свалках. В долине р. Авачи больше всего восточных клуш можно было видеть до недавнего времени осенью на звероферме в районе 16-го км. С ликвидацией звероводческого хозяйства скоплений чаек здесь больше нет. Трофические связи с лососевыми наиболее очевидны у птиц этого вида в августе, сентябре и октябре, когда клуши вместе с чайками других видов питаются погибшими мигрирующими производителями и мертвой, отнерестившейся рыбой по берегам рек. Учитывая низкую численность клуш, их роль как потребителей снетки на п-ве Камчатка невелика.

Тихоокеанская чайка (цветная вкладка, рис. 54). Камчатская популяция этого вида – важнейшая в ареале, ее численность примерно составляет порядка 150–180 тыс. пар (в последние десятилетия отчетливо наблюдается ее рост). Гнездится колониями на скалистом морском побережье, а также в заболоченных низовьях рек и на островах самых крупных пресных озер Камчатки – Кроноцкого и Курильского. Самые крупные колонии насчитывают по 1–5 тыс. пар. Молодые (неполовозрелые особи в переходных нарядах) в массе кочуют вдоль побережий.

Кормится главным образом на морском побережье: в лиманах, заливах, бухтах, в устьях рек и в их низовьях, в прибрежной зоне моря, реже – на суше; часто собирается десятками, сотнями и тысячами особей возле рыбоперерабатывающих и рыбодобывающих предприятий, ставных неводов, здесь же собираются негнездящиеся птицы. В поисках пищевых отходов часто преследует морские суда. Поодиночке и стайками по руслам рек поднимается до самых гор.

Во время миграций вдоль побережий, а также на реках и на свалках обычны скопления по 5–6 тыс. птиц. В долине р. Авачи много тихоокеанских чаек собиралось осенью на звероферме в районе 16-го км, пока там существовало звероводческое хозяйство. У восточного и юго-западного побережий Камчатки они обычны зимой, а больше всего их собирается возле береговых населенных пунктов у рыбоперерабатывающих заводов.

Пища тихоокеанских чаек разнообразна. По способам добычи корма их можно считать в основном хищниками и санитарами-мусорщиками. В основе их рациона – остатки животных (беспозвоночных и позвоночных), выбрасываемых морем и остающихся в часы отлива на берегах лиманов и лагун. Нередко ловят в воде ракообразных, в том числе бокоплавов и креветок, а на суше – массовых насекомых. Поедают яйца и птенцов птиц, охотятся на мышевидных грызунов, когда их много на приморских лугах. Рыба присутствует в питании почти всегда. Весной и летом на море и в лиманах ловят главным образом корюшку, бычков, песчанку, мойву, навагу, колюшек и гольцов. На оз. Кроноцком поедают кокани, но не ограничивают ею свой рацион, а летают за добычей на р. Кроноцкую и на море за 40 км от озера.

С началом нереста проходных лососей тихоокеанские чайки все больше времени проводят на реках: здесь они способны оглушить ударом клюва живую горбушу, оказавшуюся на мелководье, затем поедают ее мягкие ткани и икру. В годы массового нереста горбуши чайки собирают со дна реки потерянную рыбой икру, сносимую течени-

ем. При обилии икры на дне нерестилищ тихоокеанские чайки временно могут стать ее важнейшими потребителями. Интересный факт сообщил нам А. Г. Урнышев: в начале октября 1983 г. в р. Николку зашло около 16 тыс. производителей кижуча. Нерестилища оказались переполнены, производители по несколько раз перекапывали гнезда, в результате много икры оказалось на поверхности грунта на небольшой глубине. На реке собрались сотни тихоокеанских чаек, которые буквально за 2 дня (вместе с крохальями) съели всю икру, которая лежала открыто на дне. При этом чайки так наедались, что едва взлетали.

Особенно много тихоокеанских чаек собирается на реках в августе, сентябре и октябре, когда они поедают там погибших мигрирующих производителей, а нередко и оставленную браконьерами рыбу, мертвую отнерестившуюся рыбу – сненку. Тихоокеанские чайки поедают и полуживых, и почти разложившихся лососевых, независимо от их видовой принадлежности, проводя на кормежке весь день. Известны случаи, когда чайки садились на полулошалых лососей, уже малоподвижных, но еще живых, и расклевывали их на плаву (кижуч, кета, нерка). Тихоокеанские чайки благодаря их массовой численности – важнейшее звено в цепочке видов животных, утилизирующих мертвых лососей. В 1996 и 1998 гг., когда подходы горбуши в реки охотского побережья Камчатки были очень высоки, и на отмелях и перекатах речных проток возникали своеобразные «плотины» и «острова» из мертвой рыбы, чайки собирались десятками и сотнями и буквально расчищали такие «завалы», растаскивая и поедая тушки. Количество собирающихся на реке птиц зависит от обилия рыбы, от размера реки, от ее географического положения. В начале сентября 1997 г. с вертолета по берегам основного русла и всех притоков в бассейне р. Авачи, где только что закончился массовый нерест горбуши и уже шел кижуч, мы насчитали примерно 10 тыс. тихоокеанских чаек, в основном в низовьях реки. Ежегодно с августа по октябрь в Елизове можно наблюдать массовые кочевки птиц этого вида утром – вверх по долине Авачи, а вечером – вниз. В августе 2004 г. с нерестом горбуши и кеты в низовьях рр. Коль и Кехта собралось до 4,5 тыс. особей этого вида. В устье р. Жупановой в период нереста массовых видов лососей собирается от 200 до 3 тыс. особей (данные 2002–2006 гг.). На Утхолоке в конце июля 2007 г. было порядка 350 тихоокеанских чаек. А в приустьевой части р. Кругогоровой 16 сентября 2007 г. (в «негорбушевый» год для рек Западной Камчатки) кормились порядка 12–15 тыс. птиц этого вида и еще не менее чем по 15 тыс. особей держались по руслам рр. Облуковиной, Крутогоровой и Колпаковой в границах Западно-Камчатской низменности. Обилием чаек эти реки отличались и в 2008 г. Кстати, на тех же Облуковиной, Крутогоровой и Колпаковой, но и несколькими годами раньше (в «негорбушевый сезон») мы насчитывали всего по 3–5 тыс. тихоокеанских чаек. Высокая численность чаек в последние годы объясняется обилием потрошенной браконьерской рыбы, которая остается на берегу и в воде.

Несмотря на обилие мертвой рыбы и ее доступность на реках, чайки, тем не менее, охотно собираются осенью на свалках и в населенных пунктах, подбирая там пищевые отходы и отходы рыбопереработки. На лугах нередко поедают ягоды шикши.

Тихоокеанские чайки охотно поедают остатки от трапезы медведей, белоплечих орланов. Они научились «опекать» рыбаков, обслуживающих орудия лова, и подбирают выпавшую рыбу.

Тихоокеанские чайки, гнездящиеся на оз. Курильском, летают за кормом не только на озеро, но и на море, и на р. Озерную. У нас нет информации об их рационе в этом районе весной и в начале лета, но с подходом нерки тихоокеанские чайки концентрируются на р. Озерной и в устьях рек, впадающих в озеро. Они способны оглушить ударом клюва живую нерку, оказавшуюся на отмели, а у лошалых, но еще живых рыб, выклеывают глаза; кроме того, подбирают остатки трапезы медведей, иногда буквально окружая зверя, когда тот выходит на берег с добычей. К ноябрю чайки улетают с озера, и в зимние месяцы они бывают здесь единично. Те, что задерживаются, питаются в основном мертвой рыбой, но иногда поедают еще живую, но лошалую нерку прямо на плаву, выклеывая ей глаза и выщипывая омертвевшие ткани. Озеро Курильское – не единственный пресноводный водоем, где тихоокеанские чайки бывают зимой. Если на какой-то реке или на морском побережье появляется доступная рыба, туда обязательно слетаются орланы, и в небольшом числе тихоокеанские чайки и врановые. Так было, в частности, на рр. Тихой, Шумной, Березовой, Ходутке, на которых доводилось в разные зимние сезоны наблюдать скопления птиц благодаря обилию гольцов, кунджи, микижи или кижуча.

Серокрылая чайка (цветная вкладка, рис. 55) – обычный гнездящийся вид на скалистых морских побережьях Командорских о-вов: здешняя популяция насчитывает не менее 5–6 тыс. пар (Артюхин, 1999; Зеленская, 2001). Единично (спорадично и нерегулярно) гнездится на п-ве Камчатка и на юге Корякского побережья. Небольшое количество негнездящихся птиц обычно поодиночке, редко группами проводит лето у берегов восточного и южной части западного побережий п-ва Камчатка (на охотском побережье мы замечали их к северу до бух. Хайрюзовой). Их можно увидеть на пляжах, в бухтах и лиманах, в устьях рек, возле рыбодобывающих и рыбоперерабатывающих предприятий. Скоплений не образует, но в большем или меньшем количестве присутствует среди тихоокеанских чаек. Поодиночке и небольшими стайками зимует на море у восточных, юго-западных берегов п-ва Камчатка и на Командорских о-вах.

Серокрылая чайка всеядна и в основном кормится на морском побережье. По способу добычи корма она, как и тихоокеанская чайка, – хищник и санитар-мусорщик.

На Командорских о-вах по материалам Л. В. Фирсовой (Юдин, Фирсова, 1988) и Л. А. Зеленской (2001), весь год питается выбросами моря. Поедает любые остатки погибших животных, которые можно обнаружить на берегу среди выбросов морской капусты (морские ежи, моллюски, рыба, птицы, млекопитающие и др.). Регулярно вылетает на кормежку на лежбища котиков и сивучей. Охотно употребляет в пищу отходы рыбного и зверобойного (котикового) промысла и пищевые отходы у человеческого жилья и на поселковой свалке. Серокрылые чайки активно посещали звероферму в с. Никольском на о. Беринга, пока ее не закрыли. В море ловят мелкую рыбу, в частности,

бычков. В период размножения охотятся на некоторых морских колониальных птиц, поедают их птенцов и яйца (хищничают даже в колониях своего вида). С подходом на нерест проходных лососей чайки способны вытащить на берег живую горбушу, а с окончанием нереста лососевых (горбуши, нерки и кижуча) собираются на реках, где питаются мертвой и полуживой рыбой и икрой, которую, бывает, сносит течением.

Тот же характер питания мы находим на п-ве Камчатка: в рационе преобладают морские выбросы, морские виды рыб (по крайней мере, корюшка, песчанка и сельдь), с окончанием нереста лососевых питается мертвой рыбой в низовьях рек, но также отходами рыбного промысла и пищевыми отбросами на свалках, расположенных вблизи побережья. Осенью в долине р. Авачи до недавнего времени их можно было видеть среди крупных чаек на звероферме в районе 16-го км, пока не прекратило существование звероводческое хозяйство. Зимой держатся в открытом море и возле береговых поселков, в наибольшем числе в тех из них, в которых расположены рыбоперерабатывающие предприятия. На п-ве Камчатка серокрылая чайка вследствие ее низкой численности, не играет существенной роли в экосистемах лососевых нерестилищ.

Бургомистр (цветная вкладка, рис. 56) на Камчатке не размножается. Летом на побережьях полуострова в очень небольшом числе держатся одиночные негнездящиеся особи этого вида. Редко собираются группами и стаями от 5 до 20 особей на морских пляжах, в заливах, бухтах, в устьях крупных рек, в лиманах, где ловят мелкую рыбу (песчанку, мойву, бычков, корюшку, навагу), подбирают выбросы моря, в ожидании пищевых отбросов сопровождают суда, посещают места лова рыбы ставными и закидными неводами. Как и другие крупные морские чайки, бургомистр – в основном хищник и санитар-мусорщик. Его жизнь связана с морским побережьем, так что охотятся чайки этого вида либо на море, либо на берегу, и даже на крупных реках не поднимаются выше первых километров от устья. В часы отлива обычно отдыхают на пляжах и мелководьях, а в прилив кочуют вдоль берегов.

Наиболее обычен у берегов Камчатки на миграциях, но скоплений и в это время года не образует. Кроме побережья, где бургомистры поедают выброшенных животных, будь то беспозвоночные или позвоночные, осенью и летом в небольшом числе встречаются среди тихоокеанских чаек в низовьях рек (обычно в устье), где кормятся мертвой отнерестившейся рыбой, а также возле рыбоперерабатывающих предприятий и на свалках, которые расположены вблизи берегов. Пока существовала звероферма на 16-м км, бургомистры были обычны в дельте р. Авачи и в низовье этой реки.

Зимой бургомистры хотя и немногочисленны, но вполне обычны в прибрежных водах Камчатки и Командорских островов. Держатся поодиночке, очень редко стайками до 10–20 особей вместе с другими крупными чайками у берегов вблизи рыбоперерабатывающих предприятий, в портах, в небольших бухтах и заливах, где есть доступная рыба или какие-либо пищевые отходы. Из-за низкой численности бургомистры не играют существенной роли в экосистемах лососевых нерестилищ на п-ве Камчатка.

Сизая чайка (цветная вкладка, рис. 57) населяет заболоченные луга с озерами и крупные реки по всей области, за исключением Командорских о-вов. Обычно размножается небольшими колониями численностью до 60 пар, самые крупные находятся в низовьях рр. Хайрюзовой и Большой и насчитывают по 5–6 тыс. пар. Нередки отдельно гнездящиеся пары (особенно по руслу рек). Камчатская популяция насчитывает примерно 80–100 тыс. пар, и похоже, их численность прогрессирует. Кормится обычно вместе с чайками других видов на побережье, на пресных водоемах, на полях и лугах. Общий характер размещения примерно такой же, как у озерной чайки, но сизая – более тесно связана с морским побережьем. Единично зимует.

Места, способы сбора кормов и рацион очень разнообразны, но, в общем, сизая чайка – в меньшей степени такой же хищник и санитар-мусорщик, как крупные морские чайки. На море, на озерах и реках ловит мелкую рыбу (колюшек, корюшку, мойву, песчанку, гольцов), причем не только на плаву, но и ныряет за нею с воздуха (с лета) или с воды. На пляжах морских бухт, заливов и на обнажающихся в отлив мелководьях лиманов и лагун поедает остатки выброшенных волной беспозвоночных и позвоночных животных. Кроме того, самостоятельно ловит ракообразных и насекомых. В Семьячикском лимане порой по несколько дней питается почти исключительно креветками. Изредка поедает на лугах яйца птиц, в желудке одной взрослой чайки, добытой в гнездовое время на Большой Чажке, обнаружена шерсть полевки. Большое место в рационе все время занимают различные отбросы, в том числе рыбные остатки, которые собирает возле рыбодобывающих и рыбоперерабатывающих предприятий, пищевые отходы со свалок (сизая чайка – один из основных посетителей свалок), с улиц поселков и городов, с животноводческих ферм и птицефабрик. На сельскохозяйственных полях собирает не только беспозвоночных, но и поедает остатки сельхозпродукции. В долине р. Авачи до недавнего времени много сизых чаек скапливалось осенью на звероферме в районе 16-го км, пока там существовало звероводческое хозяйство.

В дни массовой миграции производителей проходных лососей сизые чайки вместе с крупными морскими чайками охотно поедают погибшую рыбу, которую волны выбрасывают на пляж, а когда нерест заканчивается и на берегах рек скапливается мертвая рыба, сизые чайки в большом количестве поедают снетку, забираясь по рекам до самых верхних нерестилищ. Вместе с тихоокеанской и озерной чайками сизая чайка – важный вид из числа потребителей мертвых лососей. Число собирающихся на реках птиц этого вида зависит от количества рыбы, размера реки, ее местоположения, наличия водно-болотных угодий в низовье, близости гнездовых колоний этого вида. В начале сентября 1997 г. по берегам р. Авачи и всех ее притоков мы насчитали с вертолета около 3,5 тыс. сизых чаек, почти все в самом низовье. В течение августа-сентября над долиной р. Авачи возле Елизова наблюдаются их регулярные кочевки вместе с другими чайками: утром вверх по течению реки, вечером – вниз. В августе 2004 г. в низовьях рр. Коль и Кехта скопилось около 2 тыс. особей. В устье р. Жупановой обычно их немного – не более 200–300 (2002–2006 гг.). В низовье Утхлока в июле 2007 г. также оказалось лишь немногим более 200 птиц этого вида.

8 сентября 1997 г. мы наблюдали, как четыре сизых чайки съели у нас на глазах целую мертвую горбушу, оставив позвоночник, хвост и твердые (костные) части головы. Это означает, что каждая птица съела не менее 200 г уже разлагавшихся тканей.

В годы массового нереста горбуши сизая чайка поедает сносимую течением икру. С созреванием ягод на прибрежных лугах питается шикшей.

Моевка (цветная вкладка, рис. 58) – одна из самых многочисленных морских колониальных птиц, гнездящихся на скалистом побережье по всей Камчатке. На восточном побережье полуострова, более скалистом, чем западное, моевок значительно больше. Общая численность камчатской популяции около 400 тыс. пар (Вяткин, 1986). Множество негнездящихся, главным образом молодых птиц из прошлогодних выводков, проводят лето на побережьях, и в прибрежной полосе моря, собираясь десятками, сотнями и тысячами особей. Мигрирует морем. Изредка зимует на море у берегов южной Камчатки и Командорских о-вов.

Моевки кормятся на море, на побережье и в устьях рек. На воде они ловят мелкую рыбу (определены корюшка, мойва, песчанка, лисичка и навага). Это их основной корм. Редко хватают планктонных ракообразных и моллюсков, а на берегу собирают выбросы моря, главным образом, остатки рыбы и беспозвоночных, которых любят, в частности, выбирать из водорослей.

Вытащить из воды лососевую рыбу, пусть мертвую, моевкам не под силу. Поэтому они поедают на берегу выброшенных волной погибших производителей или остатки трапезы других птиц и млекопитающих. А вот на воде они нередко поедают погибших лососей самостоятельно, опуская голову в воду наплаву и отщипывая кусочки от тушек, медленно сносимых течением. Они также поедают сненку, но тоже только ту, которую сносит течением в устье рек. По этой причине с нерестом проходных лососей в устьях крупных рек Камчатки нередко скапливаются сотни и тысячи моевок, главным образом, неполовозрелых птиц. В августе 2004 г. на рр. Коль и Кехта, например, собралось до 1,8 тыс. особей. По 2–2,5 тыс. чаек этого вида мы насчитали на р. Жупановой в августе и сентябре 2004–2005 гг.

Моевки держатся также возле ставных неводов, когда рыбаки перебирают сети, и возле тралящих судов, подбирая и поедая выпавшую погибшую рыбу. Наконец, в конце лета нередко собираются к устьям рек, в которые рыбоперерабатывающие предприятия сбрасывают отходы переработки рыбы (например, в устье Озерной-Западной).

Таким образом, в том, что касается трофических связей с лососевыми, моевку можно охарактеризовать как санитаря-мусорщика.

Речная крачка (цветная вкладка, рис. 59) – обычный вид, населяющий болота, влажные луга с озерами и островами на реках и озерах по всей области, за исключением Командорских островов. Гнездится преимущественно небольшими колониями численностью до 60 пар, самые крупные насчитывают по 250–500 пар, нередко отдельно размножающиеся пары. Средние показатели плотности распределения крачек по результатам учета с моторной лодки в низовье р. Коль в августе 2004 г. составила 7,1–10,7 особей на 1 км русла реки, а в среднем течении 0,2–1,7 особей. Камчатская популяция насчитывает, по меньшей мере, 50–60 тыс. пар. Корм собирает на реках, озерах, в лиманах, на море, иногда на болотах и лугах. В негнездовое время держится поодиночке, группами и стаями до 50 особей на море и на пресных водоемах, а на мелководных лиманах и в устьях рек собираются сотни особей.

Основной корм речных крачек в течение всего времени их пребывания на Камчатке – мелкая рыба, главным образом девятиглая и трехглая колюшки, но также песчанка длиной до 18 см и массой до 15,85 г, бычки длиной до 10 см и массой до 6,9 г, игловидная лисичка *Pallasina aix* до 13 см длиной и молодь лососевых, на большинстве рек – прежде всего гольцы. В меньшем количестве среди кормов присутствуют насекомые и другие беспозвоночные (ракообразные, в частности, креветки). На реках, где проходил массовый нерест горбуши, способны поедать сносимую течением икру. Рыбу и креветок ловят с полета, ныряя в воду с высоты 0,5–1,5 м; так же, пикирующими бросками собирают икру, ныряя за нею на глубину до 30–40 см. Способны зависать в воздухе в трепещущем полете, высматривая добычу. Насекомых порой хватают в воздухе. Охотно используют так называемые присады – нависающие над водой ветки, выступающие над поверхностью воды коряги, завалы, плавник. В пасмурную погоду для высматривания добычи умело пользуются тенью от деревьев, благодаря которой рыба под водой видна лучше, чем на освещенных местах. Бывает, что речные крачки отнимают добычу у своих же особей, преследуя их в полете. За кормом они способны летать на расстояние, по крайней мере, до 50 км от колоний. Мы не наблюдали, чтобы крачки собирали корм на земле, хотя, наверное, это не исключено. Обычно они отдыхают на песчаных берегах рек, на отмелях и островах, собираясь десятками особей. Сненку не поедают.

Численность на разных реках – разная. 4 сентября 1997 г. в бассейне р. Авачи мы насчитали около 980 крачек, через несколько дней их не стало. Это были явно пролетные птицы, и такого скопления в столь поздние сроки мы более никогда здесь не наблюдали. В августе 2004 г. в низовьях рр. Коль и Кехта учтено порядка 700 особей. В устье р. Жупановой их собирается от 300 до 800 (2002–2006 гг.). А вот на Утхолоке в июле 2007 г. оказались буквально единицы.

Мы специально изучали питание птенцов речных крачек в районе Семячикского лимана с помощью шейных лигатур, отобрав 40 порций пищи, в том числе 31 рыбку и, кроме того, собирали рыбные остатки у гнезд. Всего отмечено 8 видов рыб. Собранный нами материал свидетельствует о том, что доля молоди лососевых в общем рационе выкармливания птенцов речных крачек в 1970–1980-х гг. составил в этом районе порядка 15 % (в разные дни от 0 до 28 %). Точно определить удалось только мальков кижуча и горбуши. Рацион зависит от того, где преимущественно птицы ловят добычу: на реках (в устье или по руслу), в лиманах, на озерах, болотах или на море. В августе 2004 г. на р. Коль основными в рационе были мальки кижуча и гольцов. На большинстве рек молодь лососевых – единственный или преобладающий корм у речных крачек.

В конце августа 2001 г. на Опале мы наблюдали, как речные крачки успешно ловили молодь кеты и микижи длиной по 5–10 см, которая плотной стайкой постоянно держалась возле пирса, где ее подкармливали рыбаки отходами рыбообработки. В июле 2007 г. в устье Утхолока две крачки вместе с куликом-сорокой быстро выловили молодь лососевых (возможно, это были, главным образом, смолты камчатской семги), оказавшейся изолированной в часы отлива в небольшом озере в речном заливе.

На реках, где крачек много, они играют важную роль в качестве потребителей молоди лососевых. Они патрулируют русло реки, протоки, старицы, озера, можно сказать, все водоемы, что есть в пойме, и делают это очень тщательно, неоднократно возвращаясь на одни и те же места в «челночном» поиске. Специальными исследованиями установлено, что в низовье реки Коль на каждые условные 100 м русла с окончанием размножения и подъемом молодых на крыло в августе 2004 г. приходилось от 0 до 38 речных крачек, в среднем ($n = 11$) 19,6 особей за 1 час. Большинство – лишь пролетали транзитом над рекой на высоте до 50 м. В среднем, 27,6 % (20,4–33,6 %) крачек пытались в поисковом полете высматривать и ловить мальков, но лишь 3,2 % (от 0 до 7 %) сделали это успешно. При этом успешность бросков в воду очень высока (72 % случаев).

Численность и доступность мальков лососевых, разумеется, неодинакова на разных участках реки и в разное время, и потому успешность их добычи крачками может быть самой разной: по результатам исследований на трех участках разница оказалась восьмикратной. Судя по наблюдениям, у речных крачек есть излюбленные места охоты. Предположительно, на р. Коль все речные крачки вместе за время, пока они пребывают на реке (с мая по начало сентября), вылавливают многие десятки тысяч (может быть, до 100 тыс. экз.) мальков лососевых или даже более того.

Полярная крачка (цветная вкладка, рис. 60) населяет континентальные районы области и п-ов Камчатка к югу до рр. Большой и Кроноцкой. На п-ве Камчатка занимает только приморскую зону, устраивая гнезда на заболоченных тундрах с озерами, а также на морских пляжах и заросших лугами сухих прибрежных морских террасах, на косах и островах в устьях рек. В континентальных районах обитает и в далеких от моря районах (Парапольский дол), но, в отличие от речной крачки, на реках гнездится редко. А вот кормится на реках – часто (главным образом в устье и в низовье, но встречается и в среднем их течении, если гнездится вдали от моря), а кроме того, собирает корм на крупных озерах, на лиманах, лагунах, на море, иногда на тундре. На море кормится, пожалуй, чаще, чем речная крачка. По численности всюду уступает речной крачке обычно гнездится небольшими колониями от 6–8 до 60–150 пар. В негнездовое время полярные крачки на Камчатке редки, поскольку их миграции проходят морем, причем довольно далеко от берегов.

Основной способ добычи корма у крачек этого вида такой же, как у речной крачки – пикирующие броски в воду с нырянием, но питание полярной крачки на Камчатке почти не изучено. На севере полуострова (рр. Карага, Эмиваям) возле гнезд мы находили только колюшек. В низовье р. Кроноцкой мы наблюдали, как полярные крачки ловили молодь лососевых, всего вероятнее – гольца. В устье р. Большой крачки носили с моря мойву. Возле одного из гнезд на Большой мы разобрали погадку, в которой, кроме рыбьих костей, был хитин ракообразных и фрагменты надкрыльев крупного жука-плавунца (*Dytiscidae*, *Coleoptera*).

Можно предполагать, что в рационе полярной крачки лососевые занимают, в общем, меньшую долю, чем у речной крачки.

Камчатская крачка (цветная вкладка, рис. 61) населяет луга и тундры, сухие и влажные, приуроченные, как правило, к устьям рек, их островам и косам, то есть в узкой приморской полосе (обычно не далее 5 км от моря) почти по всему п-ву Камчатка и по побережью Берингова моря к северу до Апуки. Гнездится небольшими колониями по 10–40 пар, редко по 60–150 пар и очень редко до 300 пар. По нашим подсчетам, на Камчатке живет 8 тыс. пар, что составляет не менее половины всей популяции в азиатской части ареала вида. Мигрируют морем, но в устьях рек изредка бывают скопления до 200 особей.

За кормом улетают на расстояние до 70–80 км от колоний (такие наблюдения у нас есть для крайнего юга п-ва Камчатка) – на море, на солоноватые озера, лагуны и лиманы, а также в устья и самые низовья рек (выше не поднимаются), изредка кормятся на тундрах. Рацион состоит из мелкой рыбы и беспозвоночных. Камчатские крачки выхватывают их из воды на лету, иногда зависая в трепещущем полете, но при этом не пикируют, не ныряют и не погружаются полностью в воду, как это делают речные и полярные крачки, а лишь опускают в воду клюв и голову. Насекомых способны собирать и с поверхности земли, и с листьев растений. Мы подробно изучали питание крачек этого вида на Семячикском лимане, добывая взрослых и молодых птиц, и у птенцов с помощью шейных лигатур. В первые дни после прилета они питаются в основном мелкой рыбой, трехиглой и девятииглой колюшками, молодь лососевых (найжены голец, кета, но, вероятно, попадают и другие виды), а также песчанкой и мойвой. Постепенно в рационе все больше места занимают беспозвоночные, насекомые и ракообразные, и, по сравнению с речной крачкой, доля насекомых у камчатской оказалась больше. Птенцов выкармливают главным образом мелкой рыбой, причем в 80 % взятых нами у птенцов пищевых проб были колюшки, а остальную долю составляли молодь лососевых (голец) и песчанка, единично попадались креветки. В рационе молодых крачек преобладает мелкая рыба. В целом, лососевые занимают около 10–15 % рациона птиц этого вида (Кроноцкий заповедник, 1970–1980-е гг.).

Длинноклювый пыжик (цветная вкладка, рис. 62). Мы предполагаем, что птицы этого вида в небольшом числе поедают молодь лососевых. Их роль в этом ничтожна, поскольку пыжики в основном питаются на море, и одним из основных объектов их питания является песчанка (Лобков, 2002в). И только те немногие длинноклювые пыжики (в сумме их может быть всего несколько десятков пар), что размножаются на крупнейших пресных озерах Камчатки (Кроноцком, Курильском и Азабачьем), могут оставаться на этих водоемах на день, где, возможно, пи-



Рис. 1. Схема речной сети и основных речных бассейнов Камчатки

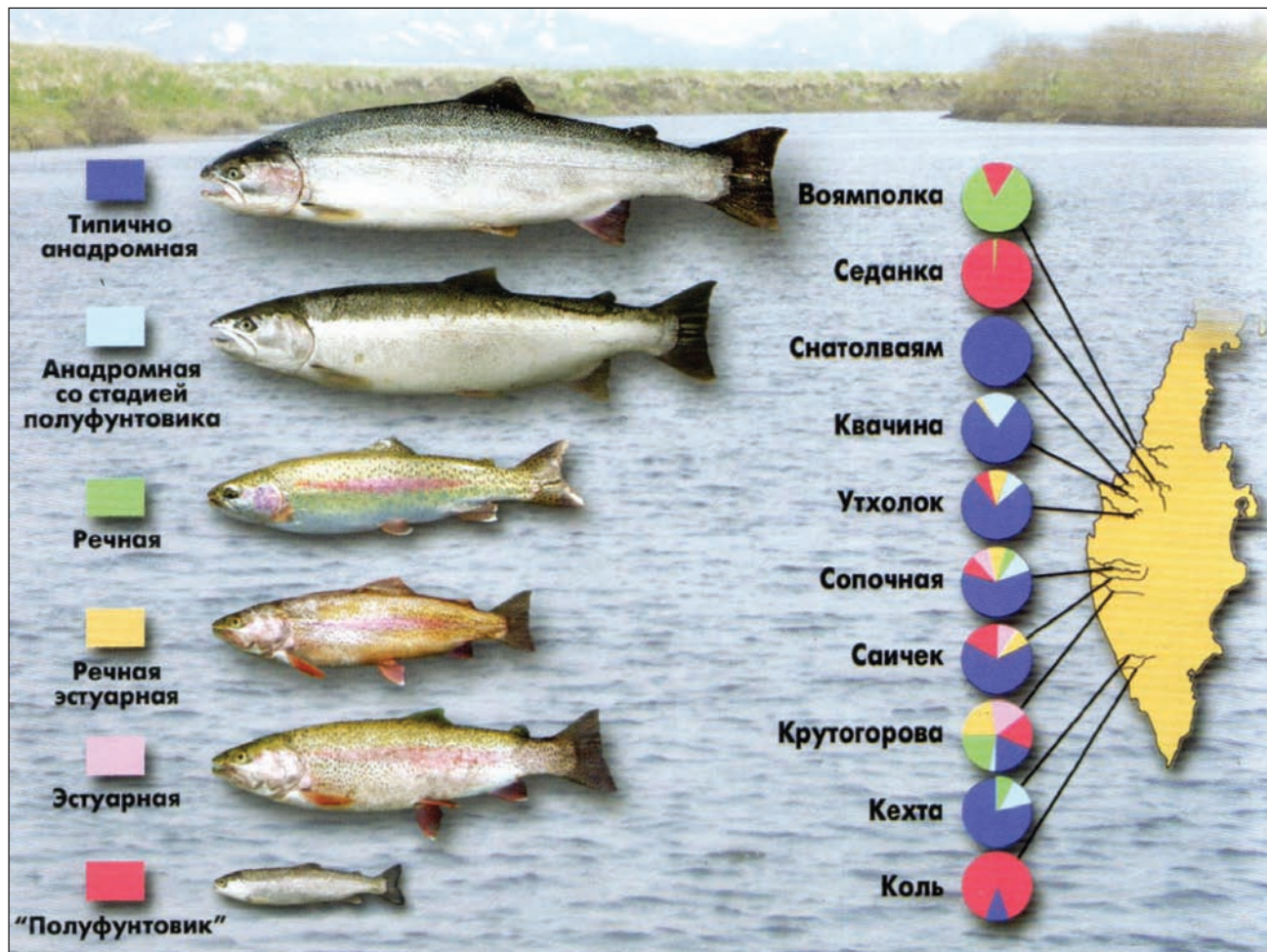


Рис. 2. Соотношение жизненных стратегий микижи в разных реках Камчатки (по: Павлов и др., 2007)



Рис. 3. Красношейная поганка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 4. Перевозчик (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 5. Галстучник (худ. В. И. Спичак)



Рис. 6. Мордунка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 7. Шилохвость (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 8. Горная трясогузка (худ. В. Ф. Крутов)

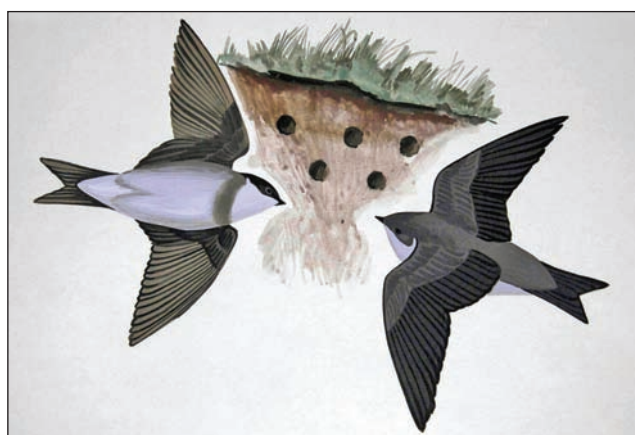


Рис. 9. Береговая ласточка. (худ. В. Ф. Крутов)

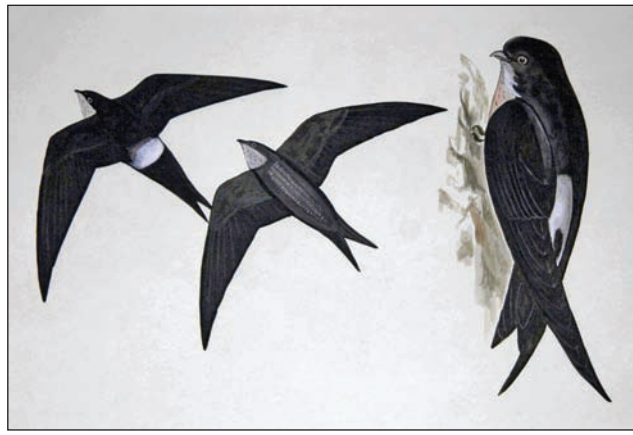


Рис. 10. Белопоясный стриже (худ. В. И. Спичак)



Рис. 11. Кречет. (худ. В. И. Спичак)



Рис. 12. Сапсан (худ. В. И. Спичак)



Рис. 13. Свиязь (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 14. Американская синьга (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 15. Фифи (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 16. Пятнистый конек (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 17. Таловка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 18. Охотский сверчок (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 19. Соловей-красношейка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 20. Буряя пеночка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 21. Обыкновенная чечетка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 22. Обыкновенная чечевица (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 23. Тростниковая овсянка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 24. Овсянка-ремез (худ. В. Ф. Крутов)

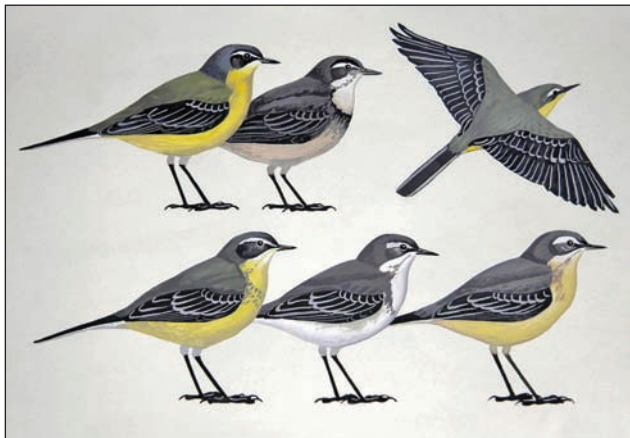


Рис. 25. Желтая трясогузка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 26. Дубровник (худ. В. Ф. Крутов)

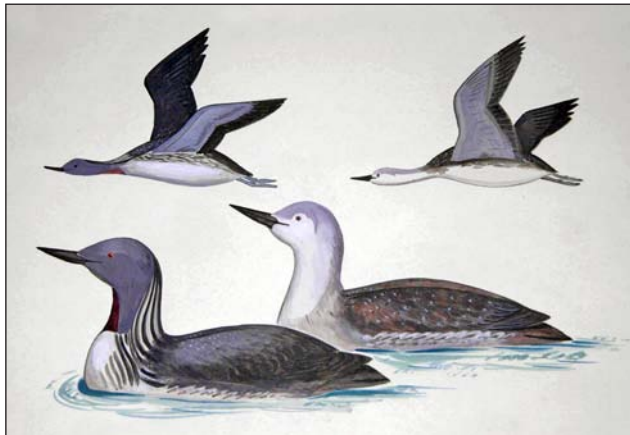


Рис. 27. Краснозобая гагара (худ. В. И. Спичак)



Рис. 28. Чернозобая гагара (худ. В. И. Спичак)



Рис. 29. Сероцекая поганка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 30. Гуменник (худ. В. Ф. Крутов)



№	Название ООПТ	№	Название ООПТ	№	Название ООПТ	№	Название ООПТ
Заповедники		Федеральный заказник		18	Бобровый	29	Озеро Харчинское
1	Кроноцкий	9	Южно-Камчатский	19	Жупановский лиман	30	Таежный
2	Командорский	Заказники		20	Ичинский	31	НИС Соболевский
3	Корякский	10	Остров Верхотурова	21	Нальчевская тундра	32	Юго-западный тундровый
Природные парки		11	Река Белая	22	Нальчевский мыс	33	Озеро Паланское
4	Южно-Камчатский	12	Лагуна Казарок	23	Олений дол	34	Река Коль
5	Быстринский	13	Утхолок	24	Река Удочка	Водно-болотные угодья	
6	Налычево	14	Река Морошечная	25	Сурчинный	35	Парапольский дол
7	Ключевской	15	Остров Карагинский	26	Тимоновский	36	Остров Карагинский
8	Голубые озера	16	Северо-Аянский	27	Три вулкана	37	Река Морошечная
		17	Берег Чубука	28	Хламовитский	38	Мыс Утхолок

Рис. 31. Схема размещения особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в Камчатском крае



Рис. 32. Лебедь-кликун (худ. В. Ф. Крутов)

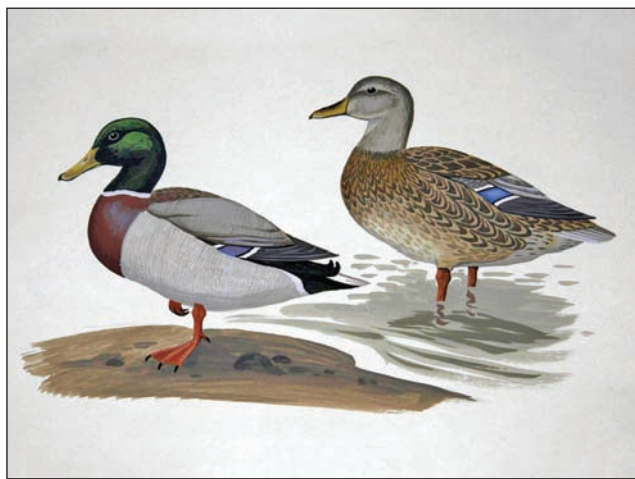


Рис. 33. Кряква (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 34. Чирок-свистунок (худ. В. Ф. Крутов)

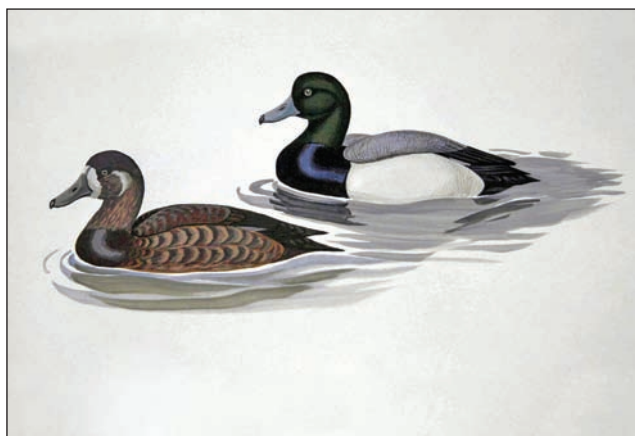


Рис. 35. Морская чернеть (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 36. Каменушка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 37. Гоголь (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 38. Горбоносый турпан (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 39. Длинноносый крохаль (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 40. Большой крохаль (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 41. Скопа (худ. В. И. Спичак)



Рис. 42. Мохноногий канюк (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 43. Беркут (худ. В. И. Спичак)



Рис. 44. Орлан-белохвост (худ. В. И. Спичак)



Рис. 45. Белоголовый орлан (худ. В. И. Спичак)



Рис. 46. Белоплечий орлан (худ. В. И. Спичак)



Рис. 47. Кулик-сорока (худ. В. И. Спичак)



Рис. 48. Большой улит (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 49. Сибирский пепельный улит (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 50. Короткохвостый поморник (худ. В. И. Спичак)



Рис. 51. Длиннохвостый поморник (худ. В. И. Спичак)



Рис. 52. Озерная чайка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 53. Восточная клуша (худ. В. И. Спичак)



Рис. 54. Тихоокеанская чайка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 55. Серокрылая чайка (худ. В. И. Спичак)

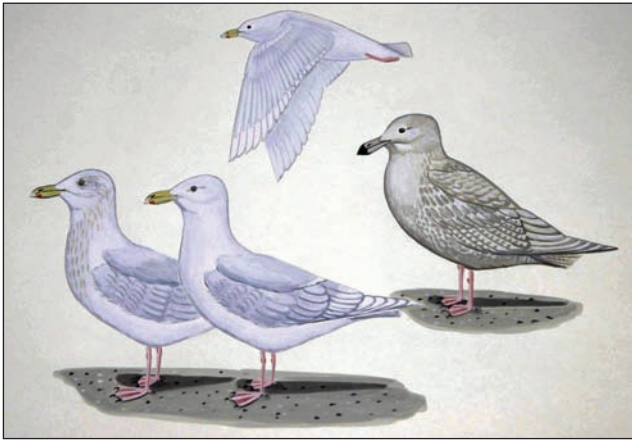


Рис. 56. Бургомистр (худ. В. И. Спичак)



Рис. 57. Сизая чайка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 58. Моевка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 59. Речная крачка (худ. В. И. Спичак)

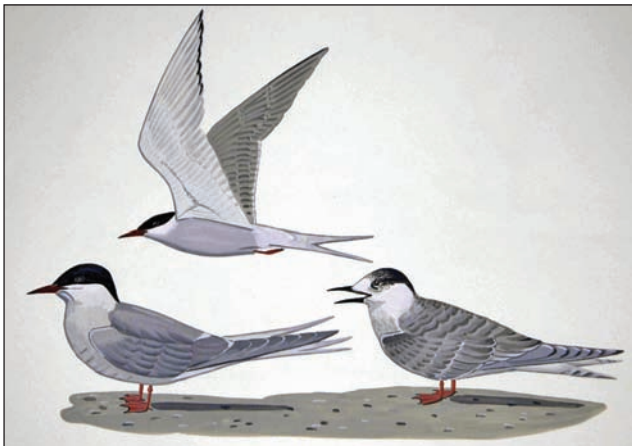


Рис. 60. Полярная крачка (худ. В. И. Спичак)



Рис. 61. Камчатская крачка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 62. Длинноклювый ныжик (худ. В. И. Спичак)



Рис. 63. Топорок (худ. В. И. Спичак)



Рис. 64. Большой пестрый дятел (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 65. Малый пестрый дятел (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 66. Сорока (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 67. Кедровка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 68. Черная ворона (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 69. Ворон (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 70. Пухляк (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 71. Поползень (худ. В. Ф. Крутов)

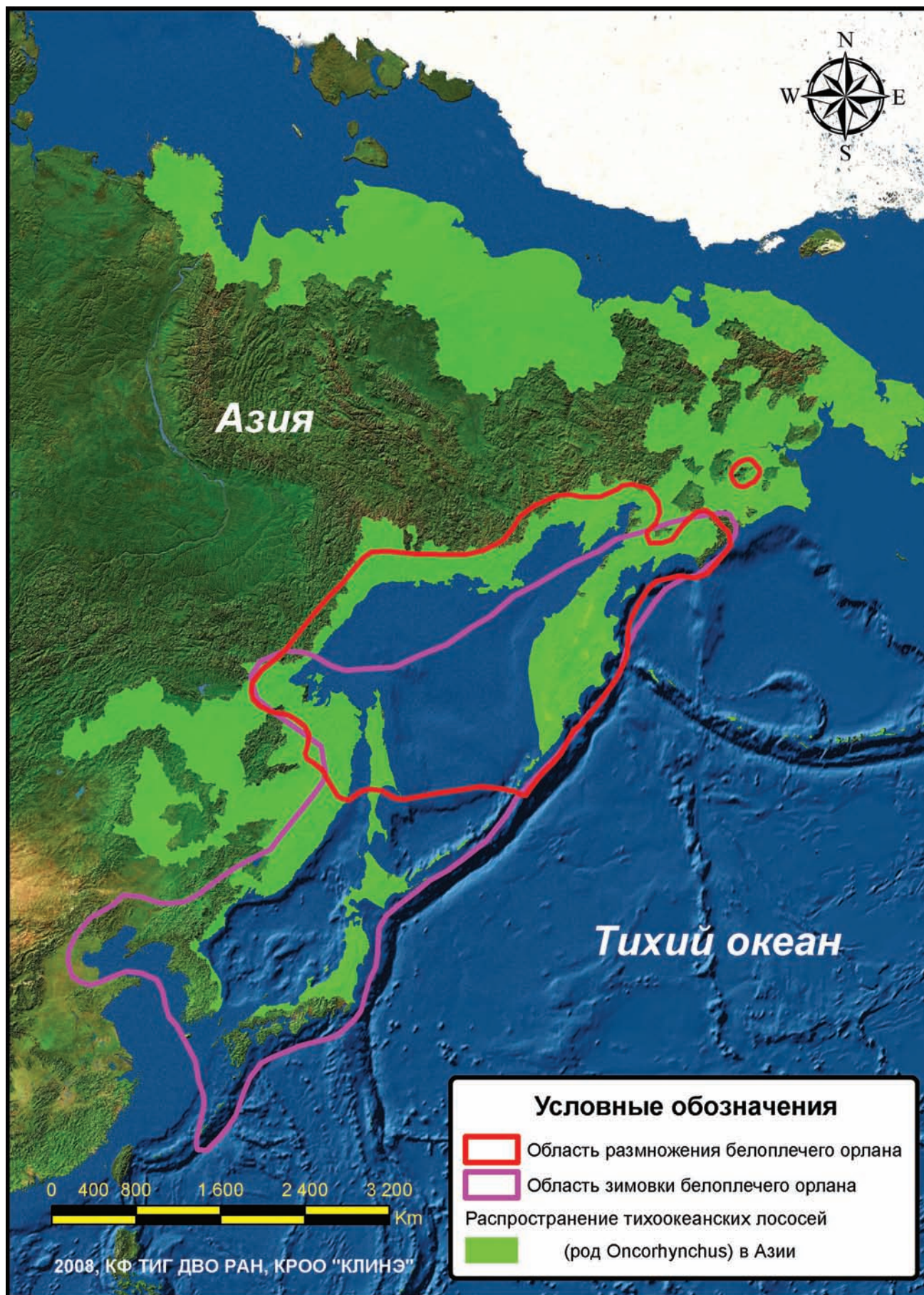


Рис. 72. Области распространения белоплечего орлана и тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Ареал лососей выполнен по: Atlas of Pacific Salmon, 2005

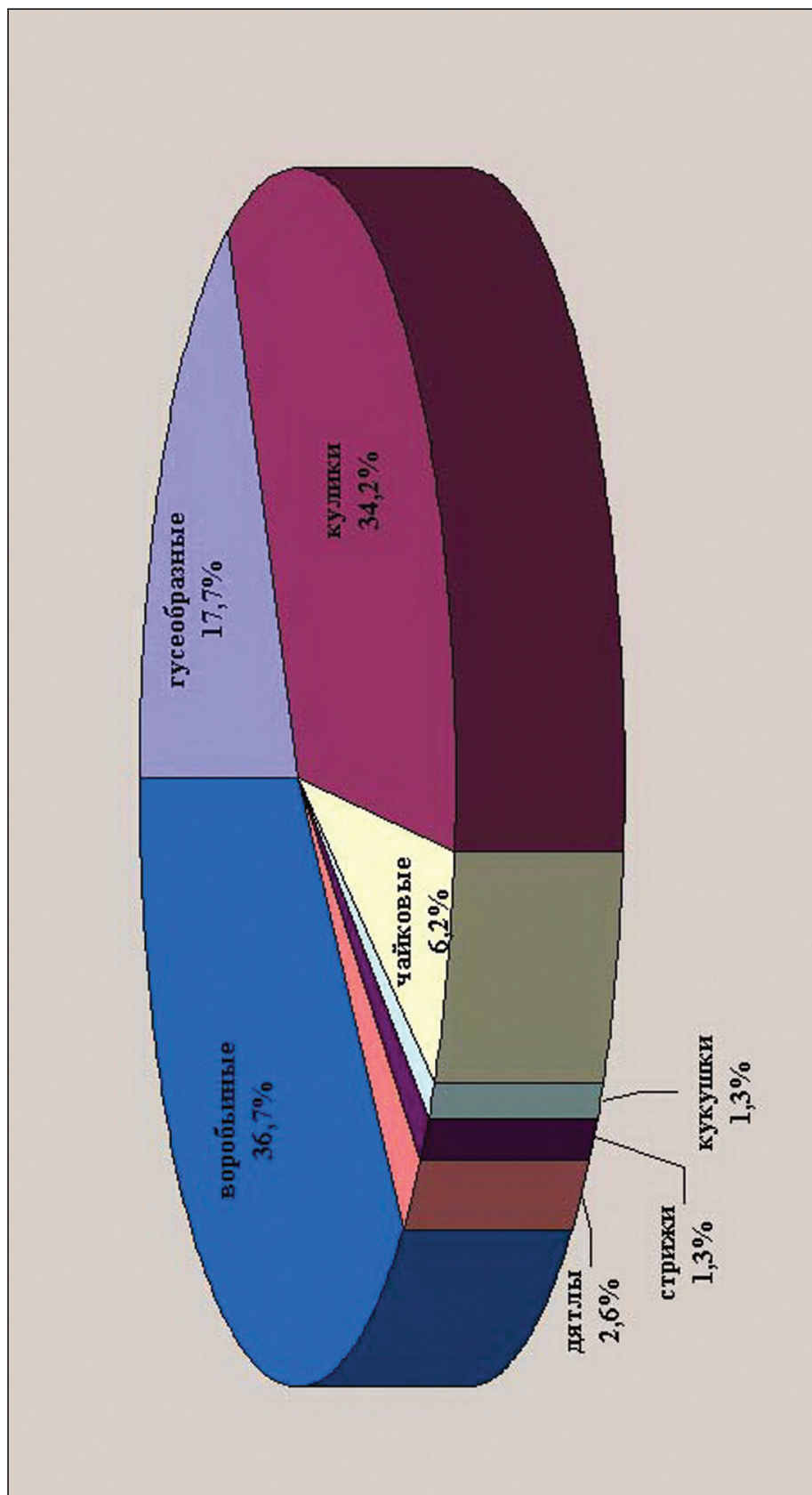


Рис. 73. Долевое соотношение 80 видов птиц, принадлежащих разным систематическим группам, в орнитологическом комплексе, трофически связанном с водными насекомыми и ракообразными



Рис. 74. Камчатская трясогузка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 75. Якутская белая трясогузка (худ. В. Ф. Крутов)



Рис. 76. Тетеревятник (худ. В. И. Спичак)



Рис. 77. Перепелятник (худ. В. И. Спичак)



Рис. 78. Чеглок (худ. В. И. Спичак)

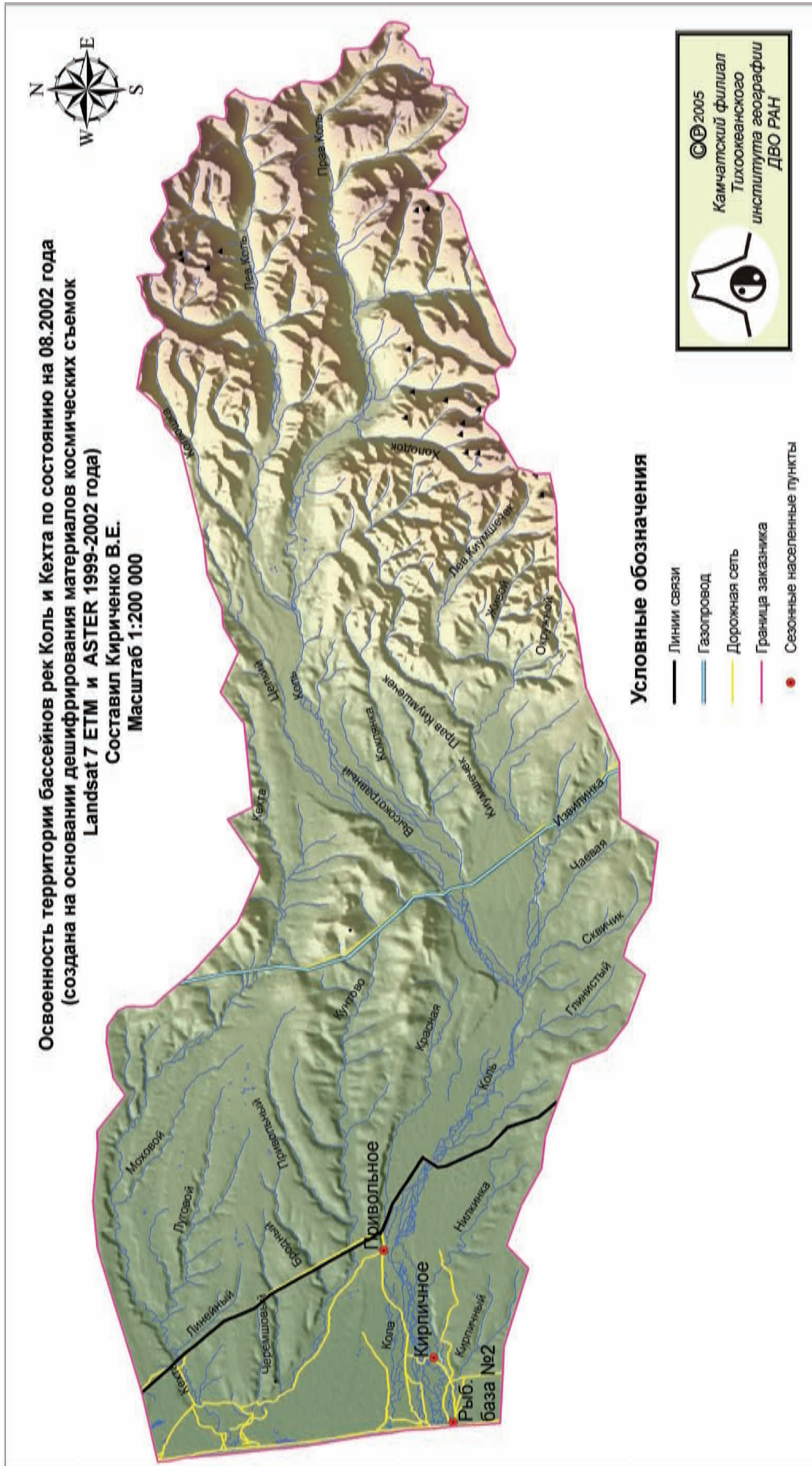


Рис. 81. Границы Государственного экспериментального биологического (лососевого) заказника регионального значения «Река Коль»

таются молодью гольцов, нерки, в том числе кокани. Это кажется очень вероятным, поскольку молодь лососевых многочисленна в озерах и наиболее доступна в качестве объекта питания, но фактических доказательств тому у нас пока нет.

Топорок (цветная вкладка, рис. 63) – один из самых многочисленных видов среди морских колониальных птиц Камчатки. Населяет скалистые морские берега и острова, образуя многотысячные колонии. Основная часть популяции сосредоточена на восточном побережье полуострова. Вся жизнь топорков связана с морем. Лишь изредка отдельных птиц наблюдают в устьях крупных рек. В основе рациона – морские виды рыб (особенно песчанка), ракообразные и моллюски. Казалось бы, нет оснований включать птиц этого вида в число хотя бы потенциальных потребителей лососевых рыб. Но в конце августа и в начале сентября 2001 г. пару топорков мы неожиданно нашли на оз. Курильском. Нет фактов, подтверждающих, что они размножились здесь. Скорее всего, их появление на озере носит случайный характер. Но питаться топорки здесь могли только молодью лососевых – гольца и нерки (Лобков, 2003б).

Большой пестрый дятел (цветная вкладка, рис. 64) – оседлый вид, населяющий высокоствольные леса по всей Камчатке. В гнездовое время совершает небольшие местные кочевки, залетает при этом в субальпику и в населенные пункты.

Питается главным образом насекомыми и их личинками, осенью и зимой, кроме того, употребляет в пищу семена деревьев хвойных пород, ягоды рябины, расклеывает орешки кедрового стланика. Рыбу не назовешь сколько-нибудь характерным кормом птиц этого вида. Оказалось, однако, что зимой на оз. Курильском в годы высокой численности производителей нерки большие пестрые дятлы время от времени поедают замерзшую икру, которая выпадает из тела рыбы, когда ее поедают орланы. Кроме того, дятлы способны расклевывать замерзшие остатки от мертвых рыб, которых вытаскивают на снег и оставляют недоеденными орланы и ворон. Трудно сказать, характерно ли это только отдельным конкретным особям дятлов. Или при наличии обильного и легкодоступного корма, каким является нерка на оз. Курильском, так поступают многие дятлы, зимующие в окрестностях богатых рыбой нерестилищ. Мы замечали на берегах нерестилищ только одиночных больших пестрых дятлов и далеко не каждый день. Это не удивительно, поскольку их численность зимой вокруг оз. Курильского очень низкая (единицы особей). Скорее всего, рыба в данном случае действительно привлекает дятлов своим обилием и доступностью (Ладыгин, 1991) на фоне ограниченных кормовых возможностей в ольхово-ивовых, редкостойных каменистых и стланиковых лесах, произрастающих вокруг озера, и относится это только к отдельным птицам, участки обитания которых расположены поблизости от нерестилищ. Случаев концентрации дятлов не было.

Малый пестрый дятел (цветная вкладка, рис. 65) – оседлый вид, населяющий высокоствольные леса по всей Камчатке. В гнездовое время совершает небольшие местные кочевки. Обычно зимой малые пестрые дятлы держатся поодиночке или парами в стаях с другими лесными птицами.

Весь год питается главным образом насекомыми и их личинками. Однажды осенью мы наблюдали, как малый пестрый дятел склевывал мелких брюхоногих моллюсков на выброшенной волной коряге на речной косе. А зимой описали случай, как дятел поедает моллюсков на свободном от снега берегу термального ручья у самой воды (на термальных ключах мелкие пресноводные брюхоногие моллюски жизнедеятельны круглый год).

Зимой на оз. Курильском малые пестрые дятлы, как и большие пестрые, время от времени поедают замерзшую икру и замерзшие ткани мертвой нерки, которую оставляют на снегу орланы и ворон. В лесах, окружающих озеро, численность малых пестрых дятлов выше, чем больших пестрых, но увидеть их кормящимися на рыбе удастся даже, пожалуй, реже. Мы замечали только одиночных птиц, и всего несколько раз. В данном случае рыба привлекает отдельных дятлов лишь как обильный и легкодоступный корм.

Сорока (цветная вкладка, рис. 66) обычна на гнездовании в лесах и высоких кустарниках по всей Камчатке. Сороки ведут оседлый образ жизни и совершают лишь небольшие кочевки в гнездовое время, бывая всюду, где можно найти доступную пищу. На зиму скапливаются близ человеческого жилья.

Рацион сороки очень разнообразен, причем она больше, чем другие врановые, употребляет в пищу естественные корма. Среди них растительные и животные объекты, но последних всегда больше. Летом основная пища сорок – крупные насекомые и другие беспозвоночные, которых они собирают на земле. Кроме того, сороки быстро находят в лесу падаль, вместе с воронами и чайками поедают трупы крупных морских животных, которых волны выбрасывают на берег, посещают помойки и свалки, где подбирают пищевые отходы. Камчатские сороки – хищники и способны нападать на мелких воробьиных птиц, поедают их яйца и птенцов, ловят землероек, мелких мышевидных грызунов и даже зайчат, хотя делают это реже ворон и воронов.

В дни массовой миграции проходных лососей на нерест сороки поедают выброшенных на пляжи погибших производителей, а затем (с августа по октябрь) охотно кормятся отнерестившейся мертвой рыбой по берегам рек. Они не собираются большими скоплениями, держатся поодиночке, группами и стайками по 5–8 особей, самостоятельно или вместе с черными воронами. Сороки не только самостоятельно расклеывают тушки рыб, но подбирают остатки «со стола» других птиц, а также бурых медведей. В конце лета сороки часто поедают еще незрелые орешки кедрового стланика, а позже, осенью, расклеывают шишки. Те особи, что держатся в селах и городах, кормятся главным образом пищевыми отходами, все равно какими – бытовыми или производственными. Сорок всегда можно увидеть там, где появляются отходы разделки рыбы и зверей.

Зимой сороки в небольшом числе всегда присутствуют на тех реках, где появляется доступная рыба. Так было на рр. Тихой, Шумной, Березовой, Ходутке в годы, когда там было много гольцов, кунджи, микижи или кижуча, которой питались крупные хищные птицы. Они не ловят живую рыбу, но поедают остатки трапезы орланов, воронов и тихоокеанских чаек. Приходилось наблюдать, как сороки выхватывают кусочки рыбы буквально из-под

лап орланов. Не исключение в этом отношении и оз. Курильское, где при обилии рыбы, до 20–30 сорок держатся на нерестилищах всю осень и зиму. Здесь они также поедают остатки трапезы орланов и воронов, но, кроме того, самостоятельно едят мертвую нерку. Зимой в городах нападают на мелких птиц (воробьев, пухляков, сибирских бьюрков).

Ранней весной мы встречали сорок в безлюдных местах, в том числе в горной обстановке, где охотники, добыв медведя и ошкурив его, бросали оголенную тушу. По берегам рек в это время сороки поедают вытаявшие с прошлой осени гниющие остатки рыбы, какому бы виду лососевых они ни принадлежали.

Кедровка (цветная вкладка, рис. 67) – характерная птица лесов Камчатки, питающаяся в основном орешками кедрового стланика и семенами хвойных и мелколиственных пород. Массовые концентрации кедровок в осенне-зимнее время, как правило, совпадают с размещением крупных массивов кедрового стланика, где наблюдается высокий урожай орехов, отличающихся высоким качеством и доступностью. Запасает с осени корм, пряча его в лесную подстилку близ оснований стволов деревьев, а зимой активно разыскивает его, разбрасывая снег клювом.

Помимо растительной пищи кедровки охотно поедают приманку в капканах охотников, и часто при этом сами попадают в ловушки. По этой причине в местах, где кедровок много, они могут стать существенной помехой в охотничьем промысле. Обычно охотничьей приманкой является лососевая рыба или зайчатина. В ноябре 2007 г. на р. Жупановой наблюдали кедровку, которая долбила замерзшие остатки кижуча, оставшиеся от трапезы бурого медведя на высоком берегу реки. Так что кедровки в осенне-зимнее время способны поесть лососевых, но называть рыбу характерной пищей птиц этого вида не приходится.

Черная ворона (цветная вкладка, рис. 68) – обычный вид, населяющий леса и зеленые (лесные) насаждения в населенных пунктах по всей области, за исключением Командорских о-вов. В течение всего года самым тесным образом черная ворона связана с человеческим жильем. Вокруг селений сконцентрировано не менее 80 % популяции. Так, вокруг агломерации крупнейших камчатских городов (Елизово и Петропавловск) в долине р. Авачи обитает примерно 30 тыс. особей. По сути, география населенных пунктов определяет общую картину размещения ворон. За последние десятилетия их численность прогрессировала в связи, прежде всего, с ростом количества свалок. Камчатская популяция в целом оседла, но в гнездовое время, осенью и зимой, черные вороны совершают небольшие кочевки между селами, городами, вдоль дорог и вдоль морских побережий.

Черная ворона – всеядная птица. По разнообразию рациона равных ей видов птиц на Камчатке нет. Чтобы оценить, какое место в этом рационе занимают лососевые, рассмотрим весь спектр предпочитаемых кормов. В течение всего года черные вороны питаются главным образом пищевыми отходами на помойках, свалках, на улицах и возле домов в населенных пунктах, вдоль дорог, а также рыбными отходами возле рыбоперерабатывающих предприятий и морскими выбросами на пляжах (моллюсками, ракообразными, рыбой, павшими птицами и морскими млекопитающими). При этом нередко собираются десятками и сотнями особей. Антисанитарное состояние пригородной (зеленой) зоны – важнейший фактор, определяющий высокую численность черных ворон вокруг Елизова и Петропавловска. Их привлекает любой оставленный в лесу мусор, остатки пикников и тому подобное.

Мы обработали более 120 погадок, собранных с мая по октябрь. Выяснено следующее: в рационе птиц, обитающих в лесу, преобладают насекомые и пауки, нередки землеройки и мелкие грызуны, яйца и птенцы птиц. Осенью в погадках появляются остатки ягод рябины и орешков кедрового стланика. Порой мы находили погадки, почти целиком состоявшие из рябины либо кедровых орешков.

У ворон, живущих на лесных опушках на границе с болотами и лугами, весной и летом в рационе особенно велика доля яиц и птенцов птиц (специальные исследования свидетельствуют о том, что одна пара черных ворон способна уничтожить до 50 кладок водно-болотных птиц за период гнездования); кроме того, в их погадках есть остатки мелкой рыбы, в частности, колюшки, а также ракообразные, мелкие брюхоногие моллюски. Однажды мы наблюдали, как ворона поймала двух сибирских углозубов *Salamandrella keyserlingii*. Из растительных кормов они охотно поедают ягоды клюквы *Oxycoccus palustris*, брусники *Vaccinium vitis-idea*, голубики *V. uliginosum* и шикши, причем не только в конце лета, когда ягоды поспевают повсеместно, но и ранней весной, когда они вытаивают из-под снега.

В погадках ворон, живущих на морском побережье, было всего больше остатков панцирей крабов, мелких ракообразных, моллюсков, кости морских рыб, но также насекомые, а если рядом находились колонии морских птиц, то значительная доля в рационе приходилась на их яйца и птенцов, которых вороны таскают из гнезд и подбирают под скалами на берегу.

Те, что гнездятся в городах и селах, питаются главным образом пищевыми отходами сельскохозяйственного производства; ворон всегда можно встретить возле животноводческих комплексов. Осенью они охотно едят ягоды рябины, а в Елизове – еще и плоды интродуцированной здесь яблони маньчжурской *Malus mandshurica*.

Птенцов, судя по 6 порциям пищи, которые мы взяли с помощью шейных лигатур, черные вороны выкармливают главным образом насекомыми и другими беспозвоночными, а также отходами рыбного промысла и пищевыми отходами.

В период массового нереста горбуши мы находили в желудках добытых птиц остатки икранных оболочек, но никогда не наблюдали, чтобы вороны как-то добывали икру. Можно предполагать, что они поедают икру, сносимую течением, вытаскивая ее из воды на мелководьях, но, скорее всего, икра может попасть к ним случайно, когда вороны поедают на берегу остатки самок лососевых, которых вытаскивают хищные птицы и звери.

Ранней весной, в конце марта и в начале апреля, черные вороны много времени проводят на речных мелководьях и отмелях, где поедают вытаявшую гниющую прошлогоднюю рыбу. Но, кроме того, они способны активно разыскивать гнезда кижуча, специально переворачивая в этих целях клювом камни, и поесть уже наклюнувшуюся

икру (Лобков, 1991). В черте г. Елизова, пока здесь нерестился кижуч (1970 и 1980-е гг.), это происходило ежегодно и именно ранней весной (в конце марта), когда, благодаря низкому уровню воды в Аваче, обнажалась часть нерестилищ на речных рукавах. По нашим подсчетам черные вороны ежегодно уничтожали в то время до 30 % гнезд кижуча, расположенных на мелководных протоках, а на отдельных участках реки выедали икру полностью. Хищничество черных ворон стало дополнительным (к браконьерству) фактором прогрессирующего сокращения численности кижуча на речных нерестилищах Авачи в черте Елизова.

С началом массовой миграции проходных лососей на нерест черные вороны поедают погибших производителей, которых волны выбрасывают на пляж. С окончанием нереста (с августа по октябрь), когда по берегам рек в массе лежит мертвая лососевая рыба, десятки, сотни, а местами (окрестности Елизова) тысячи черных ворон собираются на реках, главным образом, тех, что находятся поблизости от населенных пунктов и дорог. Вместе с чайками черная ворона – важнейший вид птиц, питающийся снетком. Черные вороны самостоятельно поедают рыбу, лежащую на мелководье и на суше, и подбирают остатки трапезы других птиц (прежде всего хищных и чайковых) и медведей, а также рыбу, брошенную браконьерами. 4 сентября 1997 г., когда мы учитывали чаек в бассейне р. Авачи после массового нереста горбуши, мы насчитали около 6,5 тыс. черных ворон, причем отдельные особи были на самых верхних нерестилищах в 50–60 км от моря.

Зимой черные вороны питаются главным образом пищевыми отбросами на помойках, свалках, на улицах сел и городов, на дорогах, а также отходами рыбопереработки возле рыбозаводов. Много черных ворон собиралось на звероферме в районе 16-го км трассы Петропавловск – Елизово.

Успешно нападают на больных и травмированных сизых голубей, на воробьиных птиц. Если на каком-то водоеме, свободном ото льда, появляется рыба, привлекающая орланов, чаек, воронов (например, голец, кунджа, микижа, кижуч), то черные вороны непременно собираются здесь десятками, а то и сотнями, даже если этот водоем находится в десятках километров от ближайших селений. На оз. Курильском черные вороны (а их здесь бывает от 50 до 500 особей) самостоятельно поедают мертвую нерку на отмелях и по берегам нерестилищ, а также подбирают остатки трапезы орланов и воронов. Мы не видели, чтобы вороны специально разыскивали икру нерки, но в тех случаях, когда орланы вытаскивают живую рыбу и икра выпадает из нее на лед или на песок, черные вороны охотно подбирают ее.

Черные вороны часто первыми обнаруживают добычу и своим присутствием привлекают других птиц, а также зверей. На оз. Курильском в сезоны, когда численность производителей невысока, в экспериментах с искусственной подкормкой хищных птиц первыми к оставленной на берегу рыбе собираются именно черные вороны, затем беркуты, и только потом – белоплечие орланы. До того, как появлялись крупные хищные птицы, черные вороны успевали съесть 10–12 % рыбы.

Ворон (цветная вкладка, рис. 69) – обычный вид, гнездящийся на скалистых обрывах, будь те в горах, на склонах речных долин или на морском побережье, а также в высокоствольных лесах по всей области. Камчатская популяция в основном оседла, но в негнездовое время вороны совершают местные кочевки, а небольшое их число покидает Камчатку через м. Лопатка в сторону Курильских о-вов. Осенью и зимой вороны встречаются почти повсеместно от побережий до высокогорий, часто собираются в населенных пунктах (особенно на севере п-ва Камчатка и в континентальных районах области) и в устьях рек по 10–50 особей.

Питание ворона очень разнообразно. В бесснежный период года, летом и осенью, основу его рациона составляют выброшенные волной и оставшиеся на отмелях в часы отлива морские животные (практически все: крабы, иглокожие, моллюски, ракообразные, рыба, павшие птицы и млекопитающие). Время от времени поедают морскую капусту ламинарию. Ловят насекомых, бокоплавов. Посещают близко расположенные колонии морских птиц и поедают там яйца и птенцов. Вообще в условиях Камчатки ворон – это активный хищник. На лугах и болотах птицы этого вида порой буквально уничтожают колонии камчатских крачек и съедают множество кладок и птенцов разных водно-болотных птиц. Заметную долю в рационе играют мелкие млекопитающие – землеройки, мышевидные грызуны, зайчата, в горах успешно ловят сусликов и куропаток. Известны случаи нападения на молодых снежных баранов и даже на новорожденных северных оленей. Вороны быстро отыскивают павших животных и собираются возле трупов, где бы они ни оказались. В июле 2007 г. возле трупа кита, выброшенного на пляж близ устья р. Утхолок, собралось более 80 воронов. Мы встречали их на тушах медведей, оставленных охотниками (весной в апреле и мае и осенью в сентябре и октябре). Когда на лугах поспевают ягоды, питаются шикшей, брусникой, голубикой и толокнянкой. Часто употребляют в пищу орешки кедрового стланика.

В июле, когда в реки Камчатки в массе заходят на нерест горбуша и кета, многие вороны проводят время в устьях рек и в их низовьях, где самостоятельно ловят рыбу, оглушая ее ударом клюва на мелководье, поедают погибших производителей, выброшенных волной на пляж, и доедают, кроме того, остатки трапезы медведей.

В августе-октябре по всей Камчатке поедают мертвую рыбу, независимо от того, какому виду лососевых она принадлежит. Держатся парами, выводками, и общая их численность на водоеме может достигать при этом многих десятков и более сотни особей. В это время вороны нередко также на городских и поселковых свалках, возле рыбоперерабатывающих предприятий, всюду, где появляются пищевые отходы, павшие или убитые животные.

Зимой большая часть воронов кормится на свалках, помойках, в местах забоя скота и северных оленей. Как и летом, в зимние месяцы они активно патрулируют морское побережье, подбирают выбросы, собираются возле рыбоперерабатывающих заводов. В северных поселках (в Корякском нагорье) может скопиться по 50–80 особей. В лесу способны поймать куропаток и зайцев, а также поедают пушных животных, попавших в капканы охотников. Поймать живых гольца, кунджу, микижу, кижуча или кого-то из морских обитателей ворон не может, но когда, благодаря обилию рыбы, на реках или на морском побережье собираются десятки и сотни белоплечих орланов,

вороны поедают остатки их трапезы. На оз. Курильском зимой вороны (а их собирается здесь, порой, до 150–200 особей) не только подбирают остатки «со стола» орланов и беркутов (обычно это остатки мягких тканей рыбы и рассыпавшиеся икринки), но сами поедают сненку, а также иногда выклевают глаза еще живым плавающим неркам на мелководных нерестилищах.

Ранней весной на реках поедают вытаявшую гниющую прошлогоднюю рыбу, а на лугах собирают уцелевшие прошлогодние ягоды.

Пухляк (цветная вкладка, рис. 70) – один из фоновых оседлых видов мелких птиц в высокоствольных лесах по всей Камчатке. Важнейшая трофическая ниша пухляков – сбор насекомых в неровностях коры и в разветвлениях веточек. Добычу собирают на деревьях, как правило, в кроне, на кустах, реже на лесной подстилке, на пнях, валежнике. Извлекают насекомых из щелей. Бывает, что кормятся на крупных соцветиях сложноцветных (в частности, бодяка *Cirsium kamtschaticum*), выщипывая из головок пушинки с семенами и выбирая оттуда мелких насекомых.

У пухляков хорошо выражена сезонность в рационе (мы обработали 37 желудков птиц этого вида). Летом питаются в основном животной пищей, главным образом насекомыми, пауками, съедают немного мелких брюхоногих моллюсков, которых, возможно, собирают у влажных стволов деревьев и пней. Семена растений в это время года встречаются в их желудках редко. С приходом осени все большую долю в рационе занимают семена древесных растений, так что в некоторых желудках они преобладают. Поедают семена различных деревьев и кустарников и даже орешки кедрового стланика. Зимой, как и осенью, пища пухляков – смешанная, причем доля животных кормов колеблется от 20 до 70 %, а растительных – от 30 до 80 %. Животные корма в это время года – это главным образом насекомые, извлеченные из-под коры, яйцекладки тлей, которые пухляки собирают в развилках мелких веточек. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что пухляки, вероятно, способны запасать корм (прячут его в трещинах коры) с осени, а затем зимой разыскивают и поедают его.

В самые холодные зимние месяцы в населенных пунктах пухляки порой долбят замерзшее мясо и тушки рыбы. Охотно кормятся на птичьих кормушках – всем тем, что там лежит (хлеб, семена, крупа).

На оз. Курильском зимой пухляки время от времени долбят замерзшие остатки нерки, которые вытаскивают на снег хищные птицы и врановые, а также подбирают мелкие кусочки рыбы и рассыпавшуюся по снегу замерзшую икру. А. В. Ладыгин (1991) наблюдал также, как пухляки склевывали снег, пропитанный кровью нерки. Известен случай, когда пухляк расклевывал замерзшую приманку из лососевой рыбы, выставленную охотником в капкане.

Поползень (цветная вкладка, рис. 71) – обычный оседлый вид в высокоствольных лесах по всей Камчатке. Добычу собирает главным образом на стволах и на толстых ветвях деревьев в нижней части их кроны. Кроме того, поползень осматривает пни, коряги, кусты. Осенью и зимой часто спускается на землю. Мы замечали их среди прошлогодней травы на свободных от снега берегах рек и ручьев, в том числе термальных. Порой они забираются под снежные карнизы или осматривают даже толстые ветви, торчащие из воды. На руч. Горячий ключ вблизи Семьячического лимана в 1972–1974 гг. некоторые пары поползней выкармливали птенцов массовыми видами ручейников, собирая их по 6–10 штук за один раз на траве и на подстилке у самой воды. В ручье в это время было множество мальков гольца, но поползень ни разу не предпринял попыток поймать их. Массовые ручейники являются их кормом ранней весной и на берегах р. Гейзерной.

В целом поползень – почти исключительно насекомоядная птица. В небольшом количестве среди кормов присутствуют мелкие брюхоногие моллюски и пауки. В конце лета, начиная с августа, и осенью в рационе все большее место занимают растительные корма – семена древесных и кустарниковых пород. Зимой семена древесных растений могут занимать больше половины содержимого их желудков. Судя по наблюдениям, поползень способен запасать пищу с осени, засовывая ее в щели, трещины и дупла, а зимой отыскивая ее. В самые холодные месяцы в населенных пунктах на балконах домов и на окнах долбят замерзшее мясо и тушки рыбы; несколько раз мы замечали поползней в мусорных контейнерах, где они поедали пищевые отходы. Охотно кормятся на кормушках – всем тем, что там лежит (хлеб, семена подсолнуха, крупа и другие корма).

На оз. Курильском зимой поползень часто долбят мелкие куски нерки, оставленные хищными птицами и врановыми на снегу. Подбирают замерзшую рассыпавшуюся икру. Известны несколько случаев, когда они клевали лососевую рыбу, выставленную в качестве приманки в капканах, и даже иногда при этом сами попадали в ловушку.

Систематические и экологические группы, в которых представлены виды птиц, трофически связанные с лососевыми рыбами

Среди видов птиц, поедающих лососевых рыб, найдены представители 7 отрядов (табл. 13), больше всего (30 видов, то есть 68,1 %) среди тех, в состав которых входят чайковые, утиные, а также кулики, гагары, чистиковые и поганки. Происхождение, становление и образ жизни видов птиц, принадлежащих этим систематическим группам, тесно связаны с водоемами и околводными пространствами. Другими словами, эти виды птиц издавна обитают на лососевых водоемах, и возможность становления их трофических связей с лососевыми рыбами, кажется очевидной. Особенно, если иметь в виду, что во многих водоемах Камчатки лососевые – если не единственные представители из пресноводных рыб, то уж точно – преобладающая часть их населения. Тем не менее, не все из числа водных и околводных птиц стали характерными потребителями лососей. Только для 11 из этих видов можно сделать вывод о том, что трофические связи с лососевыми рыбами формировались у них исторически, как с важным (ключевым) компонентом среды обитания. Для остальных водных и околводных птиц векторы адаптации к условиям обитания на реках и озерах были таковыми, что в их трофических связях лососи не играли важной роли, и остались, скорее, случайным компонентом рациона.

Таблица 13. Доля видов птиц, трофически связанных с лососевыми рыбами, в разных отрядах авифауны Камчатки

Отряд	Число видов птиц, трофически связанных с лососевыми	Доля, %
Gaviiformes – гагарообразные	2	4,6
Podicipediformes – поганкообразные	1	2,3
Anseriformes – гусеобразные	10	22,7
Falconiformes – соколообразные	6	13,6
Charadriiformes – ржанкообразные	17	38,6
Piciformes – дятлообразные	2	4,6
Passeriformes – воробьинообразные	6	13,6
Всего видов	44	100

14 видов (31,9 % всех, кто употребляет лососей в пищу) представлены сухопутными птицами. Экологические стратегии их существования весьма разнообразны. Среди 6 видов дневных хищных птиц преобладают настоящие рыбацкие виды (скопа, орланы), являющиеся таковыми по всему их ареалу. В области распространения *Salmonidae* эти птицы, хотя и не специализируются на добыче исключительно лососей, но в большей или меньшей мере в соответствии с разнообразием, численностью и доступностью разных видов включают их в свой рацион.

Среди воробьиных птиц, для которых зарегистрирована способность потреблять лососевых рыб, больше всего видов, отличающихся широким спектром трофических связей, то есть большей или меньшей всеядностью, таковы, прежде всего, врановые.

И только 5 видов птиц, принадлежащих к отрядам дятлообразных и воробьиных (11,9 % всех, кто потребляет лососевых), являются настоящими лесными птицами, специализирующимися на питании насекомыми (большой и малый пестрые дятлы, пухляк и поползень) или плодами растений (кедровка). Но при этом они отличаются тем, что в суровый период года (осень, зима, весна) их рацион становится значительно более разнообразным. Для них потребление лососевых не является характерным, но становится возможным в тех местах, где лососи, будь это рыба или икра, являются обильным и легкодоступным источником пищи, отличающимся высокой калорийностью.

Ни один из 44 видов птиц, обнаруживших трофические связи с лососевыми, нельзя назвать исключительно рыбацким (тем более – специализирующимся на питании лососевыми). Все, помимо рыбы (лососевых, в частности), в большем или меньшем объеме потребляют другие корма (особенно при дефиците основных источников пищи). Но для многих из них рыба является характерной частью рациона почти повсеместно, а для 18 видов птиц на Камчатке установлена способность специализироваться на потреблении лососевых в условиях их обилия и доступности в течение более или менее продолжительного времени (дни, недели или даже несколько месяцев). Для 13 видов птиц (4,4 % всей авифауны Камчатки) лососевые являются важнейшим источником пищи, определяющим сезонное размещение этих птиц и динамику их популяций.

23 вида птиц (52,3 % от всех, кто питается лососевыми) в большей или меньшей мере принадлежат к экологической группе, которую можно назвать санитарями. Это – птицы-сапрофаги, поедающие погибших лососей, отнерестившихся производителей, остатки трапез других животных, отходы лососевого промысла. В экосистемах лососевых водоемов Камчатки виды-санитары играют очень важную роль, поскольку принимают участие в редукации огромной биомассы, ежегодно привносимой анадромными видами лососевых из моря в реки и озера, и тем самым – в переносе биогенов и обогащении ими прилегающей к водоемам экосистем суши.

Особое место в трофических отношениях птиц с лососевыми рыбами занимает белоплечий орлан. Нельзя сказать, что это – вид, специализированный в трофическом отношении на потреблении лососевых рыб. Но то, что лососи являются ключевым компонентом его рациона, а лососевые водоемы – ключевым компонентом среды обитания на Камчатке – несомненно. Похоже, белоплечий орлан – биологический вид, в истории становления которого лососевые рыбы сыграли важнейшую роль. Действительно, белоплечий орлан – дальневосточный эндемик, ареал его размножения лежит исключительно в границах ареалов тихоокеанских лососей (цветная вкладка, рис. 72). Наибольшей численности птицы этого вида достигают на Камчатке, Сахалине и вдоль северного побережья Охотского моря, то есть в области, где тихоокеанские лососи сосредоточены крупнейшими популяциями в Азии. Едва ли это случайно. Морфологические особенности белоплечевого орлана (необычайно массивный и крепкий клюв и устройство лап), экологические стратегии его существования, особенности группового и трофического поведения дают основания предполагать его происхождение и становление в дальневосточных приморских районах на пути адаптации к питанию именно лососевыми рыбами и морскими животными, обладавшими прочными покровами.

ПТИЦЫ, ТРОФИЧЕСКИ СВЯЗАННЫЕ С ЛОСОСЕВЫМИ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА РЫБ

Птицы потребляют лососевых на всех стадиях речного периода их жизненного цикла. При этом у большинства видов птиц отчетливо видны предпочтения, позволяющие выделить среди них важнейшие, второстепенные, малозначимые и случайные консументы на каждой из основных стадий жизненного цикла лососевых (рис. 9).

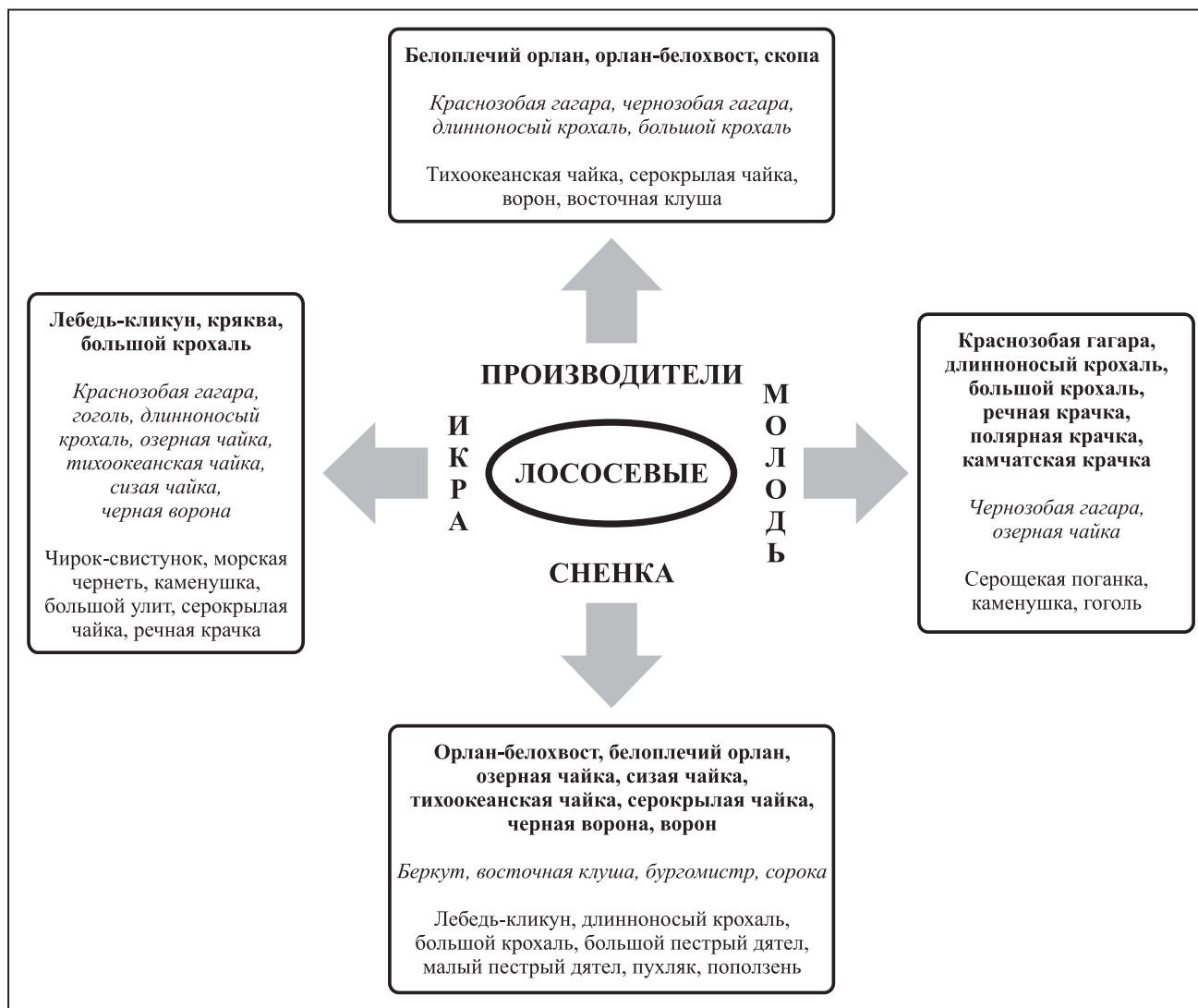


Рис. 9. Птицы-консументы лососевых рыб на Камчатке. Жирным шрифтом выделены важнейшие консументы, курсивом – второстепенные, обычным – некоторые из малозначимых, случайных консументов

Мы рассматриваем только питание птиц в естественных, природных условиях и не принимаем во внимание птиц, которые питаются остатками лососевых, как пищевыми отходами на свалках, помойках, в населенных пунктах, на рыбоперерабатывающих предприятиях, на кормушках и в капканах охотников. Перечисляются только те виды рыб, которые хотя бы раз, но действительно были обнаружены в качестве объектов питания у того или иного вида птиц. Разумеется, это не означает, что птица потребляет только тех лососей, что указаны в этом разделе книги. Просто других фактов пока нет. Хотя, скорее всего, спектр потребления птицами тех или иных видов лососей зависит не столько от предпочтений поедать тот или иной конкретный вид рыб, сколько от того, какие виды рыб вообще присутствуют и, главное, доступны птицам в данный момент в данном водоеме.

Взрослые лососи (производители)

1. Птицы, которые в качестве объектов питания ловят идущих на нерест и нерестящихся проходных лососей, взрослых особей, принадлежащих резидентным пресноводным и жилым формам, карликовых особей и крупных покатников.

Важнейшие консументы:

а). Потребляющие преимущественно взрослых особей и крупных покатников: белоплечий орлан (голец, кунджа, микижа, горбуша, кета, нерка, кижуч); орлан-белохвост (голец, кунджа, горбуша, нерка, кета, кижуч); скопа (голец, кунджа, микижа, горбуша, кокани и проходная нерка);

б). Потребляющие преимущественно мелких взрослых особей и покатников: краснозобая гагара (голец, кунджа, микижа); чернозобая гагара (голец, кунджа, кокани); длинноносый крохаль (голец, кунджа, микижа, кокани); большой крохаль (голец, микижа).

Второстепенные консументы: горбоносый турпан (кокани); тихоокеанская чайка (голец, кунджа, горбуша, нерка (проходная и кокани); серокрылая чайка (горбуша и нерка на Командорах); ворон (горбуша).

2. Птицы, поедающие не отнерестившихся производителей, по разным причинам погибших в прибрежных водах моря и на реках во время миграции.

Поедают рыбу на воде: моевка (горбуша); тихоокеанская чайка (горбуша); серокрылая чайка (горбуша); бургомистр (горбуша); восточная клуша (горбуша).

Поедают рыбу, выброшенную волной на пляж: озерная чайка (разные виды); тихоокеанская чайка (разные виды); сизая чайка (разные виды); серокрылая чайка (разные виды, главным образом, на Командорах); бургомистр (разные виды); восточная клуша (разные виды); черная ворона (разные виды); ворон (разные виды), сорока (горбуша, кета).

3. Птицы, которые ловят живых, но уже отнерестившихся (лошалых) проходных лососевых:

беркут (кижуч); белоплечий орлан (кета, нерка, кижуч); орлан-белохвост (разные виды); ворон (нерка).

4. Птицы, поедающие остатки трапез других животных.

Важнейшие консументы: озерная, тихоокеанская и сизая чайки (лососевые, независимо от их видовой принадлежности), черная ворона, сорока, ворон (лососевые, не зависимо от их видовой принадлежности).

Второстепенные и малозначимые консументы: длинноносый и большой крохали, беркут, орлан-белохвост и белоплечий орлан, восточная клуша, серокрылая чайка, бургомистр и моевка, пухляк и поползень (лососевые, независимо от их видовой принадлежности), кедровка (кижуч).

Погибшая отнерестившаяся рыба (сненка)

5. Птицы, поедающие мертвую, отнерестившуюся рыбу (сненку) в воде или на суше, включая полуразложившиеся и гниющие остатки и остатки трапез других животных.

Важнейшие консументы: орлан-белохвост (разные виды, в частности, горбуша, нерка, кета, кижуч); белоплечий орлан (все виды проходных лососевых, включая чавычу); озерная чайка (все виды проходных лососевых); тихоокеанская чайка (все виды проходных лососевых); серокрылая чайка (разные виды, в частности, горбуша и нерка на Командорах); сизая чайка (все виды проходных лососевых); черная ворона (все виды проходных лососевых); ворон (разные виды, в частности, горбуша, нерка, кижуч).

Второстепенные консументы: беркут (разные виды, в частности, нерка, кижуч); восточная клуша (разные виды, в частности, горбуша); бургомистр (разные виды, в частности, горбуша); сорока (все виды проходных лососевых).

Малозначимые консументы: лебедь-кликун (нерка); длинноносый крохаль (горбуша); большой крохаль (нерка); большой пестрый дятел (нерка); малый пестрый дятел (нерка); пухляк (нерка); поползень (нерка), кедровка (кижуч).

Молодь лососевых (сеголетки, мальки, остающиеся в реках на 2–3 года и более, смолты)

6. Птицы, которые ловят мальков самостоятельно.

Важнейшие консументы: краснозобая гагара (разные виды, в частности, кета, микижа); длинноносый крохаль (голец и разные виды проходных лососей); большой крохаль (голец и разные виды проходных лососей, в частности, кета, нерка); речная крачка (голец, разные виды проходных лососей, в частности, кижуч, горбуша, кета, микижа); полярная крачка (голец, вероятно, разные виды проходных лососей); камчатская крачка (голец, разные виды проходных лососей, в частности, кета).

Второстепенные консументы: чернозобая гагара (вероятно, голец, микижа и разные виды проходных лососей); большой улит (микижа, кунджа, вероятно, также кета, кижуч), озерная чайка (голец, разные виды проходных лососей, в частности, горбуша, кета, кижуч).

Малозначимые консументы: серошекая поганка (голец, кижуч, нерка); каменушка (вид лососей не определен); гоголь (кета), кулик-сорока (камчатская семга), сибирский пепельный улит (микижа, кунджа, возможно, кета, кижуч), длинноклювый пыжик и топорок (вероятно, нерка на крупнейших пресноводных озерах).

7. Птицы, которые сами молодь не ловят, но отбирают ее у других птиц.

Это прежде всего длиннохвостый и короткохвостый поморники, специализирующиеся на такой своеобразной манере трофического поведения (естественно, они поедают при этом любую молодь лососевых, независимо от их видовой принадлежности); очень редко так поступают озерная чайка, черная ворона и речная крачка, но для них такой способ добычи корма не является характерным.

Икра

8. Птицы, умеющие разорять гнезда лососей в целях поедания икры

Это – лебедь-кликун, способный на время специализироваться на потреблении икры при ее обилии (нерка, кижуч, видимо, и другие виды лососевых); подбирают при этом икру в воде: большой крохаль (нерка), который также способен временами и местами специализироваться на потреблении икры, а также кряква и гоголь (нерка);

9. Самостоятельно добывающие в воде и поедающие потерянные по разным причинам икринки.

Важнейшие консументы: лебедь-кликун (нерка, кижуч, горбуша); кряква (горбуша, нерка); большой крохаль (горбуша, нерка);

Второстепенные консументы: краснозобая гагара (горбуша, кета); гоголь (горбуша, нерка), длинноносый крохаль (горбуша); озерная чайка (горбуша); тихоокеанская чайка (горбуша); сизая чайка (горбуша); черная ворона (горбуша, кижуч);

Малозначимые консументы: гуменник (вид лососей не известен), чирок-свистунок (нерка); морская чернеть (горбуша); каменушка (видимо, горбуша, но точно вид лососевых не определен); большой улит (горбуша); серокрылая чайка (горбуша – на Командорах); речная крачка (горбуша).

10. Подбирающие икру из остатков трапезы других животных.

Большой пестрый дятел (нерка); малый пестрый дятел (нерка); сорока (нерка); ворон (нерка); черная ворона (нерка); пухляк (нерка); поползень (нерка).

11. Поедающие икру попутно с употреблением в пищу пойманной рыбы.

Скопа, орлан-белохвост, белоплечий орлан (лососевые, независимо от их видовой принадлежности).

ПТИЦЫ – КОНСУМЕНТЫ ВАЖНЕЙШИХ ВИДОВ ЛОСОСЕВЫХ КАМЧАТКИ

Питание птиц Камчатки изучено пока не настолько хорошо, чтобы составить полные списки птиц-консументов каждого из видов лососевых. Наибольший объем информации собран по самым массовым и распространенным видам лососей – горбуше и гольцу, но и эта информация далеко не полная. В любом случае, как уже отмечалось, нет птиц, которые специализировались бы на питании каким-то одним видом лососевых или всей группой этих рыб. Другое дело, что не все виды лососевых в одинаковой степени, во все сезоны года и на всех стадиях жизненного цикла доступны птицам, вследствие, например, редкости, большого веса производителей или других причин.

Чавыча. Вследствие низкой численности популяции чавычи на Камчатке собрать информацию о трофических связях с нею птиц очень трудно. У нас есть наблюдения, относящиеся к рр. Аваче, Большой и Камчатке. Очевидно, что из-за большого размера рыбы вытащить на берег живую взрослую чавычу, достигающую веса 10 кг и более, а тем более поднять ее в воздух не под силу даже крупным хищным птицам. Исключение могут составить мелкие экземпляры весом до 3–4 кг, карликовые формы. Действительно, относительно небольшие экземпляры этого вида на морских ставных неводах в Усть-Камчатске белоплечие орланы успешно «воруют» ежегодно, и непременно подбирают погибшую рыбу, выброшенную на берег. В устье р. Камчатки с началом лососевой путины в июне, порой, собираются до нескольких десятков белоплечих орланов одновременно. В июне 1996 г. в устье р. Камчатки мы наблюдали тихоокеанских чаек и черных ворон, поедавших остатки свежей чавычи, выброшенной волной на песчаный пляж; скорее всего это была мертвая рыба, выпавшая из морских ставных неводов.

Мертвую, отнерестившуюся чавычу поедают практически все виды птиц, которые питаются снеткой на реках Камчатки. И там, где чавыча есть в достаточно большом количестве, она является объектом питания хищных птиц, чайковых и врановых. Конкретные наблюдения относятся к белоплечему орлану, орлану-белохвосту, озерной, тихоокеанской и сизой чайкам, сороке, черной вороне и ворону. У нас нет наблюдений о поедании птицами мальков и икры чавычи. Но по рассказам работников Малкинского рыболовного завода, единственного из рыболовных заводов на Камчатке, который воспроизводит чавычу (выпуск молоди производится в р. Быструю, бассейн р. Большой), черные вороны способны не только подбирать погибших мальков в момент их выпуска, но и активно вылавливать еще не адаптировавшуюся молодь в ручье, прежде чем она достигнет основного русла реки. Выпущенных мальков пытаются ловить также уже прилетевшие к моменту выпуска молоди озерные чайки. По этой причине выпуск молоди производят в темное время суток.

Кижуч. Наибольший объем информации о питании птиц кижучем мы собрали в 1970-х гг. на реках юго-восточной части п-ва Камчатка: в бассейне Семячикского лимана и к югу от него на рр. Березовой и Жупановой. В то время состояние популяции кижуча было лучше, чем сейчас, и птицы чаще использовали кижуча в качестве объекта питания. В 1980–1990-х гг. наблюдения сделаны нами на разных реках восточной и западной части полуострова. В настоящее время состояние популяций кижуча в бассейнах большинства рек Камчатки ухудшилось, и его доля в рационе птиц уменьшилась. Живого и активного взрослого кижуча из-за довольно большого размера часто не под силу вытащить даже крупным хищным птицам. Поэтому в период хода на нерест мы наблюдали охоту на живого, здорового кижуча только у белоплечего орлана и орлана-белохвоста, которые с трудом оттаскивают рыбу на берег, где и поедают ее.

На живых, но отнерестившихся, с омертвевшей тканью (лошалых) рыб на мелководье нападают, кроме того, беркут и тихоокеанская чайка. Однажды в низовье Нового Семячика мы наблюдали, как тихоокеанская чайка, усевшись на спину плывущему кижучу на мелководном ключевом нерестилище, выклевывала ему глаза и щипала омертвевшую ткань.

На многих реках Камчатки из проходных лососей кижуч – самый поздний по срокам нереста. Особей из наиболее поздно размножающихся микропопуляций можно найти в реках и ручьях, например, в бассейне р. Авачи, Семячикского лимана, на р. Тихой и многих других водоемах, до декабря включительно и даже в январе. Потому именно кижуч является объектом питания беркутов, которые поздней осенью откочевывают с гор в речные долины и в приморскую зону, а также мигрирующих и остающихся на зимовке орланов. По этой же причине кижуч – важный объект осеннего питания бурых медведей. Именно кижучем в большинстве своем питаются последние из незалегших медведей в ноябре-декабре. Остатками же их трапезы, в свою очередь, питаются беркут, ворон, черная ворона, чайки, бывает, что кедровка и другие птицы. Благодаря позднему нересту кижуча на отдельных реках возможны временные скопления хищных, врановых и чайковых птиц десятками или даже сотнями особей (например, на р. Березовой в ноябре-декабре 1985 и январе 1986 г., на р. Тихой в декабре-январе 2007/2008 гг.). В этом смысле кижуч, хотя и не является самым массовым видом лососевых, но занимает особое, очень важное место (одно из ключевых) в экосистемах лососевых нерестилищ Камчатки. Сокращение численности его популяций неблагоприятно сказывается на наземных животных, являющихся его консументами в критическое время года.

Мертвых, отнерестившихся кижучей поедают все птицы, которые обычно питаются снеткой: хищные (беркут и орланы), чайковые (озерная, восточная клуша, тихоокеанская, серокрылая, бургомистр, сизая) и врановые (сорока, черная ворона и ворон).

Поздним летом и осенью, когда кижуч подходит к устьям рек, волны порой выбрасывают на морские пляжи погибших по разным причинам взрослых особей. Их поедают чайковые и врановые.

Можно полагать, что все птицы, которые поедают молодь лососевых, и прежде всего – гагары, крохали и крачки, в большем или меньшем количестве ловят и мальков кижуча. Не только сеголетков, но молодь, остающуюся в реках и озерах на второй, третий год (молодь кижуча крупного размера весной 2006 г. ловили озерные чайки и речные крачки на оз. Микижа в бассейне р. Паратунки).

Сейчас, когда численность камчатской популяции кижуча заметно сократилась, его мальки, вероятно, становятся объектом питания птиц реже, чем раньше. Поедание мальков этого вида подтверждено нами для краснозобой гагары, серошекой поганки, длинноносого крохале, озерной чайки, речной крачки. С большой долей вероятности, можно предполагать это для большого улита. Наибольшее значение в качестве птиц-консументов имеют крохали и речная крачка. Мальков кижуча, выпускаемых рыболовными заводами (например, на р. Паратунке), еще плохо адаптировавшихся к природным водоемам, успешно ловят на мелководьях и перекатах черные вороны и озерные чайки; и только благодаря тому, что выпуск обычно проводят в ночные часы, количество гибнущей молоди не так велико.

Кижуч нерестится на неглубоких озерных ключевых нерестилищах и на мелководных боковых протоках рек со слабым течением, так что расположенные в таких местах гнезда этих рыб доступны птицам. Бывает, что отложенную икру раскапывают лебеди-кликун, которые на осеннем пролете, в октябре и ноябре, и зимой обычно кормятся на реках и озерах. Если из-за высокой численности производителей на нерестилище гнезда неоднократно перекапываются (такой случай отмечен на Николке в 1983 г.), часть икры оказывается на поверхности, ее активно поедают тихоокеанские чайки и крохали. Весной (в конце марта), когда реки сильно мелеют и освобождаются ото льда и снега, гнезда кижучей с едва проклюнувшимися икринками способны уничтожать черные вороны. В Елизове, где в прошлые годы кижуч нерестился непосредственно в черте города на боковых ключевых протоках р. Авачи, теперь это случается редко только потому, что кижуча здесь не стало. Помимо браконьерства, в числе важнейших причин того, и хищничество черных ворон.

Нерка. Нерка представлена на Камчатке двумя формами: мелкой жилой формой – кокани, крупнейшая популяция которой находится на оз. Кроноцком, и крупной проходной формой, самые большие нерестилища которой расположены на оз. Курильском и Азабачьем. В бассейнах этих водоемов мы собрали наибольший объем информации о питании птиц неркой.

Размеры кокани таковы, что ее способны поедать почти все рыбоядные птицы, гнездящиеся в бассейне оз. Кроноцкого: чернозобая гагара, длинноносый крохаль, скопа и тихоокеанская чайка, и это установлено по содержанию их желудков, по остаткам пищи в их гнездах и прямыми наблюдениями. Возможно, поедает кокани и горбоносый турпан, хотя мы не знаем, часто ли и как много. Нет информации относительно длинноклювого пыжика. Ни для одного из этих видов птиц кокани не является основной пищей. Все они не в меньшей, если не в большей степени, ловят многочисленных на озере гольцов и летают за кормом на р. Кроноцкую и на побережье океана. О питании большого крохале, зимующего в незамерзающем истоке Кроноцкой, информации у нас нет.

Кроноцкую кокани интродуцировали в другие горные озера Камчатки. После этого мы неоднократно обследовали, в частности, авифауну оз. Карымского и Толмачева, в которых интродуцированные популяции развивались особенно успешно. Численность потенциально рыбоядных птиц, тем не менее, оставалась на этих озерах минимальной: единичные пары уток (длинноносый крохаль, горбоносый турпан). Именно для оз. Карымского подтверждено питание кокани у горбоносого турпана. Популяция кокани в оз. Карымском уничтожена извержением одноименного вулкана в январе 1995 г., когда выброс газов и пепла происходили непосредственно через озеро.

Взрослую нерку (производителей), идущую на нерест, успешно добывают все крупные рыбоядные хищные птицы Камчатки (скопа, белоплечий орлан и орлан-белохвост) благодаря ее относительно небольшому весу. На р. Камчатке, кроме того, ее, возможно, самостоятельно ловит и беркут, гнезда которого известны на берегах основного русла реки и ее крупнейших притоков. Мы наблюдали беркутов, патрулирующих р. Камчатку в поисковом полете и сидящих на деревьях у реки, но охоту на рыбу не наблюдали ни разу.

На р. Озерной в дни массового хода нерки в оз. Курильское некоторые рыбыны попадают на мель, отчаянно пытаясь вернуться затем на глубину. На такую рыбу иногда нападают тихоокеанские чайки; сначала осторожно, отскакивая, когда рыба активно двигается, но потом все настойчивее ударами клюва они оглушают нерку и поедают ее прямо в воде. Однажды мы наблюдали на р. Хагыцыне (оз. Курильское) как на отмель попали сразу несколько нерок из стаи, которую шумно преследовал по воде медведь. Почти все они сумели вернуться на глубину, но одна так и осталась на мели. Стоявшие поодаль чайки окружили рыбу, а через некоторое время оглушили ее и стали поедать. Известны случаи, когда тихоокеанские чайки садились на нерестящуюся нерку на мелководных нерестилищах и выклевывали глаза, и все же тихоокеанские чайки предпочитают поедать остатки трапезы других животных, а не самостоятельно добывать живую рыбу. Белоплечий орлан, тихоокеанская чайка и ворон нападают на лошалу, уже отнерестившуюся, но еще живую нерку, причем чайки и ворон нередко при этом прежде всего выклеывают рыбе глаза.

Мертвую, отнерестившуюся нерку поедают хищные (беркут, орлан-белохвост и белоплечий орлан), чайковые (озерная, тихоокеанская, сизая чайки и серокрылая – на Командорах) и врановые (сорока, черная ворона и ворон) птицы, которые повсеместно на Камчатке собираются по берегам рек и озер, поедая сненку лососевых. На оз. Курильском благодаря обилию мертвой нерки зимой в годы высокой численности производителей ее поедают даже лебедь-кликун и большой крохаль, которые время от времени отщипывают кусочки мягких тканей от тушек рыбы в воде. Большой и малый пестрые дятлы, пухляк и поползень долбят замерзшие остатки рыбы на снегу и на песке. Конечно, для этих птиц питание рыбой в природных условиях не характерно, и нигде более, кроме как на оз. Курильском в годы массового нереста нерки, такого явления мы не наблюдали.

Сеголетков нерки мы находили в желудках большого и длинноносого крохалея, речной крачки и серошекой поганки (для последней это, вероятно, случайный корм). Возможно, число видов птиц, поедающих мальков нерки, больше. Работники Малкинского рыбоводного завода, который наряду с чавычей воспроизводит и нерку, рассказывают, что только что выпущенных, еще не адаптировавшихся к ручью мальков способны поедать черные вороны и озерные чайки.

На оз. Курильском в годы высокой численности производителей поздно нерестящиеся самки, как известно (Крохин, Крогиус, 1937), перекапывают уже существующие гнезда, в результате чего множество икры вымывается водой и скапливается на дне нерестилищ. Ее потребляют лебедь-кликун, кряква, чирок-свистунок, гоголь и большой крохаль. Замерзшие икринки, рассыпавшиеся на снегу и на песке в результате трапезы крупных хищных птиц, подбирают большой пестрый и малый пестрый дятлы, сорока, черная ворона, ворон, пухляк и поползень.

Вообще, зимой на Курильском, благодаря массовому нересту нерки, растянутому в годы высокой численности производителей до марта и даже начала апреля включительно, собирается феноменальное скопление птиц. Их ядром являются крупные хищные птицы, и, прежде всего, белоплечие орланы, которые активно добывают и выносят на сушу живую нерку и сненку, которых затем, в свою очередь, по цепочке потребляют и другие птицы. Самое большое количество птиц собиралось на этом озере в сезоны с максимальной численностью производителей красной. С уменьшением числа производителей и сокращением периода их нереста уменьшилось и количество хищных птиц (рис. 8).

Кета. Информация о питании птиц кетой собрана нами на разных реках Камчатки. Вследствие большого размера, не все даже крупные хищные птицы способны вытащить взрослую кету из воды и тем более поднять ее в воздух. Мы наблюдали охоту на живую, здоровую кету (производители, мигрировавшие на нерест) только орланов – белоплечего и белохвоста, причем именно кетой оказалась рекордно большая добыча, какую мы знаем для белоплечего орлана. В августе 1980 г. в бассейне Семьячкского лимана мы наблюдали, как белоплечий орлан вытащил на отмель и поедал кету, линейные размеры которой эквивалентны массе в 3,8 кг, а в сентябре 2002 г. на р. Русской (у одноименной бухты) орлан вытащил на берег кету массой 4,6 кг. На лошальную, но еще живую кету, нападают те же орланы, но также тихоокеанская чайка. Мертвую, отнерестившуюся рыбу поедают практически все птицы, питающиеся сненкой.

Большая часть кеты нерестится во второй половине лета и ранней осенью, но на Камчатке есть и так называемая «поздняя кета», нерестящаяся в ноябре и даже в декабре. Наряду с кижучем такая «поздняя» кета является особенно важным кормом для крупных хищных птиц и медведей в суровое время года.

Мальков кеты поедают краснозобая гагара, длинноносый и большой крохали, озерная чайка и крачки всех видов, живущих на Камчатке, – речная, полярная и камчатская. Кета – важнейший вид лососевых, который воспроизводят рыболовные заводы Камчатки, и сотрудники этих заводов хорошо знают – какой урон выпускаемой молодежи, еще не адаптировавшейся к реке, способны нанести черные вороны, а также озерные чайки (а иногда и чайки других видов). По этой причине выпуск молодежи кеты, как и других видов лососевых, производят ночью.

У нас нет установленных фактов поедания птицами икры кеты, хотя это, вероятно, возможно в тех случаях, когда в сезоны с массовым нерестом часть икры теряется и сносится течением. Лишь в одном желудке краснозобой гагары, добытой на р. Плотниковой в августе 1996 г., мы обнаружили несколько икринок, принадлежащих, возможно, именно этому виду лососевых (на том основании, что в это время на реке было много нерестящейся кеты).

Горбуша. Это самый массовый вид из нерестящихся на Камчатке проходных лососевых с относительно коротким жизненным циклом и относительно небольшими размерами. Взрослую горбушу без труда вытаскивают из воды и поднимают в воздух все без исключения рыбоядные хищные птицы (скопа и орланы). Кроме того, горбушу способны вытащить на берег тихоокеанская, серокрылая (на Командорах) чайки и ворон.

При подходе крупных косяков горбуши к устьям рек, морские волны выбрасывают на пляж погибших особей, израненных, в частности, нерпами (*Phoca larga*), а в штормовую погоду – вполне здоровых особей, не справившихся с прибойными волнами и встречным течением реки. Такую выброшенную на берег рыбу поедают все виды чаек, собирающихся на речных косах (озерная, восточная клуша, тихоокеанская, серокрылая, бургомистр, сизая и моевка), а также сорока, черная ворона и ворон. Возле морских ставных неводов погибшей горбушей чаще всего кормятся тихоокеанские, сизые чайки и моевки.

На лошальную, но еще живую горбушу успешно нападают тихоокеанские чайки. Сненкой питаются орлан-белохвост, белоплечий орлан, чайки (озерная, восточная клуша, тихоокеанская, серокрылая, бургомистр, сизая), врановые (сорока, черная ворона, ворон). Приходилось наблюдать, как мертвую горбушу щипали длинноносые крохали. Огромное количество мертвой рыбы, остающейся на берегах рек после массового нереста горбуши и кеты, привлекает большое количество птиц. 4 сентября 1997 г. в бассейне р. Авачи нам удалось произвести уникальный учет птиц с вертолета по всем без исключения водотокам этой реки. Оказалось, что в тот день здесь одновременно кормилось рыбой 39 тыс. чаек и ворон (табл. 14).

Таблица 14. Численность птиц, собравшихся вдоль русла р. Авачи, включая все притоки и рукава в бассейне этой реки, после массового нереста горбуши. Учет с вертолета 4 сентября 1997 г.

Виды птиц	Количество особей (на берегу, в полете, на воде)
Озерная чайка	19 000
Тихоокеанская чайка	10 000
Сизая чайка	3 500
Черная ворона	6 500
Всего:	39 000

В тот сезон по данным КамчатНИРО в Авачу зашло приблизительно 200 тыс. производителей горбуши, то есть примерно 250 т (в Авачинской бухте был разрешен ее безлимитный вылов и отловлено более 1 тыс. т); до того последний раз такой массовый подход горбуши в Авачу наблюдался в 1987 г. (235 тыс. производителей), обычно же в последнее время (1986–2000 гг.) ее численность колебалась от 4,5 тыс. до 80 тыс. штук. Конечно, столь крупное скопление птиц даже при массовом нересте горбуши следует считать феноменальным. Оно стало возможным, во-первых, благодаря тому, что в дельте Авачи расположена крупнейшая на Камчатке колония озерной чайки численностью не менее 20 тыс. пар (неслучайно озерные чайки составили 48,7 % учтенных на реке птиц) и, во-вторых, благодаря высокой концентрации вокруг городов Елизова и Петропавловска черных ворон (16,7 % учтенных на реке птиц), а также вследствие широкой сети проток, стариц и рукавов.

Вообще же мы много раз пролетали над низовьем р. Авачи на вертолете, когда взлетали с вертодрома «Излучина» или возвращались сюда с далеких облетов. Обычно в августе и сентябре насчитывали на участке от пос. Раздольного до «Излучины» от 1,5 до 6 тыс. чайковых птиц. 22 августа 2001 г. мы произвели учет птиц по р. Аваче от устья р. Тимоновской до Авачинской бухты (но только по основному руслу реки). В тот сезон подходы горбуши вопреки прогнозам оказались относительно невелики, и общее количество птиц на этом пути составило всего 10,3 тыс. особей (в том числе: 4,85 тыс. тихоокеанских чаек, 3,75 тыс. озерных, 0,4 тыс. сизых чаек, 0,55 тыс. ворон и, кроме того, около 0,75 тыс. речных крачек).

Именно с массовой миграцией на нерест горбуши и кеты, как самых массовых видов проходных лососевых, в устьях и в низовьях крупных рек Камчатки собираются наиболее крупные скопления птиц.

Способны ли птицы потребить эту огромную массу мертвой горбуши? Теоретически – да. Так, учитывая известные нормы суточного рациона питания, которые разработаны зоопарками для содержания птиц в неволе (наблюдений в природе у нас нет), 39 тыс. чаек и ворон, собравшихся в бассейне р. Авачи, теоретически способны съесть 200 тыс. мертвых горбуш примерно за 40 дней. Фактически же птицы, даже при таком большом скоплении, полностью мертвую рыбу не съедают, часть горбуши достается другим хищникам, а часть остается в реке и разлагается.

Мальков горбуши мы обнаружили в желудках длинноносого крохали, озерной чайки и речной крачки, скорее всего, к птицам, поедающим сеголетков этого вида лососевых, можно отнести, кроме того, гагар, большого крохали, полярную и камчатскую крачек.

При массовом нересте горбуши часть икры неизбежно теряется, остается на поверхности грунта (на дне) и сноится течением. Мы наблюдали это на рр. Шумной и Плотниковой. Такую икру поедают довольно много видов птиц: краснозобая гагара, крякка, морская чернеть, гоголь, длинноносый крохаль, большой крохаль, большой улит, озерная, тихоокеанская и сизая чайки, речная крачка, черная ворона, возможно, камчатская.

Микижа. Наибольшей численности лососевые этого вида достигают в крупных реках западного (охотского) побережья Камчатки. Здесь обитают пресноводная (резидентная) форма и проходная – камчатская семга. На востоке полуострова, пожалуй, больше всего микижи в бассейне р. Жупановой, где живет популяция из весьма крупных особей пресноводной (резидентной) формы. Микижа, в целом, на Камчатке не является решающим объектом питания для птиц, но в соответствии с ее размещением и численностью, роль этого вида рыб в питании птиц наиболее заметна именно на реках западной части полуострова и на Жупановой.

Резидентная форма микижи. Пресноводной микижей питаются, в частности, краснозобая и чернозобая гагары, длинноносый и большой крохали (молодь), скопа и белоплечий орлан (взрослые экземпляры). Порой обилие в реке пресноводной микижи может определять даже наличие скоплений птиц. Так, в начале марта 2002 г. обилие рыбы нескольких видов сразу (микижа на р. Тихой, а также голец на р. Шумной и морские виды рыб на побережье) стали причиной крупного скопления белоплечих орланов численностью до 200 особей в междуречье Шумная – Тихая – Комарова в Кроноцком заповеднике; одновременно здесь оказались несколько десятков тихоокеанских чаек и небольшое число воронов и черных ворон.

Камчатская семга. Смолты камчатской семги в период миграции из реки в море могут на какое-то время стать важным или даже преобладающим кормом для птиц. Так было у гагар и крохалей на Опале в 2001 г. и на Утхолоке в 2007 г. Во второй половине июля 2007 г. на Утхолоке в часы отлива мы как-то обратили внимание на длинноносых и больших крохалей, которые держались поодиночке, парами и несколькими группами в самом устье на границе «река-море», где других птиц не было. Крохали беспрестанно ныряли и то и дело проглатывали каких-то лососевых рыб. Оказалось, в это время в море в большом числе скатывались смолты семги. В эти же дни наблюдали, как две речных крачки и кулик-сорока ловили молодь (смолтов) именно этого вида лососевых в небольшом озере, которое оказалось изолировано в часы отлива близ устья реки. На реках Западной Камчатки, в которых обитают достаточно многочисленные популяции камчатской семги, взрослых производителей ловят крупные рыбацкие хищники (белоплечий орлан, орлан-белохвост, скопа). Среди жителей пос. Крутогорово распространено мнение о том, будто икру камчатской семги на рр. Облуковиной, Крутогоровой и Колпаковой часто поедают лебеди-кликуны, уничтожая при этом гнезда лососей. Мы не могли проверить достоверность информации. В принципе, это не исключено, имея в виду известные особенности трофического поведения лебедей. Но мигрирующие лебеди на реках Южной Камчатки появляются не ранее, чем в конце сентября или даже в октябре и далее могут находиться на свободных ото льда участках русла до конца марта. Эти сроки не совпадают со сроками нереста и инкубации икры камчатской семги (Павлов и др., 2007).

Гонец. Для рыбацких птиц Камчатки – это самый обычный объект питания на внутренних (пресных) водоемах. Взрослых голец и крупных покатников добывают краснозобая и чернозобая гагары, длинноносый и большой крохали, скопа, орланы и тихоокеанская чайка. Молодь поедают те же гагары, серошекая поганка, крохали, большой улит, озерная чайка, все виды живущих на Камчатке крачек. На бессточных озерах, каких немало на Камчатке,

и на водоемах, изолированных водопадами, где проходных лососей быть не может, гольцы – решающий корм для рыбоядных птиц. Птицы добывают гольцов круглый год. Зимой они делают это на незамерзающих участках рек, на открытых участках озер и лиманов и на водоемах, имеющих подток термальных вод. В бассейнах большинства рек Камчатки зимой гольцы – это если не единственная, то наиболее доступная рыба. Благодаря высокой численности гольцов вместе с кунджей, на незамерзающих реках возможны временные зимние скопления орланов (например, на Шумной в марте 1984 г. и в марте 2002 г.).

Кунджа. Как и гольцов, птицы поедают кунджу на реках Камчатки круглый год. У нас есть информация о поедании птицами взрослых рыб этого вида (скопа, орлан-белохвост, белоплечий орлан, тихоокеанская чайка) и молоди (краснозобая и чернозобая гагары, длинноносый и большой крохали, по-видимому, также большой улит). В марте 1984 г. на р. Шумной обилие кунджи вместе с гольцом стало причиной временного скопления орланов.

СЕЗОННЫЕ АСПЕКТЫ ТРОФИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ ПТИЦ И ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Птицы добывают лососевых рыб круглогодично. Но в разное время года значение разных видов лососей в рационе птиц неодинаково. Схематично акценты можно расставить следующим образом:

– зимой лососевые рыбы являются одним из важнейших источников пищи, обеспечивающих возможность выживания в самый суровый период года многих видов птиц, в том числе не являющихся, собственно, рыбоядными; в питании птиц, способных потреблять рыбу, наибольшее значение имеют резидентные формы лососевых и позднереставляющиеся популяции тихоокеанских лососей;

– весной важное место в питании птиц приобретает молодь лососевых рыб;

– летом трофические связи птиц с лососевыми рыбами и важнейшими компонентами среды их обитания разнообразны и демонстрируют все известные аспекты; в питании рыбоядных птиц ключевое место занимают мигрирующие в реки тихоокеанские лососи;

– осенью ключевая роль птиц в экосистемах лососевых водоемов заключается в участии в потреблении (редукции) огромной биомассы отнерестившихся и погибших тихоокеанских лососей.

Рассмотрим эти аспекты более подробно.

Зима (ноябрь–март). Почти 30 % всех птиц (видов и подвидов), представленных в авифауне Камчатки, в большем или меньшем количестве, регулярно или эпизодически остаются здесь на зиму. Тому способствуют географическое положение п-ва Камчатка в основном в умеренных широтах, отепляющее воздействие окружающих морей и океана, наличие водоемов с подтоком термальных вод и другие физико-географические особенности региона. Среди зимующих птиц преобладают виды водные и околотовные.

Решающее большинство зимующих уток и чаек, гагары, бакланы, глупыши, чистиковые и кулики общим числом порядка 325–670 тыс. особей держатся на море и океане (табл. 15) главным образом вдоль восточного побережья п-ва Камчатка к югу от Камчатского залива и близ Командорских о-вов, а вдоль западного побережья – примерно южнее р. Колпаковой. Наибольшие скопления издавна известны в районе м. Лопатка в Первом Курильском проливе, в открытых устьях крупных рек, в морских бухтах, заливах, лиманах. По берегам Командорских о-вов зимуют до 10 тыс. берингийских песочников *Calidris pilocnemis*, иногда они бывают зимой на юго-восточном побережье п-ва Камчатка. Севернее указанных границ условия зимовки значительно более жесткие, размещение птиц спорадичное, а их численность относительно невелика.

Таблица 15. Примерная численность водных и околотовных птиц, зимующих на морях и океане у берегов Камчатки и Командорских островов (по: Лобков, 2003а)

Группа видов птиц	Примерная численность, тыс. особей	
	минимум	максимум
Гусеобразные	250	430
Крупные морские чайки	10	40
Бакланы	25	?
Глупыш	?	15
Чистиковые	15	150

На незамерзающих реках, ручьях и озерах Камчатки в 1966–1968 гг. (Герасимов, 1971) зимовали 24–26 тыс. гусеобразных птиц (лебедь-кликун и разные виды уток), сейчас порядка 13–18 тыс. особей (Лобков, 2003а). Основные зимовки водных птиц на внутренних (пресных) водоемах расположены южнее 56–57° с. ш. (бассейны рр. Камчатки, Жупановой, крупные реки юго-западной части полуострова). Более или менее регулярные находки гусеобразных зимой известны до 61° с. ш. (р. Апука) и даже до бухты Северной на Олюторском побережье. Зимовки лебедей-кликунов на Камчатке – одни из самых северных и наиболее многочисленных в ареале. По берегам водоемов Камчатки к северу до р. Оклан ежегодно зимует до 1 тыс. горных дупелей *Gallinago solitaria* – единственного вида из куликов, который способен провести зимние месяцы на внутренних водоемах, как холодноводных, так и термальных.

В питании птиц, зимующих на море, важное значение зимой приобретают отходы производства предприятий рыбной промышленности. Динамичные скопления образуются близ крупных рыбодобывающих судов в районах про-

мысла и возле береговых рыбоперерабатывающих предприятий (устья рр. Озерной-Западной, Камчатки и других).

Для рыбоядных птиц, зимующих на внутренних водоемах, решающую роль в качестве объектов питания на большинстве водоемов п-ва Камчатка играют постоянно живущие в пресных водоемах гольцы, кунджа и микижа, как крупные, взрослые экземпляры, так и разного размера молодь. Одним из основных видов водоплавающих птиц, трофически связанных в это время с лососевыми, является большой крохаль – обычный вид, зимующий на реках и озерах Камчатки.

В зимние месяцы к водоемам, где проще найти пищу по сравнению с местообитаниями в водораздельных лесах или в горах, в большей или меньшей мере стягиваются и многие сухопутные птицы. Прежде всего это – крупные хищники – орланы и беркут, способные самостоятельно ловить рыбу, а также врановые и другие воробьиные, многие из которых в течение большей части времени года не являются рыбоядными.

В суровых зимних климатических условиях возможный набор объектов, используемых сухопутными птицами в пищу, относительно невелик. Многих традиционных источников пищи зимой нет или они очень ограничены (например, мелкие беспозвоночные для насекомоядных видов), или для их добычи требуются усилия, значительно более энергоемкие, чем летом. И это при том, что потребность в хорошем питании для птиц зимой – особенно высока, поскольку энергозатраты их организма на выживание в морозную и ветреную погоду очень высокие. Поэтому многие виды сухопутных птиц, остающиеся на зиму, потребляют в пищу не только традиционные для них корма, но в условиях их дефицита вынуждены использовать и несвойственные им объекты питания. Ряд видов птиц демонстрируют из года в год сезонную смену кормов. Например, мелкие воробьиные птицы, питающиеся летом почти исключительно насекомыми, зимой потребляют семена растений, остатки трапезы других животных, кухонные отбросы человека. Для таких птиц лососевые рыбы, их остатки являются дополнительным источником питания. По этой причине на водоемах, где хотя бы кратковременно появляется в обилии доступная рыба, собираются более или менее крупные скопления птиц, представленные не только типичными рыбоядными видами, но и птицами, которые, казалось бы, к питанию рыбой не имеют никакого отношения. Такие птицы сами рыбу не ловят, поскольку не имеют для этого соответствующих морфологических адаптаций. Но охотно используют остатки трапезы других птиц и зверей, поедают сненку. На рубеже поздней осени и начала зимы на речных и озерных нерестилищах, еще не полностью замерзших, они используют в пищу гниющие остатки мертвых отнерестившихся рыб. Кроме того, в это время года важную роль в питании птиц играют позднерестящиеся формы проходных лососей, в частности, кижуча и кеты, а на оз. Курильском – нерки. Феноменальное зимнее скопление птиц, о чем мы уже неоднократно говорили, наблюдается на оз. Курильском и связано с обилием нерки и растянутыми до весны сроками ее нереста.

С ноября до марта и апреля включительно на камчатских реках – межень (самый низкий уровень воды). По этой причине на свободных ото льда участках нерестилищ доступные гнезда лососей способны разрывать лебедки-кликуны, добывая икру, а вылупляющихся личинок, как оказалось, могут активно разыскивать и поедать черные вороны. Как правило, это происходит в начале зимы, когда еще не все протоки замерзли, и с окончанием зимы, когда ледовый покров рушится. Но при наличии промоин на реках это может происходить в любой период времени в течение зимних месяцев. В некоторых селах Камчатки среди местных жителей бытует мнение о том, что лебеди в период осенней миграции и на зимовке, якобы, способны наносить существенный урон популяциям лососей, поедая их икру. И на этом основании лебедей нередко отстреливают. На самом деле это явное преувеличение, оправдывающее браконьерство. При всей широте трофических отношений птиц и зверей с лососями, при том, что на отдельных нерестилищах они могут стать существенными потребителями производителей, молоди или икры, нет ни одного факта, подтверждающего способность диких птиц или зверей определять негативную динамику популяций лососевых рыб.

Весна (апрель-июнь). Для зимовавших на Камчатке птиц переход к весне – это время распада зимовок, весеннего оживления и начала размножения у рано гнездящихся видов. Для перелетных птиц весна – это время транзитных миграций, прилета местных особей и начало их размножения.

Сроки прилета многих видов птиц на Камчатке – одни из самых поздних для местностей, расположенных на такой географической широте, а иногда и для всей Палеарктики. Это обусловлено климатическими и фенологическими характеристиками весны, необычайно поздними и очень неустойчивыми в условиях циклонической деятельности. Наиболее изменчивые даты прилета – у водных и околоводных птиц. В целом, их прилет приходится на раннее весеннее время, отличающееся наибольшей изменчивостью внешних условий. У большинства сухопутных птиц амплитуда колебаний дат прилета не так велика, а наименьшая она у поздно прилетающих лесных птиц, что может объясняться более устойчивыми климатическими и фенологическими факторами в конце весны по сравнению с ее началом.

Сроки размножения, в среднем, более ранние в южных районах Камчатки – по сравнению с северными, на приморских равнинах – по сравнению с горами, вокруг термальных водоемов – по сравнению с окружающей местностью. В этом разнообразии условий обитания одна из причин растянутости сроков размножения птиц на Камчатке (Лобков, 2003а).

В течение весенних месяцев постепенно формируется отличный от зимы летний характер трофических отношений птиц с лососевыми рыбами.

С началом весны замерзшие водоемы постепенно освобождаются ото льда, и пока не начался весенний паводок, лососевые рыбы вполне доступны птицам в качестве объектов питания. Для рыбоядных птиц в это время года по-прежнему важное значение имеют гольцы, кунджа и микижа резидентных форм, поскольку проходных лососей,

даже позднеперелетных уже нет. Всеядные хищники и санитары подбирают догнивающие остатки тел мертвых, давно отнерестившихся тихоокеанских лососей.

Казалось бы, обстановка такая же, как и зимой. Но появляются и особенности в трофических отношениях птиц с лососевыми, свойственные весеннему периоду. Важное значение весной в питании птиц начинает приобретать молодь лососевых, скатывающаяся в море и нагуливающаяся в реках и озерах. Помимо рыбоядных видов гусеобразных птиц (прежде всего, крохалей), для которых мальки – обычный объект питания, в начале весны молодь лососевых на мелководных участках и речных перекатах научились ловить черные вороны. В мае прилетают птицы, специализирующиеся на питании мелкой рыбой, – гагары и крачки. С этого времени количество видов птиц, способных ловить молодь, значительно возрастает.

Магистральные пути весенней миграции большинства видов птиц пролегают непосредственно вдоль морских побережий, а также вдоль долины р. Камчатки, где сроки снеготаяния более ранние, чем в горной местности. В наибольшем числе мигранты останавливаются на отдых и кормежку в приустьевых (эстуарных) частях крупных рек и на свободных ото льда лиманах, на водоемах, имеющих подток термальных вод. Молодь лососевых рыб в таких местах временно может стать основным объектом питания рыбоядных птиц. Птицы не обнаруживают предпочтений к потреблению молоди отдельных видов лососевых рыб, они ловят тех мальков, какие есть в данный момент в том или ином водоеме. Известен случай, когда в устье небольшой речушки близ Семьячского лимана преимущественно колюшками и молодь лососевых в дни их массового ската питались несколько белоплечих орланов: их погадки на песчаных пляжах полностью состояли из костей именно этих небольших по размерам рыб.

Несмотря на наличие в водоемах Камчатки постоянно живущих пресноводных популяций лососевых рыб, они не являются единственным или решающим кормом для крупных хищных рыбоядных птиц. Вероятно, такую рыбу птицам все же не так легко поймать, и ее не так много, чтобы она стала легкодоступным объектом питания. Неслучайно до начала речной миграции проходных лососей, особенно самых многочисленных видов, питание белоплечего орлана и орлана-белохвоста весьма разнообразно.

В середине мая начинается ход на нерест чавычи, а затем нерки. Ни тот, ни другой вид тихоокеанских лососей не являются в настоящее время на Камчатке повсеместно массовыми, но там, где их относительно много, они занимают заметную долю в рационе орланов. Это особенно наглядно на примере низовий р. Камчатки, и, прежде всего, для оз. Азабачьего, где нерка в июне становится решающим объектом питания белоплечего орлана, орлана-белохвоста, а также скопы и беркута.

Интригующим является вопрос о том, изменяются ли многолетние сроки наступления важнейших весенних периодических явлений в жизни птиц на Камчатке в связи с природным явлением, которое называют современным глобальным потеплением. Современный ритм прилета птиц на Камчатку, их размножения, зимовки отражают такие важнейшие физико-географические особенности региона, как:

- географическое положение в области чрезвычайно активной циклонической деятельности, обуславливающей крайне неустойчивые погодные условия и обилие осадков;
- наличие вблизи берегов Камчатки холодного морского течения и холодной северной части Охотского моря, оказывающих сильное охлаждающее влияние на атмосферу полуострова;
- активная вулканическая деятельность, следствием которой являются не только кратковременные, локальные и, как правило, катастрофические воздействия, но и длительные сукцессии биологических сообществ на больших территориях, и формирование специфических сообществ в очагах поствулканической деятельности;
- исторически сложившаяся природная зональность Камчатки, выражающаяся в том, что большая часть п-ва Камчатка лежит в области лесов, а континентальные районы – в области своеобразной берингийской (стланиковой) лесотундры.

Глобальное потепление может стать причиной трансформации этих природных особенностей в масштабах региона, вследствие чего можно ожидать изменений в сезонных ритмах годового цикла жизнедеятельности птиц и лососей.

Во многих странах уже хорошо выражена тенденция к более раннему прилету птиц по сравнению, скажем, с 1970-ми гг., что местами приводит к трансформации их трофических связей. Статистический анализ многолетних дат прилета 15 видов птиц в Кроноцком заповеднике показал, что у пяти видов птиц Камчатки имеет место значимая тенденция к более раннему прилету в период с 1969 по 2000 г., а у двух видов она близка к достоверной. У остальных видов нет какой-либо выраженной тенденции в изменении сроков прилета (Соколов и др., 2007). Если добавить к этому случаи зимовки в южных районах п-ва Камчатка некоторых птиц, традиционно считавшихся в нашем регионе перелетными (Лобков, Бухалова, 2006), то вполне можно говорить о тенденции к изменению периодических явлений в жизни птиц на Камчатке за последние десятилетия. Пока это не привело к изменению в характере трофических отношений между птицами и лососевыми рыбами.

Лето (июль-август). Это время наибольшего видового разнообразия птиц на Камчатке. У большинства местных видов в течение июля поднимаются на крыло выводки, а затем молодые начинают самостоятельную жизнь и приступают к кочевкам. Гусеобразные линяют, собираясь более или менее крупными скоплениями. Появляются ранние мигранты. На конец июля и август приходится активная миграция куликов и многих воробьиных птиц. На освобождающихся в отлив грязевых отмелях собираются крупные скопления куликов. В это время численность птиц по берегам водоемов Камчатки и в прилегающих к ним наземных местообитаниях почти повсеместно – наибольшая. Им требуется надежная и богатая кормовая база, удовлетворяющая всему разнообразию трофических стратегий и предпочтений разных видов.

Важнейшей особенностью этого периода года является массовая миграция на нерест в реки самых повсеместно многочисленных на Камчатке проходных лососей – горбуши и кеты. С началом рунного хода эти тихоокеанские лососи становятся решающим объектом питания орланов почти повсеместно. Начинается массовая миграция на нерест нерки в р. Озерную. В августе начинается нерестовая миграция в реки кижуча. Видовое разнообразие лососей в реках Камчатки – наибольшее. Экологические связи птиц с лососевыми рыбами демонстрируют важнейшие аспекты их трофических отношений: вылов идущих на нерест и нерестящихся производителей, скатывающейся в моря и нагуливающейся в реках молоди, потребление потерянной во время нереста икры, поедание погибшей по разным причинам рыбы и остатков трапезы других животных. И не локально на отдельных водоемах, а почти повсеместно в масштабах региона.

Осень (сентябрь-октябрь). Видовое разнообразие птиц уже к началу осени беднеет за счет отлета ранних перелетных видов. И чем позднее, тем все больше видов выпадает из авифауны. Завершается пролет куликов, остаются позднемигрирующие ржанки. К середине сентября Камчатку покидают крачки. К октябрю отлетает решающая часть перелетных воробьиных. Вместе с тем, сентябрь и октябрь – это период массовых осенних миграций водоплавающих – гагар, поганок, гусеобразных, чаек, чистиковых и других, время наиболее крупных осенних скоплений на водоемах Камчатки гусей и уток. У крупных хищных птиц в октябре распадаются выводки, и молодые приступают к самостоятельной жизни и кочевкам.

К середине сентября из активных потребителей молоди лососей остаются гагары и рыбацкие утки. По-прежнему важное значение в питании крупных хищников имеют мигрирующие на нерест и нерестящиеся производители проходных видов лососевых (кижуч, позднерестящаяся форма кеты, на р. Озерной – нерка). Особенностью сезона является огромная биомасса погибших после нереста наиболее многочисленных видов лососей, на питание которой переходят чайки, врановые, а затем крупные хищные птицы.

Поздней осенью в условиях дефицита привычных кормов сненку временно способны потреблять и другие виды птиц, в том числе вегетарианцы и насекомоядные. Формируются крупные сезонные скопления птиц.

КАК ВЫГЛЯДИТ СИТУАЦИЯ С ПТИЦАМИ В ДРУГИХ РЕГИОНАХ АРЕАЛОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ ПО СРАВНЕНИЮ С КАМЧАТКОЙ

В разных регионах в пределах ареалов распространения лососевых рыб видовой состав птиц, трофически связанных с лососевыми, неодинаков. Это отражает, прежде всего, зоогеографическую специфику региональных авифаун, объясняющуюся историей их формирования и развития.

Сравним, к примеру, Камчатку и Северную Америку. Видовое разнообразие фауны птиц в Северной Америке в значительной степени иное, чем на Дальнем Востоке России. Неудивительно, что в этих двух крупных регионах, изолированных один от другого Тихим океаном, трофические отношения с лососевыми рыбами часто характерны разным видам птиц. Большинство видов обитают на одном континенте, но отсутствуют на другом. В Британской Колумбии, например, среди потребителей молоди горбуши давно известна американская оляпка *Cinclus mexicanus* (Pritchard, 1934; Munro, 1936). Это – вид с ареалом только в Америке. На Камчатке его нет, да и вообще находки оляпок на Камчатке предполагаются, но не подтверждены. Среди птиц, трофически связанных с лососевыми на североамериканском континенте (независимо от того – с какими видами и на какой стадии их жизненного цикла), называют также (Ruggerone, 1986; Ryan et al., 2001; 2003; Quinn, 2005) крапивника *Troglodytes troglodytes*, голубых цапель, зимородков, кольцеклювую чайку *Larus delawarensis*, чеграву *Sterna caspia*, ушастого баклана *Phalacrocorax auritus*. Из перечисленных видов в нашем регионе живет крапивник (причем, гнездится только на Командорских о-вах), остальные неизвестны даже в качестве залетных.

Со своей стороны, на Камчатке среди птиц, играющих важную роль в качестве потребителей лососевых, есть виды, нигде более, кроме как на Азиатском континенте или даже только на Дальнем Востоке, не обитающие, если не принимать во внимание их случайные залеты в другие регионы. Таков, к примеру, белоплечий орлан. На лососевых реках южных штатов США обнаружены многие типичные американские виды птиц, поедающие сненку (Nutrient Conference, 2001), а на Камчатке – типичные азиатские формы (Лобков, 2002а). Это – естественно, и чем тщательнее будут изучены трофические связи птиц с лососевыми рыбами в разных участках ареалов лососей, тем, вероятно, больше найдется специфических региональных черт во взаимоотношениях между птицами и лососевыми рыбами.

Тем не менее, общее количество видов птиц и млекопитающих, потребляющих лососевых, например, на Аляске и на Камчатке оказалось весьма близким: в первом случае более 40 видов (Willson and Halupka, 1995), во втором – более 50 видов (Лобков, 2002а). Более того, в Северной Америке (Munro and Clemens, 1937; Moyle, 1966; Hartman and Burgner, 1972; Meacham and Clark, 1979; Pacific Salmon Life Histories, 1991; Wilson, Halupka, 1995; Quinn, 2005 и многие другие) и на Камчатке (Лобков, 2002а) исследователи обращают внимание на ключевую роль в потреблении лососевых наряду с разными видами птиц и многих одних и тех же, общих по распространению, видов, например, большого и длинноносого крохалей, скопу, сизую и серокрылую чаек, полярную крачку и др. На Кольском п-ве, куда в свое время была интродуцирована горбуша, важным потребителем молоди стала та же обычная в северных широтах с циркумполярным ареалом полярная крачка (Bakshantisky, 1980). К потребителям атлантического лосося *Salmo salar* на севере России относят скопу, орлана-белохвоста, большого крохала и оляпку (Мартынов, 2007), в большинстве – те же виды, что и на Камчатке.

Даже в случаях с разными видами птиц часто речь идет о видах, родственных или даже близких по происхождению и систематической принадлежности, как бы замещающих друг друга в разных регионах мира. Среди птиц, наиболее значимых на лососевых реках, всегда называют крохалей, крупных хищных птиц (скопу, орланов), крачек, чаек и ворон, каким бы видам те ни принадлежали в том или ином регионе. Даже предпочтения, которые эти птицы демонстрируют, потребляя преимущественно производителей, икру, молодь или сненку, в разных участках ареалов лососевых – нередко одни и те же.

Судя по всему, при всей разнице в облике авифауны в разных регионах ареалов лососевых, среди видов птиц, занимающих ключевое положение в трофических отношениях с лососями, много общего. Объяснением тому могут быть сходные (аналогичные) экологические стратегии существования, характерные не только для разных популяций одного и того же вида, но и для близких видов птиц, даже если эти виды обитают на огромном расстоянии один от другого. Сходные экологические стратегии существования исторически вырабатываются разными популяциями и разными видами птиц в сходных природных условиях, в данном случае в условиях обилия лососевых, как доступного пищевого объекта, будь это в Северной Америке, на европейском севере России или на Дальнем Востоке.

ЛОСОСИ ПОЕДАЮТ ПТИЦ: НЕ ФАНТАСТИКА ЛИ?

Не только птицы поедают лососевых рыб, но, оказывается, и лососи, в свою очередь, способны поедать птиц. Но случается это, судя по всему, не часто.

Еще С. П. Крашенинников и Г. В. Стеллер писали о способности микижи на Камчатке поедать нехарактерные для рыб пищевые объекты, например, ягоды рябины, а также «мышей». Последнее обстоятельство породило некое брезгливое отношение к микиже (как «мышееду»), бытовавшее до недавнего времени у части местного населения.

Действительно, взрослая микижа – рыба хищная, потребляющая в качестве корма других рыб, но также любой доступный в данный момент источник пищи. В том числе переплывающих реку мелких млекопитающих (землероек и полевок), падающих в воду и роящихся над свисающими ветвями насекомых. А также мелких птиц. В частности, ихтиологи из МГУ, работающие на биологической станции «Река Коль» (Экологический фонд «Дикие рыбы и биоразнообразие»), зарегистрировали в качестве случайного объекта питания у местной микижи камчатскую трясогузку (К. Кузицин, перс. сообщ.). Остатки этой птицы нашли в желудке у рыбы.

В том, что именно камчатская трясогузка оказалась в желудке у микижи, пожалуй, нет ничего удивительного. Этот вид птиц – один из характерных в авифауне южной половины п-ва Камчатка, гнездящийся по берегам рек почти на всем их протяжении от верхнего течения до низовий. По рекам трясогузки обычно держатся и в периоды миграций. Какая-то из них (может быть, большая особь) могла случайно оказаться на воде, где и стала добычей рыбы. Размеры тела трясогузок (она принадлежит отряду воробьинообразных птиц Passeriformes) относительно невелики, микижа вполне способна проглотить ее.

Но не исключены иные ситуации. Похоже, взрослая крупная микижа способна к активной охоте на птиц. Так, желудок одной из рыбин, добытых на р. Быстрой, был буквально забит зелеными листьями ольхи и ив, а среди них оказалось несколько перьев мелкой птицы, видовую принадлежность которой определить не представлялось возможным. Вероятнее всего, микижа ловила мелких двукрылых и поденок, в массе роившихся над ветвями, свисавшими над водой. На этих же ветвях нередко сидят насекомоядные птицы. Какая-то из них, возможно, стала добычей.

Летом 2006 г. на р. Жупановой наблюдали попытку микижи поймать камчатскую трясогузку на лету, когда та буквально порхала, словно бабочка, над самой поверхностью воды, вылавливая мелких насекомых. Дело в том, что трясогузки, обитающие по берегам рек, питаются насекомыми и их личинками, причем значительную долю в рационе составляют водные насекомые, которых птицы собирают с поверхности воды и на берегу с камней, песка, у самой кромки водотоков, а также успешно ловят в воздухе над водой, пляжами, ветвями деревьев. При этом, птицы способны зависать в воздухе над самой водной поверхностью реки, чуть ли не касаясь ее концами крыльев. Именно в такой момент и наблюдали бросок микижи, оказавшийся, к стати, безуспешным.

Удивительный случай описан ихтиологами в протоке Азабачьей (Романов, 1993): 3 августа 1991 г. в кишечнике самца кижуча обнаружен скелет качурки (*Oceanodroma*). Удивительно здесь все. И то, что это – первый достоверный случай поедания птицы кижучем. Но больше всего – то, что птицей оказался представитель отряда трубконосых (Procellariiformes), объединяющего морские виды пернатых. Качурки на пресных водоемах встречаются крайне редко и никогда там не размножаются. Ни одной находки качурок (в авифауне Камчатки их два вида – северная *Oceanodroma leucorhoa* и сизая *O. furcata* качурки) на реках и озерах Камчатки не известно. Где же кижуч съел ее? Ведь оз. Азабачье находится в 50 км от побережья! Скорее всего, как и предполагает автор публикации, в море. Быть может, кижуч проглотил погибшую (большую) птицу, схватив ее с водной поверхности. Но обращает на себя внимание еще одно удивительное совпадение. Как и в случае с камчатской трясогузкой и микижей, мы и здесь имеем дело с птицей, трофическое поведение которой заключается в ее способности порхать над самой поверхностью моря. Качурки собирают корм только в поверхностных слоях воды, и при обнаружении пищи они на мгновение соприкасаются с поверхностью моря, отталкиваясь при этом ногами, или «семят» по поверхности. При обилии корма сизые качурки могут, кроме того, садиться на воду и склевывать пищу наплаву. Таким образом, и в этом случае не исключена активная охота тихоокеанского лосося на птицу.

ПТИЦЫ – ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ, СОСТАВЛЯЮЩИХ КОРМОВУЮ БАЗУ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ

В речной период жизни в питании лососевых рыб при всем разнообразии долевого соотношения разных кормов у разных видов лососей, в разных водоемах и на разных стадиях жизненного цикла, в общем, преобладают водные беспозвоночные и, прежде всего, водные насекомые и ракообразные. Доминируют мелкие двукрылые (Diptera), прежде всего, хирономиды (Chironomidae), как взрослые (имаго), так и личиночные стадии. Но также – веснянки (Plecoptera), поденки (Ephemeroptera), ручейники (Trichoptera) на разных стадиях развития. Реже встречаются водные клопы (Hemiptera). В значительно меньшем объеме и далеко не все виды лососей потребляют наземных насекомых, в основном, тех, что попадают на поверхность воды с воздуха (в частности, ногохвостки (Homoptera), перепончатокрылые (Hymenoptera) и др.). Среди потребляемых пресноводных ракообразных (Crustacea) преобладают ветвистоусые (Cladocera), равноногие (Copepoda), разноногие (Amphipoda, в особенности бокоплавыв Gammaridae) и мизиды (Mysidacea).

Все перечисленные группы насекомых и ракообразных, одни – в большей, другие – в меньшей степени, известны на Камчатке также в качестве объектов питания у птиц. Есть птицы, в рационе которых эти беспозвоночные временно, при обильном развитии на тех или иных водоемах, могут стать преобладающими. Не приходится сомневаться в том, что в таких ситуациях птицы играют определенную роль в динамике состояния популяций беспозвоночных, являющихся компонентами кормовой базы лососевых. Только вот выяснить, какова эта роль, сложно, и примеров таким исследованиям на Камчатке нет. На этот счет можно сделать некоторые предположения, основанные на знании мест, где птицы обычно добывают корм, и поведенческих приемов, которые они при этом используют.

В какой-то мере птиц в данном случае можно рассматривать также пищевыми конкурентами лососевых, в особенности их молоди, для роста, нагула которых и успешности выживания надежная кормовая база имеет самое важное значение. Другое дело: насколько эта конкуренция велика и оказывает ли она влияние на выживаемость молоди лососевых?

Видовое разнообразие птиц, потребляющих пресноводных беспозвоночных из числа видов (групп видов), являющихся важнейшими компонентами кормовой базы лососей. Перечислить все виды птиц, которые хотя бы случайно, эпизодически или более или менее регулярно потребляют в пищу беспозвоночных, известных в качестве объектов питания лососевых рыб, и прокомментировать место и роль этих видов птиц в экосистемах лососевых водоемов в рамках этой книги невозможно. Потенциально к ним относится решающее большинство водных и околоводных птиц, встречающихся на пресных водоемах Камчатки, и многие сухопутные пернатые, обитающие по берегам рек, на островах, в прирусловых лугах и лесах. Для 80 видов, будь они гнездящимися на Камчатке, регулярно мигрирующими или залетными, это подтверждено фактическим материалом (содержимым желудков или наблюдениями в полевых условиях), 59 % из них – это водные и околоводные птицы, 41 % – сухопутные (цветная вкладка, рис. 73).

К сожалению, рацион питания птиц на Камчатке изучен недостаточно, трофические отношения большинства видов мы представляем себе в самых общих чертах. Кроме того, надо иметь в виду, что на пути адаптации птиц к неустойчивым условиям обитания, какими отличается Камчатка, практически все виды насекомоядных являются полифагами. Они способны использовать разнообразные пищевые объекты и легко переходить на потребление наиболее массовых и доступных в данный момент кормов, в том числе в обычных условиях им не свойственных (Лобков, 2003а). Это относится и к водным беспозвоночным, о чем свидетельствуют наши наблюдения, касающиеся таких разных по систематическому положению птиц, как чайки, дятлы и воробьиные.

Из 80 видов птиц, для которых установлено питание водными беспозвоночными, являющимися кормом для лососевых рыб, 21 вид мы выделяем в качестве важнейших их потребителей. Это птицы – обычные и многочисленные на водоемах Камчатки, для которых, кроме того, известны факты, когда их желудки были наполнены преимущественно или только ракообразными и насекомыми, принадлежащими хотя бы к одной из групп беспозвоночных, важных в питании лососей (табл. 16). 15 видов мы квалифицируем как имеющих второстепенное значение; они относительно немногочисленны на пресных водоемах, но входящие в эту группу гусеобразные и кулики образуют массовые скопления в эстуариях рек, лиманах и морских бухтах, доля пресноводных беспозвоночных среди содержимого желудков у всех этих видов может быть также значительной. 44 вида можно назвать малозначимыми (в том числе, случайными) потребителями; для этих видов птиц водные беспозвоночные, принадлежащие к объектам питания лососевых рыб, не являются решающими в рационе; кроме того, большинство птиц – немногочисленны на пресных водоемах Камчатки, и лишь немногие способны образовывать скопления.

Такое деление птиц на группы, разумеется, – условное, оно наверняка будет корректироваться по мере накопления информации об их питании. Тем не менее, оно дает наглядное представление о разнообразии птиц, участвующих в трофических связях с важнейшими компонентами кормовой базы лососевых.

Наиболее характерные приемы ловли птицами пресноводных беспозвоночных на Камчатке. При всем разнообразии кормового поведения птиц, основные приемы, которыми они пользуются при сборе водных беспозвоночных, сводятся к следующим важнейшим вариантам трофических стратегий.

Нырание. Нырять под воду в целях сбора ракообразных и водных насекомых в их личиночной стадии развития способны гусеобразные птицы. Таким способом они собирают корм со дна водоемов, с поверхности подводных

Таблица 16. Виды птиц, потребляющие беспозвоночных (водных насекомых и ракообразных), являющихся важнейшими компонентами рациона молоди лососевых рыб на водоемах Камчатки

Категория видов	Виды птиц
Важнейшие потребители пресноводных беспозвоночных, являющихся кормом лососевых рыб	Кряква, чирок-свистун, свиязь, шилохвость, каменуха, гоголь, длинноносый крохаль, фифи, большой улит, сибирский пепельный улит, перевозчик, песочник-красношейка, озерная чайка, сизая чайка, камчатская крачка, береговая ласточка, желтая трясогузка, горная трясогузка, якутская белая трясогузка, камчатская трясогузка, черная ворона. Всего 21 вид
Второстепенные потребители пресноводных беспозвоночных из числа объектов питания лососевых рыб	Гуменник, морянка, монгольский зуек, мородунка, чернозобик, большой песочник, дальневосточный кроншнеп, средний кроншнеп, большой веретенник, малый веретенник, охотский сверчок, таловка, соловей-красношейка, поползень, овсянка-ремез. Всего 15 видов
Малозначимые потребители пресноводных беспозвоночных, являющихся кормом лососевых рыб	Чирок-трескунок, широконоса, морская чернеть, хохлатая чернеть, синьга, большой крохаль, бурокрылая ржанка, галстучник, камнешарка, круглоносый плавунчик, турухтан, кулик-лопатень, белохвостый песочник, краснозобик, острохвостый песочник, дутьш, исландский песочник, песчанка, грязовик, бекас, горный дупель, кулик-сорока, речная крачка, полярная крачка, обыкновенная кукушка, белопопый стриж, большой пестрый дятел, малый пестрый дятел, полевой жаворонок, пятнистый конек, краснозобый конек, сибирский конек, ворон, пятнистый сверчок, бурая пеночка, пестрогрудая мухоловка, синехвостка, оливковый дрозд, бурый дрозд, пухляк, китайская зеленушка, сизая овсянка, тростниковая овсянка, дубровник. Всего 43 вида

растений, камней, затопленных коряг и в толще воды на глубине от 1 до 2 м, а бывает, что до 4 м и более. В условиях Камчатки это характерно для гоголя, морянки, морской и хохлатой чернети, длинноносого и большого крохалей и других видов.

Броски с частичным погружением в воду характерны для речной и полярной крачек. Это их основной способ питания в течение всего времени пребывания на Камчатке. Крачки ныряют либо с лету, обычно зависая над водой, либо с присад, которыми служат свисающие над водой ветви, высокие коряги. Порой, этим способом добывают ракообразных также озерная и сизая чайки. При таком способе охоты птицы ловят водных беспозвоночных в приповерхностных слоях воды на глубину до 15–20 см.

Схватывание добычи с поверхности воды налету. Из водных и околоводных птиц Камчатки этот способ питания характерен для камчатской крачки, временами его можно наблюдать у озерной, сизой и тихоокеанской чаек. Кроме того, судя по наблюдениям, так иногда может собирать массовых водных насекомых береговая ласточка.

Сбор корма наплаву с поверхности воды. Утки (прежде всего речные), чайки и отдельные виды куликов (например, круглоносый плавунчик) таким способом ловят водных насекомых. При этом они либо самостоятельно активно плавают в разных направлениях в поисках добычи, либо в той или иной мере пассивно сплавляются по течению реки. В дни массового вылета веснянок, поденок, ручейников и водных двукрылых птицы могут временно специализироваться на их питании. Так, 6 июня 2006 г. в низовье р. Авачи 60–70 озерных чаек в течение нескольких часов активно поедали имаго ручейников, отличавшихся массовым летом. В этих целях чайки залетали вверх по реке на 250–300 м и сплавлялись по течению, затрачивая на это менее 2 мин. За это время каждая из них успевала склевать по 20–30 ручейников, причем не только тех, до которых дотягивалась клювом, но и тех, к которым активно подплывала на расстояние до 20–30 см. Закончив сплав, чайки предпринимали следующую попытку.

Сбор корма наплаву в толще воды. Этим способом пользуются многие гусеобразные птицы, чайки и отдельные виды куликов (например, круглоносый плавунчик). Они опускают в воду голову наплаву, дотягиваясь клювом до дна, ила, подводных растений, камней, при этом характерно переворачиваются на поверхности воды «поплавком». 29 апреля 2007 г. пара крякв на р. Пиначевой таким образом ловила бокоплавов, в большом количестве мигрировавших против течения у берега на глубине до 20 см. Круглоносый плавунчикам характерна, кроме того, своеобразная манера «вертеться» на воде, создавая тем самым турбулентную воронку в приповерхностных слоях воды, «захватывающую» беспозвоночных, которые становятся затем легкой добычей.

Охота на беспозвоночных с наблюдательного пункта на берегу. Некоторые кулики (в частности, большой и сибирский пепельный улиты) и черная ворона нередко выжидают проплывающих мимо ракообразных и насекомых, стоя у самого берега на мелководье и внимательно контролируя обстановку. Заметив крупную добычу, хватают ее в броске, иногда преследуют добычу, если она подвижная. Похожий способ используют мелкие воробьиные птицы (трясогузки, таловка и другие), когда выжидают удобный момент для атаки на веснянок, поденок и хирономид, роящихся над водой и ветвями деревьев.

Сбор беспозвоночных вдоль уреза воды на прибрежном мелководье патрулированием. Это – обычная манера кормового поведения черной вороны, ворона, трясогузок а также некоторых куликов (в частности, большого улита), позволяющая им, передвигаясь вдоль берега, ловить замеченных водных беспозвоночных в прибрежной зоне среди гальки, на песке, на глубине до 5–7 см, а также склевывать личинок ручейников на камнях.

Добыча водных беспозвоночных зондированием прибрежного грунта – основной способ питания куликов. В одиночку, группами и стаями кулики рассредоточиваются на пляже, на мелководье, на освобождающихся в часы отлива грязевых, илистых отмелях, среди гальки. Все особи активно зондируют грунт, засунув в него клюв, вы-

бирая разных беспозвоночных, в том числе ракообразных и личинок насекомых. Движения птиц при этом весьма разнообразны. Одна из характерных форм их поведения – так называемое «кошение», когда птица, зондируя грунт, совершает движения головой справа – налево и обратно. Порой, они еще и «притопывают» ногами, что, по мнению орнитологов, способствует испугиванию добычи. Для многих куликов вода – не помеха. Сибирские пепельные улиты, мородунка и другие кулики способны зондировать дно водоема на глубине до 5–6 см и более, полностью засунув голову в воду.

Поиск беспозвоночных, главным образом ракообразных, под камнями. Таким способом владеют черная ворона и камнешарка. Двигаясь вдоль уреза воды и на мелководье, они переворачивают или отодвигают клювом посылные им камни, расположенные на небольшой глубине или освобожденные в отлив, и подбирают спрятавшихся под камнями ракообразных.

Добыча массовых видов мелких водных насекомых над водой. Веснянки, поденки, мелкие двукрылые насекомые (прежде всего хирономиды), а также ногохвостки в дни их массового лета образуют скопления, роящиеся над водой, над береговыми обрывами, над ветвями свисающих над речкой деревьев и кустарников. Сравнительно медлительные в полете, они представляют собой легкодоступный корм для многих мелких птиц. Более или менее высоко над водой таких насекомых ловит береговая ласточка. Когда вместе с теплыми воздушными потоками мелкие насекомые поднимаются на десятки метров над рекой, их ловят белопопые стрижи. В солнечную погоду, когда лет насекомых особенно активный, с берега на берег, с коряги на корягу то и дело перелетают камчатская, якутская белая, горная и желтая трясогузки. Они залетают в рой, совершают неожиданные пируэты, зависают в трепещущем полете, подчас чуть ли не касаясь воды концами крыльев. Аналогичным образом ведут себя и некоторые другие насекомоядные, в том числе типичные лесные птицы, для которых в обычных условиях такое поведение нехарактерно. Охотский сверчок, таловка, пухляк время от времени также способны вылетать из кустов и деревьев и, как это делают трясогузки, порхают, зависают в трепещущем полете и хватают добычу налету. Мы наблюдали такое поведение даже у таких птиц, как соловей-красношейка, тростниковая овсянка, овсянка-ремез и дубровник, хотя у них это бывает редко.

Добыча водных насекомых на суше. В период массового лета водные насекомые держатся не только на водоемах и вдоль их берегов, но в большем или меньшем количестве распространяются над островами, лугами и в лесах, окружающих реки и озера. Мелкие воробьиные птицы, прежде всего трясогузки, ловят насекомых на земле, на растениях, на плавнике. Имагинальные формы водных насекомых, прежде всего двукрылых, обнаружены в содержимом желудков ряда видов птиц, типичных обитателей лугов и лесов (например, у краснозобого и пятнистого коньков и у пестрогрудой мухоловки).

Известны случаи, когда на ручьях и реках, где в массовом количестве наблюдался лет ручейников, на питание ими в большей или меньшей мере временно переходили поползень, а также большой и малый пестрые дятлы. Эти птицы собирали насекомых на поверхности земли и на прибрежной растительности, где ручейники скапливались в большом количестве.

Перечисленными выше не исчерпываются возможные поведенческие приемы, которые птицы используют для добычи беспозвоночных. Но они наглядно убеждают в разнообразии трофических стратегий у разных видов птиц, позволяющих потреблять на реках и озерах практически всех беспозвоночных (и на всех стадиях их развития), характерных для рациона лососевых рыб.

ПТИЦЫ – ПОТРЕБИТЕЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, ЯВЛЯЮЩИХСЯ ВАЖНЕЙШИМИ БИОЛОГИЧЕСКИМИ РЕДУЦЕНТАМИ СНЕНКИ

С окончанием нереста проходных лососей огромное количество мертвой рыбы (сненки) остается на берегах и на дне водоемов. Тела погибших производителей разлагаются под воздействием микроорганизмов, в частности, грибов. Они становятся пищей для многих животных. Важнейшими биологическими редуцентами сненки на суше являются беспозвоночные. На Камчатке решающую роль в этом играют насекомые, особенно крупные мухи: настоящие мухи (Muscidae), синие и зеленые мясные мухи (сем. Calliphoridae), серые мясные мухи (Sarcophagidae) и навозные мухи (сем. Scatophagidae). В общей сложности на тушках рыб найдено более 10 видов паразитирующих мух.

Птицы не только поедают сненку. Некоторые виды птиц обнаруживают трофические связи с насекомыми, являющимися важнейшими биологическими редуцентами сненки.

Камчатская и якутская белая трясогузки (цветная вкладка, рис. 74 и 75). С появлением сненки камчатские трясогузки не прекращают собирать насекомых на земле, на растениях, на корягах и в воздухе, но, кроме того, способны временно стать важными потребителями личинок (опарышей) мух, которыми в массе заражена сненка. В тушках мертвых лососей на р. Коль в сентябре 2004 г. обнаружены, в частности, личинки *Lucilia sericata* и *Calliphora vicina* (Calliphoridae). Эти мухи откладывают яйца на разлагающиеся ткани погибших лососей, прежде всего, на жабры, в глаза, ротовую полость и на пораненные участки тела. Личинки активно питаются и съедают окружающие их ткани. 4 сентября 2004 г. в пробе из 390 экземпляров лососевых тушек зараженность их яйцами и личинками мух составила 91 %. К этому времени у 41 % внешне целых рыб глаз, жабры полностью или частично были съедены.

Птицы не выбирают опарышей из тела рыбы. Многие личинки сами выползают из внутренних частей тушек на поверхность тела рыбы, расползаются по камням, собираясь под галькой по 3–5 и до 10–15 экз., некоторых сно-

сит течением реки. Трясогузки собираются почти на каждой песчано-галечниковой косе и островках по 1–2 и до 8–10 особей и большую часть времени проводят у самой воды. Передвигаясь по камешкам, в том числе на участках глубиной до 5 см, они склевывают опарышей с гальки и поверхности воды.

В северной половине п-ва Камчатка камчатскую трясогузку «замещает» якутская белая трясогузка.

Большой и сибирский пепельный улиты. Кулики, как и камчатские трясогузки, также поедают личинок (опарышей) мух, выползающих из тушек рыбы. Они собирают их с камней, грунта и на поверхности воды. Но если трясогузки активно обследуют прибрежное каменистое мелководье в целях поиска личинок, то кулики поедают опарышей скорее случайно, когда те попадают им в поле зрения. Мы наблюдали это на песчано-галечниковых косах и островах, где сненка скапливается в большом количестве, и где опарышей было особенно много.

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ ПТИЦ И БУРЫХ МЕДВЕДЕЙ НА ЛОСОСЕВЫХ НЕРЕСТИЛИЩАХ

Наглядным примером того, насколько многообразными и подчас неожиданными оказываются экологические связи птиц с теми или иными компонентами в природных комплексах лососевых рек, служат трофические взаимоотношения птиц и бурых медведей на лососевых нерестилищах.

Особенности трофического поведения бурых медведей на реках, вследствие которых они вовлекают в трофические отношения с ними других животных, в частности, птиц. То, что лососевые рыбы – важнейший корм бурых медведей на Камчатке и для большинства этих зверей имеют наживочное значение, известно давно (Остроумов, 1966; 1968). В период массовой миграции проходных лососей на нерест один среднего размера медведь за сутки на реке вылавливает и съедает, в среднем, несколько десятков рыб. Но, оказывается, птицы научились извлекать из этого пользу (Лобков, 2006б).

Дело в том, что медведи ловят и вытаскивают на берег крупных лососевых рыб, которых не под силу добыть многим другим животным, в том числе птицам. К тому же часто медведи рыбачат в таких местах речного русла, где птицам из-за заросших лесом берегов, быстрого течения и глубины самостоятельно поймать рыбу даже доступного размера не удастся. И, главное, поймав рыбу, медведи, как правило (более, чем в 70 % случаев) оставляют часть добычи на суше (Середкин, Пачковский, 2004; Лобков, 2006б). Это характерная особенность трофического поведения бурых медведей на Камчатке, особенно к концу лета, когда звери насытятся лососем и стремятся поесть только самые привлекательные (вкусные и богатые жиром) части тела рыбы, оставляя нетронутыми более или менее крупные фрагменты. Количество остатков трапез, остающихся по берегам рек, зависит прежде всего от обилия рыбы, ее доступности и численности медведей. В первой половине августа 2004 г. в низовье р. Коль во время массового хода на нерест горбуши и кеты местами насчитывали до 42 фрагментов рыбы на 100 м. На модельном береговом участке протяженностью 300 м появлялось от 2 до 30, в среднем ($n = 5$) 17,2 остатков трапез за одни сутки. И при этом на значительных по протяженности медвежьих тропах остатков трапез не было или они были единичны.

Остатки трапезы бурых медведей могут представлять собой один (35 % трапез) или несколько (65 %) фрагментов тела рыбы разного размера. Если не принимать во внимание кровь и очень мелкие фрагменты тканей, то в 76 % случаев это были челюсти рыбы, в 42 %, кроме того, или только – фрагменты органов пищеварения (печень, желудок, пилорические придатки, желчный пузырь вместе с печенью и т. д.). Кроме того, в 17 % случаев остатками трапезы стали крупные фрагменты тела рыбы с характерно разорванными и изжованными краями.

Отлавливая живую рыбу в воде, медведи обычно выносят ее на берег (73 % случаев), где и поедают, причем нередко они относят ее довольно далеко от воды (до 27 м, обычно на 1–7 м, в среднем для низовья реки Коль в августе 2004 г. – 2,6 м, $n = 19$).

Таким образом, большое количество самых разных фрагментов рыбы в виде остатков трапезы бурых медведей по берегам – характерная черта лососевых рек Камчатки в нерестовый период. Вполне естественно, многочисленные остатки медвежьих трапез не могут остаться незамеченными и привлекают затем других животных – санитаров. Тем самым бурые медведи выступают пионерным видом в трофической цепочке редукации остатков их трапезы, вовлекают в трофические отношения других млекопитающих, а также птиц и беспозвоночных, прежде всего, насекомых – сапрофагов (рис. 10).

И во многом это происходит вследствие особенностей трофического поведения самого бурого медведя.

Чайки, вороны, а в некоторых случаях даже крупные хищные птицы в той или иной степени адаптированы к таким отношениям, и появление бурого медведя на берегу реки нередко воспринимается ими как своеобразный сигнальный фактор, определяющий возможный источник пищи. Обычно они подлетают ближе к зверю, садятся невдалеке на берег, на дерево или на воду и ждут, когда медведь приступит к рыбалке. Птицы либо сразу поедают куски рыбы, порой выхватывая их чуть ли не из-под самой пасти медведя, либо дожидаются, пока тот покинет место трапезы. Особенно преуспевают в этом чайки.

Видовой состав птиц, питающихся остатками трапез бурых медведей. Всего на реках Камчатки зарегистрировано 17 видов птиц, подбирающих (хотя бы случайно) лососевых – остатки трапезы медведей (табл. 17).

Ни один из перечисленных видов птиц нельзя назвать специализирующимся на питании остатками трапезы медведей. Все они в большей или меньшей мере самостоятельно ловят или находят мертвую рыбу в воде, а также поедают остатки трапезы других птиц и млекопитающих и не брезгают отходами рыбодобывающей (в том числе брако-

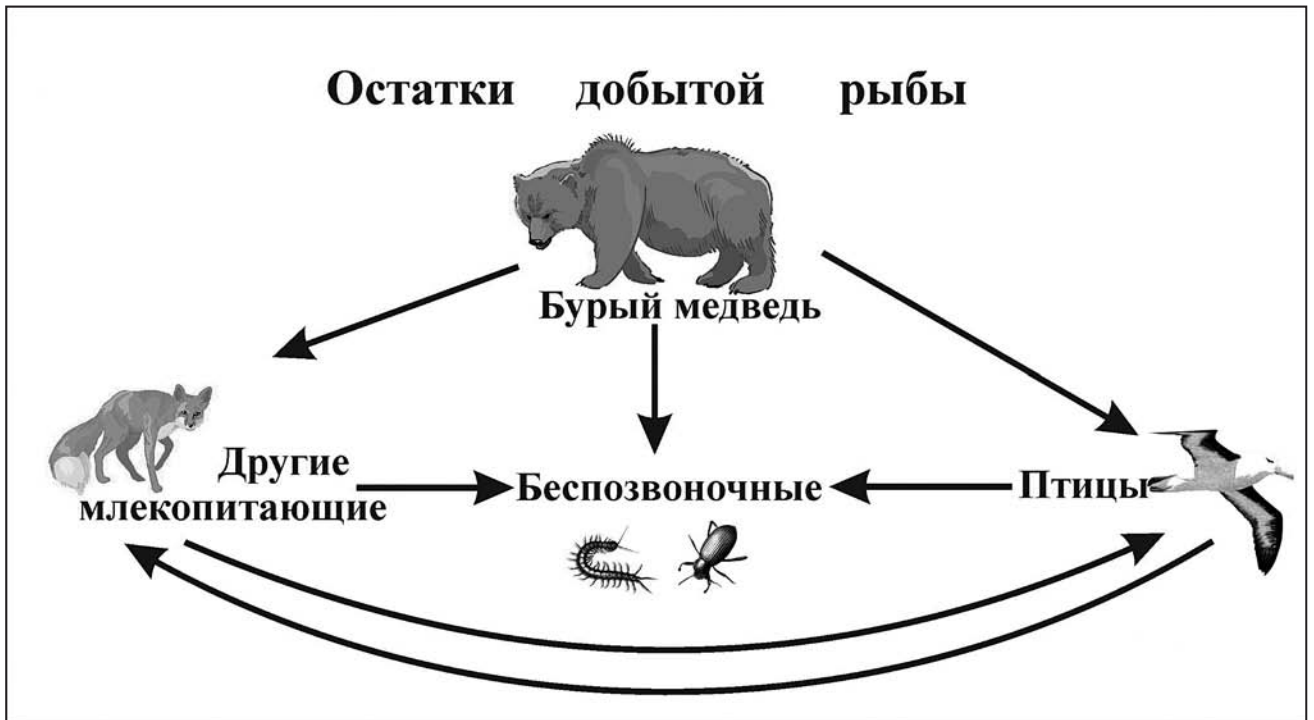


Рис. 10. Схема трофических отношений, складывающихся между бурыми медведями, птицами и другими животными-сапрофитами на лососевых реках Камчатки

Таблица 17. Птицы, питающиеся лососевыми – остатками трапезы бурых медведей

Виды птиц (русское и латинское название)	Подбирают остатки трапезы медведей на суше	Подбирают остатки трапезы медведей в воде
Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i>	–	+
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i>	–	+
Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	+	–
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	+	–
Белоплечий орлан <i>Haliaeetus pelagicus</i>	+	–
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	+	+
Восточная клуша <i>Larus heuglini</i>	+	+
Тихоокеанская чайка <i>Larus schistisagus</i>	+	+
Серокрылая чайка <i>Larus glaucescens</i>	+	–
Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i>	+	–
Сизая чайка <i>Larus canus</i>	+	+
Моевка <i>Rissa tridactyla</i>	+	+
Сорока <i>Pica pica</i>	+	–
Черная ворона <i>Corvus corone</i>	+	–
Ворон <i>Corvus corax</i>	+	+
Пухляк <i>Parus montanus</i>	+	–
Поползень <i>Sitta europaea</i>	+	–

ньерской) и рыбоперерабатывающей деятельности человека. Но на отдельных участках рек более или менее продолжительное время (по нашим наблюдениям, от нескольких дней до месяца, а может быть, и более) именно остатки трапезы бурых медведей могут стать основным, а иногда и единственным источником их пищи. Это, прежде всего, относится к рекам, расположенным на охраняемых природных территориях, где численность бурых медведей высока, их поведение вполне естественное и браконьерства нет. Кроме того, такие ситуации чаще складываются на удаленных от моря нерестилищах, где у птиц в определенное время может наблюдаться дефицит иных источников пищи.

Основными потребителями остатков трапезы бурых медведей на Камчатке являются 6 видов: тихоокеанская, сизая и озерная чайки, черная ворона, ворон и сорока.

Доля остатков трапез бурого медведя в рыбном рационе птиц. На разных реках, озерах и даже на разных участках одних и тех же водоемов в течение нерестового сезона в зависимости от количества рыбы, ее доступности, а также численности медведей, их поведения ситуации для птиц с возможностью использовать ими остатки трапезы медведей складываются самые разные. Потому диапазон изменений количественных показателей очень велик. С одной стороны, нередко (например, в период рунного хода лососевых на нерест и в период массовой снелки) птицам попросту нет необходимости поедать остатки трапезы медведей, поскольку доступной пищи оказывается в избытке. Кроме того, местами из-за браконьерства численность медведей настолько мала, что они объективно не могут играть заметной роли в трофических отношениях с птицами. Но, в противоположность тому,

на слабодоступных человеку и охраняемых водоемах (как правило, на удалении от моря) мы находили ситуации, когда бурые медведи-рыболовы были чуть ли не единственным источником доступной для птиц рыбы на берегу.

Общая закономерность такова:

1. В период хода производителей лососевых на нерест доля остатков трапезы медведей в рыбном рационе птиц наибольшая. Действительно, разные виды чайковых и врановых и в разных местах в 0–44 % отмеченных нами случаев поедания ими лососевых использовали именно остатки трапезы медведей. Средний показатель для разных видов (всего 306 наблюдений) составил 27,7 %. Относительно высокая доля остатков трапезы медведей в рационе птиц в это время года объясняется тем, что большинству чаек и врановых не под силу поймать и вытащить живых производителей. И медведи «помогают» им в этом.

Наибольший объем информации по этому вопросу собран нами летом 2004 г. на р. Коль. В период с 4 по 16 августа, когда на реках юго-западной Камчатки шел массовый ход горбуши и кеты, доля остатков трапезы медведей в рыбном рационе птиц составила в целом 19 % (табл. 18). При этом в приустьевой части реки и на удалении 7–10 км от моря ситуации существенно различались. Это и понятно: на морском пляже и в устье реки валялись десятки, сотни и тысячи мертвых рыб, выброшенных штормом, течением, и вместе с порванными морскими ставными неводами. Вся эта масса рыбы представляла собой легкодоступный источник пищи для многих тысяч чаек и сотен врановых (черных ворон и воронов), им не было необходимости подбирать остатки «со стола» медведей. На удалении от моря мертвой рыбы по берегам реки почти не было, вот и приходилось чайковым и врановым, обитавшим в этой части речной долины, подбирать остатки трапезы медведей-рыболовов.

2. С окончанием нереста лососей доля лошальной (но живой) рыбы из остатков трапезы медведей в рыбном рационе птиц несколько сокращается, но остается по-прежнему весьма высокой. У тех же чайковых и врановых – от 0 до 29 % случаев поедания лососевых, в среднем у разных видов и в разных местах 11,4 % ($n = 50$), относятся именно к остаткам трапезы бурых медведей. Эти сведения в основном собраны на рр. Озерной и Коль.

3. Сненка и без «помощи» медведей вполне доступна для питания почти всем птицам, и потому ее доля из остатков трапезы медведей в рыбном рационе тех же чайковых и врановых – наименьшая: от 0 до 16 %, в среднем у разных видов и в разных местах 4,4 % случаев поедания лососевых ($n = 310$). К тому же наблюдения свидетельствуют о том, что как бы ни было много на реке сненки, птицы и в это время года предпочитают ловить и поедать живых (полуживых) лососей. По результатам учетов на р. Коль в сентябре 2004 г. в этот период времени доля остатков трапезы медведей в рыбном рационе птиц в приустьевой части реки была наименьшей по сравнению с участками, лежащими выше по течению, видимо, потому что большая часть сненки была сконцентрирована на речных островах, косах и отмелях на удалении от моря, где собрались медведи, тогда как в устье реки мертвая рыба обычно сносилась течением в море. А количество живых производителей на реке было уже совсем невелико.

Таблица 18. Происхождение фрагментов (остатков) лососевых рыб, которыми питались чайковые и врановые в августе 2004 г. на р. Коль

Происхождение остатков рыбы, которые поедали птицы	Количество случаев поедания	Доля в %
Мертвая рыба, выброшенная волнами на морской пляж	79	30,6
Мертвая рыба, выброшенная речным течением на отмели, пляж, острова, косы	82	31,8
Рыба, добытая птицами самостоятельно на отмелях (полуживая, травмированная)	29	11,2
Мертвая рыба, брошенная браконьерами, остатки рыбы, выброшенные бригадами промышленного рыболовства	15	5,8
Остатки трапезы белоплечих орланов	4	1,6
Остатки трапезы бурых медведей	49	19,0
Всего:	258	100

В период хода лососевых на нерест и с появлением сненки на крупных реках Камчатки, как мы уже говорили, скапливаются тысячи и десятки тысяч чайковых, врановых и крупных хищных птиц. Судя по всему, бурые медведи – один из естественных природных факторов, хотя и не решающих, но способствующих возможности таких скоплений вдали от устьев и, прежде всего, на реках, где численность медведей высока.

На водоемах, испытывающих большой браконьерский пресс (например, р. Авача), участие медведей в трофических отношениях с птицами незначительно, а возможность массовых скоплений птиц в период нереста лососевых определяется другими природными факторами.

Избирательность в поедании птицами тех или иных остатков трапезы медведей. Птицы способны подбирать остатки трапезы бурых медведей практически повсеместно, где бы только медведи ни оставляли их. Другое дело, что не все остатки трапезы медведей представляют для птиц одинаковый интерес в качестве источника пищи.

Избирательность по отношению к фрагментам тушки рыбы, остающимся после трапезы медведей. Все наблюдавшиеся нами птицы предпочитают поедать мягкие ткани рыбы (внутренности и мышечную ткань). Мягкую мышечную ткань птицы ощипывают с костей и оставляют при этом шкуру, своеобразно выворачивая ее наизнанку или снимая «чулком». «Обработанные» чайками и врановыми тушки рыбы или их большие фрагменты отличаются также очищенными позвоночниками и другими частями скелета, которые затем быстро высыхают на солнце и хорошо видны на песке, гальке. Костные фрагменты, оставленные медведями, лишённые мягких тканей, не привле-

кают птиц, либо, осмотрев их, большинство птиц теряют к ним интерес. Пожалуй, лишь крупные хищные птицы, и в особенности белоплечие орланы с их необычайно массивным и сильным челюстным аппаратом поедают не только мягкие ткани, но и крупные кости рыб, особенно при недостатке других источников пищи.

Мы обратили внимание на то, что птицы, видя рыбачащего медведя, очень часто предпочитают другим рыбным кормам именно остатки свежей медвежьей добычи. Много раз приходилось наблюдать, как рыбачащего медведя, высматривающего рыбу, поедающего ее на суше или в воде, окружают несколько (до десятка) тихоокеанских, реже сизых или озерных чаек. Вокруг медведя, поедающего рыбу в воде, чайки держатся наплаву и подбирают фрагменты рыбы, сносимые течением, на расстоянии от 1,5 до 5 м и более от зверя. На суше чайки обычно спокойно ожидают окончания трапезы медведя, но порой мы наблюдали, как те или иные особи птиц пытались выхватить мелкие кусочки чуть ли не из-под лап зверя. Когда медведь уходит, чайки тщательно осматривают место трапезы. Врановые не так активны, но сороки порой не боятся подбирать крошки у самой головы медведя. Черные вороны рассаживаются на соседние деревья, на берег и также дожидаются окончания трапезы.

В первую очередь в таких случаях птицы поедают оставленные медведями внутренние (пищеварительные) органы рыбы. Особенно их любят чайки.

Когда такую картину приходится наблюдать там, где рыба в реке недоступна, и на берегу почти нет рыбьих остатков, своеобразное «окарауливание» птицами медведей на рыбалке становится понятным. Но часто бывало так, что птицы, рассевшись рядом, терпеливо ждали окончания очередной трапезы медведя при обилии вокруг другой доступной мертвой рыбы. Очевидно, что свежие внутренности рыбы и ее мягкие ткани, остающиеся после трапезы медведей, наиболее привлекательны для птиц.

Разные виды чаек и врановые часто кормятся вместе. В их скоплениях существует своеобразная иерархия подчинения, которая находит отражение в очередности поедания одних и тех же крупных остатков медвежьей трапезы разными видами птиц и особями разного возраста одного и того же вида. Например, молодые чайки могут это делать только после того, как насытятся и отойдут в сторону взрослые особи. Тихоокеанские чайки, как самые крупные, доминируют над более мелкими сизыми и озерными чайками.

Динамика участия птиц в редукции остатков трапезы бурых медведей. В низовье р. Коль летом 2004 г. порядка 80 % остатков своей трапезы бурые медведи оставляли на берегу в темное время суток, главным образом, поздним вечером и ночью. В дневное время медведи спокойно рыбачили лишь на удаленных от фарватера речных протоках.

Мы попытались понять: как быстро птицы потребляют остатки трапезы медведей и есть ли в этом процессе какие-то закономерности. В 7 км от моря вблизи научно-исследовательского стационара, принадлежащего Экологическому фонду «Дикие рыбы и биоразнообразие», был выбран модельный участок берега реки протяженностью 300 м. Вечером 4 августа 2004 г. на этом участке реки мы убрали абсолютно все фрагменты рыбы, что были найдены на пляже и на медвежьей тропе вдоль кромки берега, включая самые мелкие кусочки. В течение последующих 6 суток учитывали количество остатков трапезы медведей утром и вечером, отмечая время появления каждого нового остатка трапезы и по возможности любыми доступными средствами помечая старые, чтобы знать их возраст и не перепутать с перемещением некоторых фрагментов рыбы с одного места на другое.

Судьбу не всех фрагментов рыбы проследили с достоверностью. Но то, что удалось узнать, свидетельствует о том, что птицы поедают в первую очередь самые свежие остатки трапезы медведей, появившиеся в течение текущих суток, даже часов (то, что осталось с ночи и появилось днем «на глазах»). Остатки трапезы медведей, пролежавшие двое и более суток, птицы употребляли в пищу реже. Давнишние, высохшие остатки трапезы медведей, лежащие на берегу реки и в траве по многу дней, птицы обычно не едят или интересуются ими только при дефиците кормов.

Действительно, из 86 остатков трапезы медведей, появившихся на модельном участке берега в сумме за 6 суток, птицы в той или иной мере использовали в пищу 17 остатков, то есть 19,7 % – в течение первого дня (или даже первых минут, часов) их появления, и еще 6 остатков (6,9 %), пролежавших два дня. Это были в основном внутренности рыбы и мелкие фрагменты мягких тканей. Из 53 остатков трапезы медведей, пролежавших на берегу от 3 до 6 суток, птицы пробовали поедать в разное время еще 8 остатков (внутренностей среди них не было), и преимущественно те, что лежали на кромке заплеска воды (то есть те, которые время от времени омывало течением воды). В результате по истечению 6 суток с момента начала наблюдений на модельном участке берега реки лежали 79 остатков трапезы медведей (7 фрагментов рыбы за это время исчезли), среди сохранившихся – 31 фрагмент был в разной степени съеден птицами, а остальные так и не были тронуты. Для реальной оценки этих количественных показателей следует иметь в виду, что в эти дни шел массовый ход на нерест производителей горбуши и кеты. Река Коль в низовье была буквально «забита» рыбой. В бассейнах рр. Коль и Кехта держалось порядка 8–10 тыс. особей чайковых птиц и не менее 1,5–5 сотен врановых. Ежедневно в районе закладки модельного участка речных берегов кормились минимум 2–3 одиночных бурых медведя и медведица с медвежонком.

Возможно, в иной обстановке ситуации с избирательностью потребления птицами остатков трапезы медведей могут быть другими.

Использование бурыми медведями в качестве источника пищи остатков трапезы птиц. Не только птицы используют в качестве кормов остатки трапезы бурых медведей, но и медведи, в свою очередь, способны поедать остатки трапезы крупных хищных птиц, прежде всего, белоплечих орланов, а также чаек и врановых.

Как известно, белоплечий орлан занимает особое место в сообществе птиц, потребляющих лососевых рыб. Благодаря способности самостоятельно ловить и вытаскивать из воды крупных живых производителей, отнерестившуюся рыбу и сненку эти пернатые хищники играют на лососевых нерестилищах роль не только важных потребителей лососей, но являются среди птиц ихтиофагами – пионерами, обеспечивающими доступной добычей

других особей своего вида и по трофической цепочке – многие другие виды птиц. К тем, кто способен поедать остатки трапезы белоплечих орланов, относится и бурый медведь.

Летом и в начале осени при обилии лососевых на водоемах Камчатки медведям обычно нет необходимости собирать остатки пищи «со стола» птиц, тем более, что белоплечие орланы на реке, если не относят рыбу птенцам в гнездо, обычно съедают ее полностью или почти полностью, заплывая добычу большими кусками вместе с костями. Исключения составляют случаи поедания медведями фрагментов тела рыбы, выпавших из гнезд орланов. Это бывает нечасто. За 30 лет полевых исследований на Камчатке, осмотрев более 200 гнезд белоплечих орланов, проведя более или менее продолжительные наблюдения на 31 из них, мы лишь четырежды наблюдали, как бурые медведи подбирали под гнездами остатки трапезы птенцов. Однажды медведь даже пытался забраться на наклонный ствол дерева, на котором было устроено гнездо орлана.

Поздней осенью, незадолго перед тем, как медведи залегают в берлоги, рыбы в реках остается мало. В это время нерестятся только кижуч и местами поздняя кета, запасы которых невелики и в последнее время на Камчатке катастрофически сокращаются. Медведи, патрулируя берега водоемов в это время года, подбирают все съестное, что попадает им на пути. Именно в конце октября и в ноябре при первых снегопадах мы наблюдали на р. Тихой в Кроноцком заповеднике, на р. Жировой и на оз. Курильском, как медведи поедали остатки трапезы орланов. О том же рассказывал в своих лекциях сотрудник Кроноцкого заповедника В. А. Николаенко, имевший большой опыт наблюдений за медведями.

В это же время года бурые медведи способны поедать и сохранившиеся на речных островах остатки полуразложившейся снетки, которую до того поедали, например, чайки. При приближении зверя птицы уступают ему добычу, расходясь или разлетаясь на безопасное расстояние.

На наш взгляд, во всех этих случаях медведи используют остатки трапезы птиц как попутный и легкодоступный источник пищи, не требующий дополнительных физических затрат на его добычу. Бурый медведь не нуждается в «помощи» птиц для добычи рыбы.

Таким образом, трофические отношения между бурыми медведями и птицами на лососевых реках Камчатки носят, в общем, взаимовыгодный характер. Но если для птиц (особенно для чаек и врановых) остатки трапезы медведей, по крайней мере на отдельных реках и временах, можно считать вполне существенной частью рыбного рациона, то о значительном участии остатков трапезы птиц в рационе медведей говорить не приходится. Этот источник пищи для медведей не является определяющим даже временно, скорее его можно отнести к случайным.

О ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ ПТИЦ В РАССЕЛЕНИИ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS*

На Камчатке много бессточных озер, в том числе крупные кальдерные озера и озера-маары (к примеру, оз. Дальнее на Узоне, оз. Крокур в верховье р. Кроноцкой и др). Во многих из них живут гольцы. Их наличие в таких озерах, как и в верховьях рек, изолированных высокими водопадами (Шумная, Карымская, Ксудач и многие другие), невозможно объяснить естественным расселением рыбы по водотокам ни сейчас, ни в недалеком прошлом. Во многих случаях единственным вариантом появления гольцов в таких водоемах может быть их перенос сюда с ближайших или с более или менее удаленных соседних водоемов.

Кажется вполне очевидным участие птиц в таком переносе гольцов из одного водоема в другой. А. Г. Остроумов, пожалуй, первым обратил на это внимание и неоднократно высказывал мнение в своих популярных публикациях (например, Остроумов, 1983) о возможности переноса птицами (большими крохальями, в частности) икры гольцов, которая, по его мнению, могла прилипнуть к оперению или выпасть из клюва «объевшихся» икрой особей. Действительно, по крайней мере 17 видов птиц, как показано нами, способны самостоятельно добывать и поедать икру лососевых. Хотя наши наблюдения не относятся к гольцам конкретно. Так что возможность ее заноса кажется принципиально возможной, но никто фактов такого рода еще не описывал. Правда, чтобы такой занос стал успешным, икра должна быть оплодотворенной, то есть съеденной из гнезд лососей. Как мы знаем, способностью разрывать гнезда лососей обладает лебедь-кликун. А в потреблении икры в этот момент лебедям помогают утки, чаще всего, большой крохаль, редко кряква и гоголь. В принципе, каждый из этих видов птиц, вероятно, можно рассматривать потенциальным переносчиком оплодотворенной икры лососевых в «безрыбные» водоемы.

Нельзя отвергать и другие варианты участия птиц в переносе гольцов. Так, минимум 10 видов птиц ловят взрослых половозрелых гольцов, среди которых наверняка бывают самки и самцы, готовые к размножению. Кроме того, как минимум 16 видов птиц поедают мальков. Особого внимания в этой связи заслуживает речная крачка – самая многочисленная из крачек на Камчатке, которую летом можно увидеть практически на любом более или менее крупном водоеме. Поймав рыбку броском в воду, крачка либо съедает ее на лету, либо, удерживая ее клювом за туловище, уносит к гнезду. Речные крачки носят рыбок не только птенцам, но и брачным партнерам, которые в это время насиживают кладки. Они также используют рыбок в качестве ритуального подношения при брачном поведении, причем не только весной, когда формируются их брачные пары, но и летом, что является поведением, как бы консолидирующим брачные отношения партнеров. Наконец, они кормят рыбками молодых птиц, уже давно покинувших гнезда. Возле гнезд крачек всегда можно отыскать несъеденных или недоеденных рыбок. Таким образом, с момента прилета в середине мая и до августа включительно, пока взрослые еще опекают поздних молодых, речные крачки ловят мелких гольцов, которых вполне могут отнести на другой водоем. Простейшая ситуация – это когда колония птиц этого вида расположена на безрыбном водоеме, а за кормом крачки летают на ближайший,

богатый рыбой, водоем. При этом добыча не только может случайно выпасть из клюва крачек, но крачки, порой, теряют рыбок, когда их атакуют в полете другие птицы (те же речные крачки, которые способны отбирать добычу у особей своего вида), а также поморники, озерные чайки и даже черные вороны.

Надо также иметь в виду, что рыбка, которую речные крачки приносят их будущим или настоящим брачным партнерам в качестве ритуального подношения, съедается не всегда, а нередко остается нетронутой на песке, на траве или в воде.

Наглядным примером того, что именно речные крачки могут реально способствовать расселению гольцов, стали наблюдения в Долине Гейзеров. После катастрофического оползня, произошедшего здесь 3 июня 2007 г., в долине р. Гейзерной образовалось подпрудное озеро, естественно безрыбное. Уже на следующий сезон, в июне 2008 г., на озере появились речные крачки. Они активно носили своим брачным партнерам молодь рыб, которую добывали на р. Шумной, лежащей в нескольких километрах ниже. При этом, крачки совершали с рыбкой в клюве ритуальные облеты озера, прежде чем передать корм другой особи.

Таким образом, у речных крачек немало реальных возможностей для переноса мальков и покатников гольца из одного водоема в другой. Вопрос в том, остаются ли рыбки живыми, пока птицы носят их в клюве. А это зависит, в частности, от степени травмированности рыбок и от расстояния, которое птицам приходится с ними преодолевать, то есть от времени транспортировки. Очевидно, чем меньше расстояние между водоемами, тем выше вероятность заноса гольцов живыми. Таким образом, скорее возможен их как бы постепенный перенос: от ближайшего водоема – к соседнему, от того – к следующему и так далее.

В период с 1980 по 1994 г. попутно с другими работами в районе Семячикского лимана мы изучали жизнеспособность рыбок (независимо от их видовой принадлежности), которых крачки носили в клюве с мест кормежки в колонию на расстоянии от 1 до 3,5 км. Наибольший объем информации мы собрали в колонии, которая расположена в бывшем с. Жупаново. К сожалению, работа осталась незаконченной и объем собранного материала невелик. Добычу забирали у взрослых крачек, отстреливая их на перелете, и у птенцов в гнездах с помощью шейных лигатур; рыбок помещали в сосуд с водой и наблюдали за ними 1 сутки.

Все шесть рыбок, которых забрали у шести отстреленных в 1980–1984 гг. крачек (две девятииглых колюшки и четыре песчанки) на расстоянии 3,5 км от места кормежки оказались мертвыми.

31 рыбку 8 видов мы собрали у птенцов с помощью шейных лигатур (из 40 порций пищи) в разные годы, но и они оказались мертвыми. Понятно, что такая выборка недостаточна для сколько-нибудь серьезного анализа.

Отрицательный результат в данном случае не доказывает невозможности переноса крачками живых гольцов с одного водоема на другой, но свидетельствует о том, что вероятность успешного переноса невелика и может быть реализована с использованием многочисленных попыток.

ОБ УЧАСТИИ ПТИЦ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ ГЕЛЬМИНТОВ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ НА ЛОСОСЕВЫХ РЫБАХ

Хорошо известно, что многие виды птиц, не только водные и околоводные, но и наземные, являются хозяевами и переносчиками гельминтов, паразитирующих на лососевых рыбах. Часто встречающиеся у лососей паразиты выделены, в частности, у гусеобразных птиц (крохалей), чайковых (поморников, чаек и крачек), врановых (у сойки, черной вороны и ворона).

Известный камчатский ихтиолог С. И. Куренков (КамчатНИРО), много лет изучавший жилую форму нерки (кокани) в бассейне оз. Кроноцкого, дифференцировал различные нерестовые популяции кокани, используя в качестве индикаторов зараженность этих рыб гельминтами, в частности *Diphyllobothrium* sp. и *Eubothrium* sp., принадлежащие цестодам (Куренков, 1976). У цестод рода *Diphyllobothrium* сложный цикл развития с участием двух промежуточных и, нередко, так называемого дефинитивного (основного) хозяина (цветная вставка, рис. 79). Обычно основными хозяевами этих гельминтов являются хищные и плотоядные млекопитающие, потребляющие рыбу, и многие виды рыбоядных птиц (Догель, 1947). В частности, экспериментально было подтверждено, что решающая роль в жизненном цикле *Diphyllobothrium* sp. на оз. Кроноцком принадлежит тихоокеанской чайке, колонии которой общей численностью от 400 до 800 пар и более издавна известны здесь же, на озерных островах. Тихоокеанские чайки питаются на Кроноцком озере мелкой рыбой (кокани и гольцы), ею же выкармливают птенцов. Птицы не ограничивают район своего обитания озером, активно кочуют вдоль р. Кроноцкой до океанского побережья и обратно. В период кладки и пуховых птенцов одна из чаек в паре почти всегда находится у гнезда.

Первыми промежуточными хозяевами цестоды *Diphyllobothrium* sp. являются веслоногие рачки, которые в процессе фильтрации воды заглатывают так называемые корацидии – личиночные стадии гельминтов, вылупляющиеся из яиц. В условиях оз. Кроноцкого эту роль выполняют циклопы *Cyclops scutifer*, *Acanthocyclops gigas* и диаптомус *Neutrodiaptomus angustilobus*. В организме циклопов корацидии превращаются в процеркоидов. Зараженных процеркоидами циклопов поедают рыбы, являющиеся вторыми промежуточными хозяевами. В их желудках процеркоиды выходят из тела веслоногих рачков и развиваются в плероцеркоидов, которые мигрируют через стенки желудка и инцистируются на его внешней стороне. Когда инвазированная кокани или голец будут съедены хищником (той же тихоокеанской чайкой или другими рыбоядными птицами, зверями), плероцеркоид переходит в полость тела хищника, где развивается до взрослого организма и откладывает яйца в кишечнике. С экскрементами тихоокеанской чайки яйца цестод оказываются в воде, где вновь из них вылупляются корацидии. Так замыкается жизненный цикл паразита.

Лентецы, принадлежащие родам *Diphyllbothrium* и *Eubothrium*, наиболее часто встречаются среди гельминтов, паразитирующих на лососевых рыбах Камчатки. Взрослые черви *Diphyllbothrium*, морфологически близкие широкораспространенному *D. dendriticum*, выделены в низовье р. Камчатки у чаек и черных ворон (Буторина, Куперман, 1981). Скорее всего, птицы принимают значительно более широкое участие в жизненных циклах цестод и других беспозвоночных, паразитирующих на лососевых рыбах, и в переносе этих паразитов. К сожалению, исследований в этом отношении пока нет.

СЕЗОННЫЕ СКОПЛЕНИЯ ПТИЦ – ХАРАКТЕРНАЯ ЧЕРТА ЛОСОСЕВЫХ РЕК КАМЧАТКИ

Помимо рассеянного размещения птиц по берегам водоемов, для многих рек и озер Камчатки известны временные сезонные скопления птиц, когда на небольших участках в течение недель или месяцев собираются десятки, сотни и тысячи особей разных видов.

Летом такие скопления, как мы уже отмечали, характерны для чаек. Большое количество неполовозрелых чаек разных видов (а также особей, потерявших кладки и птенцов и не приступивших к повторному размножению) кочуют все лето вдоль морских побережий п-ва Камчатка. Сотнями и тысячами они собираются на морских пляжах и в приустьевой части рек, где вследствие обильной миграции лососей на нерест, волны выбрасывают на берег большое количество погибших производителей. К чайкам в большем или меньшем количестве «присоединяются» врановые (черная ворона, ворон). Хищные птицы в летнее время больших скоплений не образуют, но, как правило, присутствуют в таких местах по 1–3 и до 10–15 особей.

Поздним летом и осенью основным источником пищи для птиц, определяя их скопления, становится снетка наиболее массовых отнерестившихся видов тихоокеанских лососей. На большинстве рек Камчатки – это горбуша и кета, но на тех или иных водоемах в тот или иной сезон массовыми нерестящимися лососями могут быть и другие виды.

Помимо чаек и врановых, тысячами рассеивающихся ежегодно в течение августа, сентября и октября по берегам и руслам практически всех крупных рек Камчатки, в осенних скоплениях птиц заметную долю, а часто основу численности составляют орланы, прежде всего белоплечие. Массовые осенние скопления белоплечих орланов наблюдались на многих реках Камчатки: от Большой – на юге до Хайрюзовой и Белоголовой, а также Русаковой и Хайлюли – на севере. Мы не знаем примеров, чтобы массовые осенние скопления крупных хищных птиц повторялись на одном и том же водоеме регулярно из года в год в течение длительного периода времени. Обстановка динамична: в один сезон массовые скопления бывают на одних реках, на следующую осень – на других. Нередки сезоны, когда больших осенних скоплений орланов мы не наблюдали совсем, даже там, где, казалось бы, рыбы достаточно много, чтобы такие скопления могли образоваться. В целом, на что мы уже обращали внимание, в последние десятилетия определилась следующая тенденция: в четные сезоны с наибольшей вероятностью крупные осенние скопления хищных птиц можно наблюдать на реках западной и северо-восточной части п-ва Камчатка, а в нечетные – юго-восточной Камчатки, что соотносится с установившейся после 1985 г. противофазной динамикой подходов горбуши (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002).

Особый интерес представляют зимние массовые скопления птиц на лососевых водоемах. Основным или даже единственным источником пищи для птиц в зимних скоплениях являются остатки снетки или производители поздненерестящихся видов (популяций) проходных лососей, но также, местами, резидентные популяции лососевых рыб (голец, кунджа, микижа). Описан случай, когда птицы собрались крупным скоплением благодаря одновременно обилию в одном и том же месте лососевых (в реке) и морских видов рыб в прибрежных водах океана (рр. Тихая и Шумная в Кроноцком заповеднике).

География зимних скоплений птиц, как и осенних, в общем, динамична. Но в бассейне оз. Курильского такие скопления разной численности формируются из года в год. И это – своеобразный природный феномен. Массовые скопления птиц объясняются здесь обилием нерки, заходящей в озеро на нерест. Регулярность, с которой такие скопления возникают, объясняется регулируемым пропуском производителей в соответствии с оптимальным заполнением нерестилищ. Тем самым из года в год в бассейне озера поддерживается более или менее высокая численность нерестящихся производителей.

В естественных (нерегулируемых) условиях, как правило, зимние скопления птиц возникают нерегулярно. Известны реки, на которых птицы собираются в более или менее массовом количестве, хотя и не каждый год, но довольно часто (р. Тихая в Кроноцком заповеднике), или только эпизодически (Ходутка, Березовая, Хайрюзова и многие другие реки). По нашим подсчетам, как минимум, на 19 реках п-ва Камчатка в течение последних 36 лет возникали крупные позднеосенние или зимние скопления птиц.

Птицы скапливаются там, где появляется обильная и легкодоступная пища – лососевая рыба, независимо от того, какими видами лососевых она представлена. Птицы быстро находят такие места, проводят здесь дни и ночи и с уменьшением количества рыбы рассеиваются. Длительность существования массовых скоплений зависит от того, как долго существует доступный источник пищи.

На одном и том же водоеме в разные зимние сезоны скопления птиц могут происходить благодаря обилию разных видов лососевых рыб. Наглядным примером тому является р. Тихая в Кроноцком заповеднике, где в один сезон основным источником пищи для птиц был кижуч, в другой – резидентные формы лососевых рыб (голец, кунджа, либо микижа).

На некоторых реках скопления крупных хищных птиц местные охотники припоминают в прежние годы, но с сокращением запасов лососей в последнее время птиц стало значительно меньше, и их скоплений теперь не бывает.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛОКАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК КРУПНЫХ РЫБОЯДНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Благодаря трофическим связям с лососевыми рыбами динамика численности крупных рыбадных хищных птиц на конкретных водоемах Камчатки коррелирует с динамикой численности местных локальных стад лососевых. Эти корреляции специфичны для каждого водоема, отражая особенности сезонной динамики популяций лососевых именно в этих водоемах. Наиболее наглядные примеры дают многолетние оценки численности птиц и лососевых на двух озерах, являющихся крупнейшими нерестилищами нерки на Камчатке, – Азабачьем и Курильском. На оз. Азабачьем удалось проследить многолетнюю динамику летней группировки белоплечего орлана, орлана-белохвоста и беркута, а на оз. Курильском – динамику численности этих видов зимой.

Динамика численности летнего населения крупных хищных птиц и производителей нерки в бассейне оз. Азабачьего. В период с 1957 по 1996 г. в августе-сентябре практически ежегодно (нет данных только с 1991 по 1995 г.) А.Г. Остроумов учитывал с вертолета производителей нерки, пропущенных в оз. Азабачье, и одновременно обращал внимание на численность крупных хищных птиц и бурых медведей, которые держались в этом районе. Материалы недавно обработал В. Ф. Бугаев (Бугаев, Остроумов, 2004).

Ежегодно в течение 35 лет суммарное количество орланов и беркутов (взрослых и молодых) в бассейне оз. Азабачьего составляло от 21 до 42 особей (рис. 11). Численность белоплечих орланов, доля которых была от 71 до 93 % от численности всех крупных хищных птиц, колебалась от 17 до 34 особей. И это при том, что амплитуда колебания численности производителей нерки, пропущенных в озеро, за тот же промежуток времени была почти 50-кратной. На первый взгляд, это – неожиданный результат. Учитывая тесные трофические связи крупных хищных птиц с лососевыми рыбами, следовало ожидать более значимого увеличения численности птиц в годы наибольшего обилия корма, каким на оз. Азабачьем являются для них производители нерки. Однако этого не происходит. Состояние группировки хищных птиц в бассейне оз. Азабачьего скорее можно назвать более или менее стабильной. В чем же дело?

Время авиаучетов на оз. Азабачьем совпадает с периодом года, когда у крупных хищных птиц выводки поднимаются на крыло, но продолжают держаться поблизости от гнездовых участков. Крупных сезонных концентраций хищных птиц в это время не бывает, поскольку территориальные связи принимавших участие в размножении взрослых особей и покинувших гнездо молодых еще не разрушены. Речь идет, по сути, о гнездовой популяции. Благодаря ежегодному нересту нерки кормовая база крупных хищных рыбадных птиц в бассейне оз. Азабачьего стабильно благоприятная. В такой обстановке численность птиц на гнездовании определяется не только (и не столь-

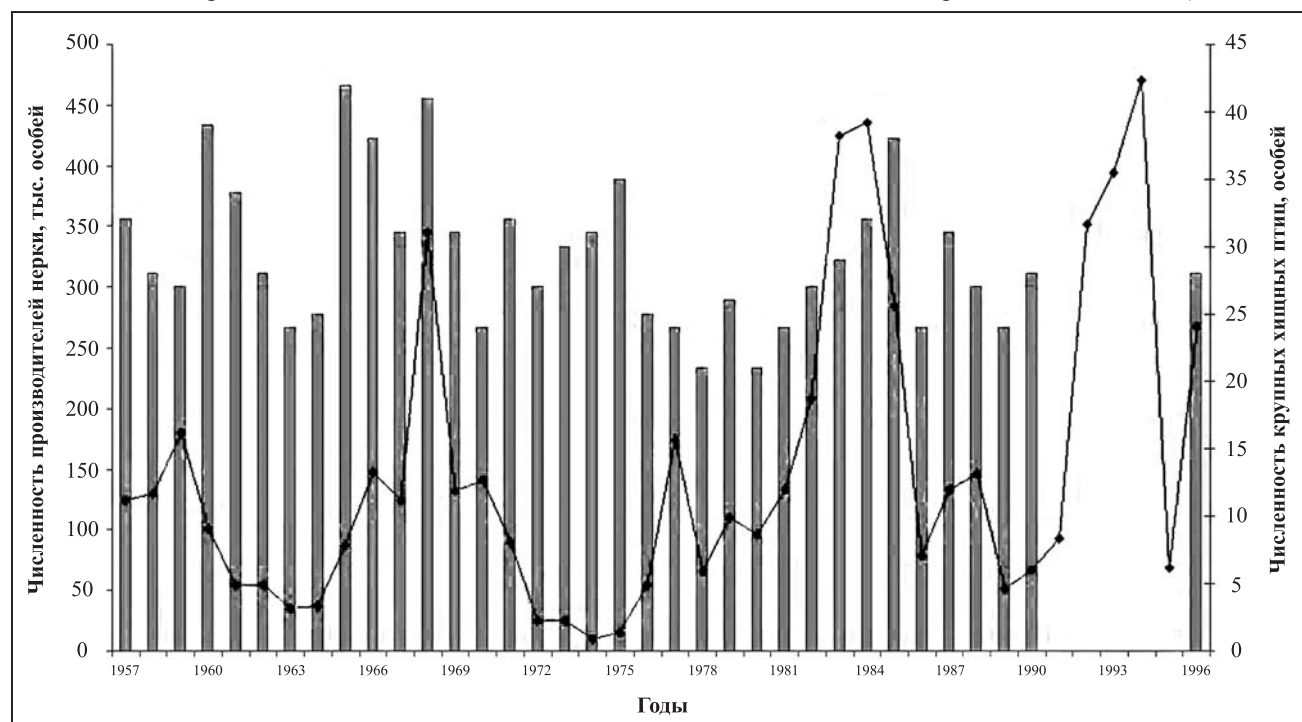


Рис. 11. Динамика летней численности крупных хищных птиц в составе белоплечего орлана, орлана-белохвоста и беркута (столбцы) и производителей нерки (линия) на оз. Азабачьем. Данные по численности птиц в период с 1991 по 1995 г. отсутствуют (по: Бугаев, Остроумов, 2004)

ко) конкретным количеством пропущенных на нерест производителей, сколько совокупностью разных факторов, регламентирующих размещение гнездовых участков (в том числе наличием подходящих для гнездования мест, беспокойством со стороны людей и другими).

Тем не менее, разница в численности птиц по годам все же очевидна. И она вполне может быть связана с разной успешностью размножения (среднее количество яиц в кладках, выживаемость птенцов, успешность подъема молодых на крыло), наиболее удачной в годы наибольшего обилия рыбы. Действительно, когда В. Ф. Бугаев (Бугаев, Остроумов, 2004) проанализировал корреляцию между численностью нерки и численностью крупных хищных птиц в разные периоды времени (табл. 19), выяснилось, что, хотя в целом за весь срок наблюдений (1957–1996 гг.) достоверной корреляции нет, но за период с 1977 по 1996 г. был отмечен ряд достоверных положительных корреляций, и эти показатели были гораздо более высокие и достоверные, когда предметом анализа были более короткие периоды времени.

Таблица 19. Значения коэффициентов корреляции между численностью производителей нерки (тыс. штук) и численностью крупных хищных птиц (особи) в бассейне озера Азабачьего в 1957–1996 гг. (по: Бугаев, Остроумов, 2004)

Периоды (гг.)	Белоплечий орлан	Орлан-белохвост	Орланы (оба вида)	Беркут	Все птицы
1957–1996	0,250	0,200	0,264	0,064	0,259
1957–1976	0,363	0,283	0,366	0,300	0,395
1977–1996	0,642**	0,465	0,661**	0,147	0,600*
1977–1984	0,839**	0,648	0,905**	0,193	0,900**
1985–1996	0,777*	0,507	0,759*	0,164	0,725*

Примечание: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$

Показательно, что из трех видов крупных хищных птиц, обитающих в бассейне оз. Азабачьего, более или менее высокие и достоверные коэффициенты корреляции их численности с численностью нерки выявлены только у белоплечего орлана, самого многочисленного из птиц в этом районе и самого специализированного в трофическом отношении на потреблении лососевых рыб. Беркут, как мы уже говорили, употребляет в пищу лососевых значительно меньше, чем орланы, и, главным образом, в суровый период года, когда не достает иных, характерных ему кормов. Орлан-белохвост – рыбацкий хищник. Но в бассейне озера Азабачьего его численность на гнездовании низка (чаще всего от 4 до 15 %, редко до 26 % численности всех видов крупных хищных птиц), что, на наш взгляд, не позволяет произвести надежный статистический анализ.

Относительно высокие и достоверные коэффициенты корреляции, выявленные для суммарной численности обоих видов орланов и для всех трех видов хищных птиц, объясняются преобладающей долей в численности белоплечего орлана.

Динамика крупнейшего зимнего скопления птиц в бассейне оз. Курильского. Выдающийся пример массовых скоплений птиц на лососевых водоемах в негнездовое время, когда птицы теряют территориальные связи, характерные для них в период размножения, и кочуют в поисках пищи, демонстрируют нерестилища нерки в бассейне оз. Курильского.

История возникновения уникального для Камчатки зимовочного скопления крупных хищных птиц в бассейне озера Курильского. Связь динамики численности хищных птиц с популяционной волной озерновской нерки и пропуском производителей на нерест. Белоплечие орланы издавна зимуют в бассейне оз. Курильского. Самую раннюю информацию об этом мы находим у А. Н. Державина, участника Камчатской экспедиции Русского географического общества в 1908–1909 гг. Затем многие годы новой информации не было.

На увеличение численности хищных птиц в бассейне оз. Курильского уже в наше время обратили внимание в конце 1970-х гг. сотрудники биологической станции КамчатНИРО, расположенной в истоке р. Озерной. Как нам сообщил В. А. Дубынин, в 1978–1979 гг. он заметил, что в бассейне оз. Курильского зимой стали собираться орланы в количестве большем, чем было до этого, – до сотни, а то и более особей. В начале 1980-х гг. А. Г. Остроумов, поделившийся с нами своими дневниковыми записями, которые он вел с конца 1960-х гг., обратил внимание на десятки белоплечих орланов, собиравшихся на озере, а в декабре 1983 г. впервые насчитал здесь до 180 особей этого вида и, кроме того, 5–10 орланов-белохвостов и 5–8 беркутов. В 1984 г. в бассейне озера собралось уже до 400 белоплечих орланов, десятки (до 40) белохвостов и 10–15 беркутов, и в последующем крупное скопление хищных птиц формируется здесь ежегодно. Пик пришелся на 1989–1991 гг., когда в бассейне озера зимовало до 650–750 белоплечих орланов, по 20–30 орланов-белохвостов и столько же беркутов.

В течение последующих 15 лет (1992–2006 гг.) численность хищных птиц уменьшилась. Самое существенное прогрессирующее сокращение численности орланов произошло в 1997–2002 гг. Сначала (1997–2000 гг.) в декабре насчитывали максимум до 330 особей, а зимними сезонами 2001 и 2002 гг. на оз. Курильском собиралось не более чем по 100 орланов. Это был самый низкий уровень численности крупных хищных птиц с момента, как начала восстанавливаться озерновская популяция нерки.

До 1997 г. доля орлана-белохвоста в скоплении хищных птиц была 3–9 % (10–40 особей), а беркута 3–4 % (8–30 особей). В 1997–1999 гг. с уменьшением численности белоплечих орланов относительная доля других видов крупных хищных птиц увеличилась: у белохвоста до 11–15 % (30–60 особей), у беркута до 6–7 % (15–30 особей).

Такое изменение численности хищных птиц в бассейне оз. Курильского в течение последних 30 лет не явля-

ется случайным. Это – один из очевидных и наглядных примеров, иллюстрирующих экологическую связь между птицами и лососевыми рыбами. Становление крупнейшей зимовки хищных птиц в бассейне оз. Курильского к 1980-м гг. сопряжено с фазой восстановления популяции озерновской нерки и есть следствие увеличения ее численности после жесточайшей депрессии, возникшей в результате перепромысла. Действительно, многолетняя динамика количества отнерестившихся в озере производителей нерки (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002) свидетельствует о том, что из-за чрезмерно интенсивного промысла численность озерновской нерки сократилась к 1970-м гг. (1969–1977 гг.) до минимума. На нерест заходило по 260–550 тыс. штук производителей. Причинами тому был практиковавшийся до 1944 г. концессионный лов, которым ежегодно изымалось более 70 % численности зрелой части стада, и японский дрефтерный промысел в 1953–1975 гг., когда изъятие достигало 77–89 %. Впоследствии повышению численности нерки способствовало, во-первых, введение в 1977 г. 200-мильной экономической зоны, во-вторых, установление с 1978 г. жестких норм поштучного промысла лососей, в-третьих, ограничение сроков и районов лова для японских судов. Кроме того, отечественный промысел стал вестись с таким расчетом, чтобы пропустить на нерест достаточное количество производителей. В результате в конце 1970-х и в начале 1980-х гг. в бассейне оз. Курильского нерестилось уже до 1,5 млн штук красной.

В целях создания более благоприятных кормовых условий для возросшего количества молоди в озере с 1981 г. приступили к искусственной фертилизации – внесению биогенов (суперфосфата и карбамида) и проводили ее неоднократно до 1989 г. Кроме того, в 1981 г. на озеро выпал пепел вулкана Алаида, что дополнило искусственную фертилизацию естественной.

Наконец, восстановление популяции озерновской нерки совпало еще и с улучшением для нее кормовой обстановки в море. Это произошло вследствие того, что численность горбуши (основного пищевого конкурента нерки в море) Западной и Восточной Камчатки с 1985 г. стала колебаться в противофазе, соответственно по четным и нечетным годам. До 1983 г. высокая численность горбуши на Камчатке наблюдалась раз в два года одновременно на обоих побережьях, и в результате массового ската ее молоди в море регулярно через год происходил подрыв кормовой базы нерки (Бугаев, 2000; Бугаев, Дубынин, 2002).

Благодаря всем этим факторам кормовая база озерновской нерки в нагульных районах океана улучшилась, размерно-весовые показатели молоди в период ее ската увеличились, ее смертность снизилась. Это, в свою очередь, стало дополнительным существенным фактором роста численности популяции красной, а с этим – увеличившегося количества пропускаемых на нерест производителей, высокого наполнения нерестилищ и, соответственно, растянутых сроков нереста.

Динамика численности хищных птиц, и прежде всего белоплечих орланов, зимовавших на оз. Курильском в течение последних 30 лет, довольно отчетливо отражает общий характер динамики численности производителей нерки, пропускаемых в озеро. Действительно, крупные скопления птиц обратили на себя внимание, когда впервые после многих лет в озеро зашло на нерест 1,45 млн производителей. Наивысший уровень численности птиц пришелся на 1989–1991 гг., и это неслучайно, поскольку именно в 1990 г. в озеро было пропущено рекордное количество производителей – 6 млн штук. С регулированием пропуска производителей на нерест в течение последующих 15 лет в озеро пропускали от 0,62 до 2,5 млн производителей. Соответственно, численность зимующих птиц уменьшилась. Тем не менее, называть динамику численности птиц и запасов рыбы идентичными не приходится, поскольку кривые, графически отражающие эту динамику, далеко не синхронны и не повторяют каждые «подъем» и «падение» (рис. 88). Хищные птицы нередко как бы запаздывают с увеличением численности. Очевидно, что количество собирающихся на зимовку птиц определяется не только обилием рыбы в данный сезон, но и другими факторами, в том числе ее доступностью, погодными и трофическими условиями не только в бассейне озера, но и на всей Южной Камчатке, а также другими обстоятельствами.

К факторам, повлиявшим на сокращение численности зимующих в бассейне озера крупных хищных птиц в конце 1990-х и в начале 2000-х гг., следует отнести не только сокращение количества производителей, но также суровые погодные условия последних зимних сезонов. Экстремально неблагоприятной в этом отношении оказалась зима 2000/2001 гг. В январе и феврале 2001 г. на юге Камчатки преобладала ясная морозная погода с температурой воздуха до -32 °С. Озеро Курильское уже в январе полностью замерзло. Замерзли и покрылись снегом все ключевые нерестилища. Рыба, хотя и была на нерестилищах, оказалась недоступной птицам. В результате уже в середине января 2001 г. в бассейне озера мы насчитали лишь 27 белоплечих орланов и 3 беркутов. Большинство из них, кстати, кормились в это время не рыбой, а остатками павшего с осени медведя (А. В. Маслов, устное сообщение). Немногом менее суровой была зима 2006/2007 гг.: в этот сезон и рыбы было мало, и большая часть озера, как и ключевые нерестилища, покрылись льдом. В конце декабря 2006 г. в бассейне озера насчитали 160 крупных хищных птиц, месяц спустя их осталось около сотни, а к началу февраля – вдвое меньше.

Есть еще одно обстоятельство, которое могло повлиять на размещение крупных хищных птиц в зимнее время в течение последних лет. На юго-восточной Камчатке участились сезоны, когда малоснежье длится до декабря и даже до середины января включительно. В Елизове и на р. Аваче зарегистрированы случаи длительной задержки и даже зимовки птиц, которые традиционно считаются на Камчатке перелетными (Лобков, Бухалова, 2006). Малоснежные условия могли способствовать более рассеянному размещению зимующих орланов на больших территориях.

Динамика зимовочного скопления хищных птиц в течение зимнего сезона. Нерка мигрирует в р. Озерную и далее в оз. Курильское главным образом в течение лета. Однако белоплечие орланы начинают собираться в бассейне оз. Курильского, как правило, не ранее второй половины октября, что соответствует времени, когда на Камчатке выводки птиц этого вида распадаются, территориальные связи с районами, близкими к гнездовым участкам, рушатся, и молодые приступают к самостоятельным кочевкам. В это время в бассейне оз. Курильского в разгаре

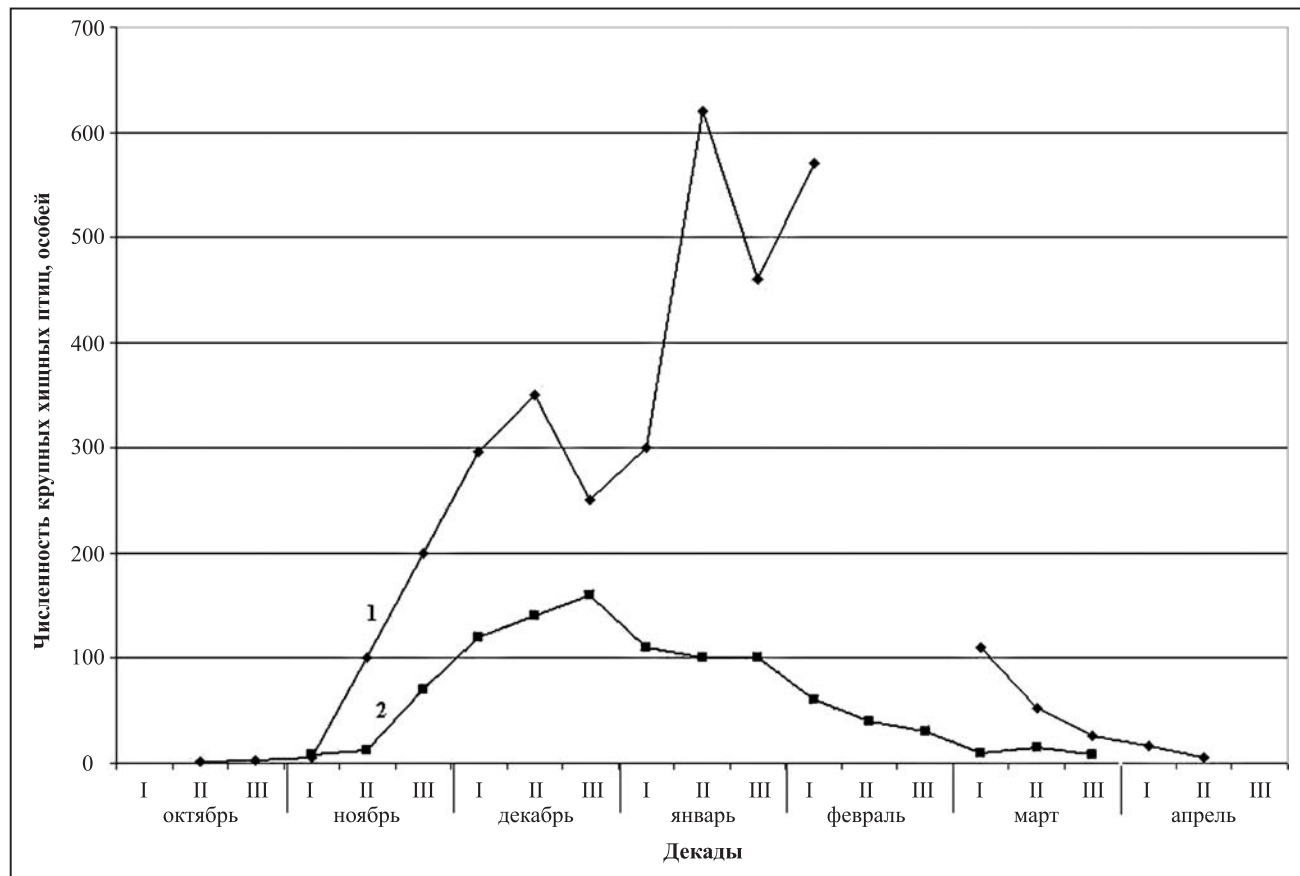


Рис. 13. Динамика численности крупных хищных птиц, зимующих в бассейне оз. Курильского в сезоны с высокой численностью производителей (1) и низкой их численностью (2). Использована информация, собранная автором и инспекторами Государственного федерального заказника «Южно-Камчатский» В. Глазковым (2006/2007 гг.) и Е. Максимовой (2007/2008 гг.). Если за ту или иную декаду удавалось произвести два или несколько учетов, то за показатель численности принимался максимальный результат. Учеты птиц во второй и третьей декадах февраля 2008 г. не проводились

Облик зимовочного скопления птиц на озере Курильском и важнейшие трофические связи между видами.

Пионерная роль белоплечего орлана в трофической цепочке. Зимняя фауна птиц на оз. Курильском не исчерпывается хищниками и насчитывает 39 видов, включая залетных. Трофически с рыбой связаны 16 видов птиц (рис. 14). Их ядро представлено 9 видами, в числе которых крупные хищные птицы (белоплечий орлан, орлан-белохвост, беркут), врановые (ворон, черная ворона, сорока) и гусеобразные, питающиеся исключительно или преимущественно неркой, будь то живая рыба, мертвая (сненка) или икра. Остальные 7 видов потребляют рыбу в большей или меньшей мере, ориентируясь на нее как на временный, обильный, легкодоступный и калорийный корм, но при этом ни для кого из них нерка не является основным объектом питания в дни пребывания на озере.

А. В. Ладыгин (1994), специально изучавший зимнее скопление хищных птиц на оз. Курильском и их взаимоотношения, охарактеризовал это скопление как случайную по половому и возрастному составу птиц агрегацию, лишенную социальной структуры. Нет четкой социальной структуры и в зимовочном скоплении птиц в целом. Но при этом нельзя не видеть, что среди 16 видов птиц, питающихся неркой, четыре вида играют наиболее активную экологическую роль ихтиофагов-пионеров. Именно ими добытой рыбой и икрой, хотя и не всегда, но очень часто затем питаются другие виды птиц, не способные сами добывать нерку (рис. 14). Таким ихтиофагом-пионером является, прежде всего, белоплечий орлан. Мало того, его отношения с особями своего вида и с особями других видов птиц на оз. Курильском отличаются активным агрессивным (пиратским) поведением, направленным на присвоение чужой добычи. Такое поведение, как оказалось, вообще характерно для трофических отношений у белоплечих орланов, где бы этот вид ни образовывал скопления. То же самое мы наблюдали на Хоккайдо. Стоит белоплечему орлану добыть рыбу и вытащить ее на берег, как вскоре возникает конфликтная ситуация с другими орланами и беркутами, в результате которой добыча может переходить от одной птицы к другой по 3–7 раз, некоторые из птиц при этом даже не успевают отщипнуть одного кусочка. Доминируют взрослые белоплечие орланы, и они же чаще других добывают рыбу из воды, будь то живая нерка или мертвая. Кроме белоплечего орлана, живую нерку вообще никто больше из птиц на оз. Курильском зимой не добывает, а мертвую могут самостоятельно поедать и вытаскивать на берег также орлан-белохвост и ворон. Эти виды птиц тоже вступают в пиратские отношения, но их интенсивностью и разнообразием они уступают белоплечему орлану. Добычу ворона нередко забирает беркут, а у орлана-белохвоста – белоплечий орлан.

Судьба рыбы, выловленной ихтиофагами-пионерами, может быть, таким образом, разной. В простейшем случае ее может съесть та птица, которая и выловила добычу, но это бывает нечасто. Обычно же добыча переходит к особям-пиратам того же вида или других видов птиц. Но и на этом часто ее потребление не заканчивается.

НЕРЕСТЯЩАЯСЯ НЕРКА

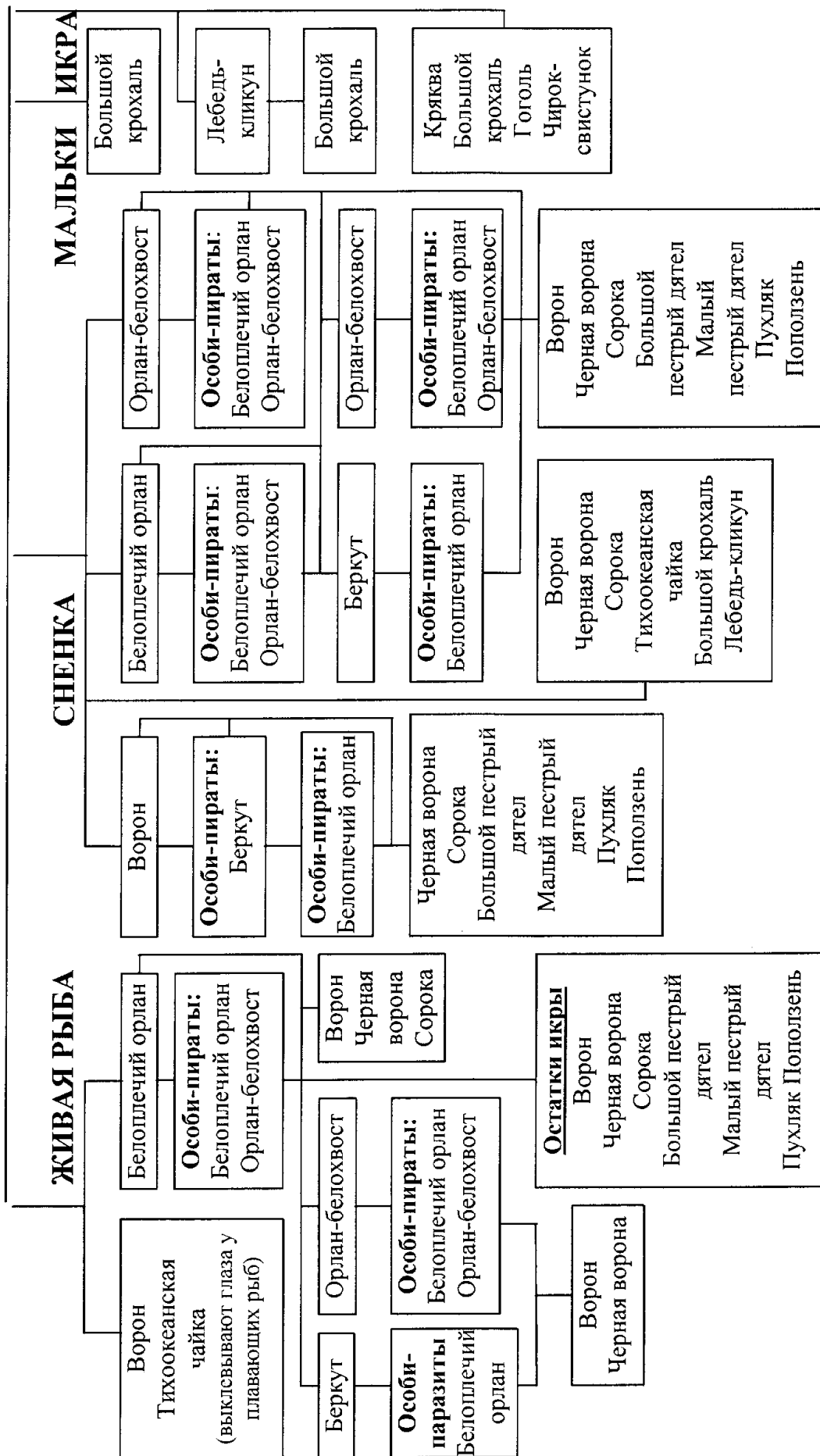


Рис. 14. Принципиальная схема трофических связей у птиц в их зимовочном скоплении на оз. Курильском (по: Лобков, 2002а)

Остатки трапезы птиц-пиратов доедают врановые, а также воробьиные и дятлы, которые сами рыбу не добывают. В результате в зимовочном скоплении птиц на оз. Курильском складываются многообразные трофические связи, консолидирующие всю группу птиц, трофически связанную с неркой. Важнейшие из этих связей продемонстрированы на рис. 14.

В суровые зимы в условиях недостатка пищи характер межвидовых отношений в зимовочном скоплении птиц несколько меняется. В частности, при искусственной подкормке белоплечие орланы не выступают пионерами трофической цепочки и приступают к потреблению рыбы, положенной на берегу, последними, отдавая предпочтение врановым и беркуту. Вместе с тем, с появлением белоплечих орланов на искусственно предложенной добыче, трофические отношения между особями крупных хищных птиц (между белоплечими орланами и беркутами, между разными особями белоплечих орланов) тут же принимают острый конфликтный характер. Быть может, это способствует более равномерному распределению пищи между членами зимовочного скопления, что особенно важно в условиях острого дефицита кормов.

Зимующие птицы – важнейшие потребители икры нерки. Необходимо обратить внимание еще на одно обстоятельство. В 1989–1991 гг. на большинстве нерестилищ численность нерки была столь высокой, что в течение нескольких месяцев на одной и той же площади происходила неоднократная смена отнерестившихся производителей. Поэтому часть ранее отложенной икры выкапывалась производителями, приступавшими к нересту позже других. В результате икра вымывалась водой, сносилась течением, собиралась в углублениях дна и погибала. В течение поздней осени и зимы это происходило не один раз, так что дно нерестилищ в течение декабря, января, февраля и в начале марта было буквально устлано икрой. Максимальная плотность покрытия дна икрой на речных нерестилищах в феврале 1991 г. составила 15 тыс. штук на 1 м², а на озерных нерестилищах – 1,1 тыс. штук на 1 м² (Ладыгин, 1997). Для крупных хищных птиц это обстоятельство не имеет решающего значения, но обилие доступной икры привлекает, прежде всего, гусеобразных птиц. Наиболее важным потребителем икры является на озере лебедь-кликун, результатом пищевой активности которого нередко пользуются большие крохали, временами кряква, а может быть, гоголь и другие утки. Практически все перечисленные виды уток способны и самостоятельно поедать икру, собирая ее со дна водоемов.

Еще Е. М. Крохин и Ф. В. Крогиус (1937) обратили внимание на перекапывание гнезд как главную причину гибели икры нерки в бассейне оз. Курильского, причем в числе важнейших потребителей икры они назвали чаек. Быть может, 70 лет назад численность чаек, зимовавших на озере, была выше, чем сейчас, и их роль в потреблении лежащей на дне икры была более существенной. В настоящее время чайк зимой здесь так мало, что их участие в поедании икры можно назвать скорее случайным.

После 1991 г. в течение ряда сезонов, пока численность нерки была относительно невысока, несмотря на специальные поиски мы не видели икры на поверхности дна нерестилищ. В лучшем случае попадались отдельные потерянные икринки.

Зимним сезоном 2007/2008 гг., когда в оз. Курильское вновь было пропущено на нерест количество производителей, близкое к рекордному, мы вновь наблюдали перекапывание уже существующих гнезд нерки поздно нерестившимися самками. В результате в декабре, январе и феврале на дне ключевых нерестилищ в бассейнах рр. Этамынка и Хагыцына вновь можно было видеть множество лежащей на поверхности икры, привлекавшей лебедей-кликунов и уток.

Зимовочное скопление птиц на оз. Курильском и, прежде всего, белоплечих орланов феноменально и позволяет моделировать важнейшие трофические связи птиц в экосистемах лососевых нерестилищ вообще.

УЧАСТИЕ ПТИЦ В МИГРАЦИИ БИОГЕНОВ И ИХ ОБМЕНЕ МЕЖДУ ВОДОЕМАМИ И СУШЕЙ

Схема участия птиц в переносе биогенов и их обмене между водоемами и сушей. Участие птиц в переносе биогенов и их обмене между водоемами и сушей – это не абстрактная тема. Экологические стратегии существования большинства водных и околоводных птиц, а также многих типичных сухопутных обитателей, трофически связанных с водными организмами, предполагают биотопические связи как с водной средой, так и с сушей. Вылавливая и поедая лососей, других рыб, водных беспозвоночных, водные растения, птицы накапливают тем самым биогены в своем организме и затем переносят (разносят) их как в водную среду, так и на сушу (цветная вставка, рис. 80). Помет рыбоядных птиц, как известно, содержит фосфор, азот и другие химические элементы, важные для успешной вегетации растений и развития микроводорослей. В повышенных концентрациях он оказывает стимулирующее влияние на продуктивные процессы в биологических сообществах.

Недавние исследования средообразующей роли таких рыбоядных птиц, как серая цапля (Недосекин, 2003), скопа (Нагайцева, 2005), убеждают в том, что в результате жизнедеятельности птиц в течение периода размножения формируется специфический облик мест, где размещаются их гнездовья: трансформируется почвенный покров, растительность и сообщества беспозвоночных. Наибольший эффект описан, конечно, для серой цапли, колониально размножающегося вида. Но примечательно, что и под гнездами скоп, которые селятся отдельными парами на большом удалении одна от другой, эффект биоценологического воздействия тоже очевиден.

Хорошо известно, что в морских водах поблизости от островов, заселенных колониями морских птиц, повышается содержание биогенов, стимулирующих трофические цепочки от одноклеточных водорослей и простейших беспозвоночных до питающихся ими ракообразных и птиц, определяя более высокие показатели их биомассы.

Возле колоний численностью от нескольких тысяч до десятков тысяч особей площадь такой зоны обычно составляет от 1 до 10 км². (Головкин, 1991).

Нет оснований исключать аналогичные процессы на лососевых водоемах, где птицы хотя бы временно собираются большими скоплениями, и на прилегающих к водоемам участках суши, куда птицы носят пищу. Схематично можно выделить несколько важнейших вариантов участия птиц в переносе биогенов и их обмене на водоемах Камчатки.

В период гнездования птиц. Птицы, образующие гнездовые колонии на островах, косах и по берегам водоемов, обогащают биогенами не только поверхность суши, в границах которой находятся поселения, но и водную среду, поскольку осадками и течением (с приливами, подъемом воды после сильных циклонов) экскременты, погадки (отрыжки непереваренной пищи) и остатки пищи постоянно смываются. На реках Камчатки высоких концентраций биогенов в водах, омывающих острова с колониями птиц, ожидать не приходится из-за того, что сильным течением биогены непрерывно рассеиваются и уносятся к морю. С наибольшей вероятностью средообразующая роль колониальных птиц может проявляться в гидробиологических ценозах озер, если на этих озерах есть крупные колониальные поселения, но и там распределение привнесенных птицами биогенов будет зависеть от особенностей гидрологического режима водоема, от динамичности вод. Так, на о. Сердце Алаида, расположенном на оз. Курильском, как известно, издавна находится колония тихоокеанской чайки численностью до 1,5 тыс. пар (Лобков, 1986). Вместе с тем, планктонная съемка, произведенная на озере в 1982 г., не выявила существенно более высоких показателей обилия копепод в районе этого острова (Миловская, 1986), что объясняется рассеиванием биогенов в условиях развитого гидродинамизма: апвеллинга, ветрового дрейфа вод. Разумеется, это не умаляет роли птиц в переносе биогенов в водную среду оз. Курильского вообще.

Птицы, гнездящиеся на лугах, болотах и в лесах и летающие за кормом на ближайшие реки и озера, переносят биогены из водоемов на сушу в виде экскрементов, погадок и остатков пищи. Возвращаясь вновь за кормом на реки, ручьи и озера, они «удобряют» экскрементами и погадками водоемы. В результате в воде поблизости от мест массовой концентрации птиц, а также в почве непосредственно вокруг гнезд, в зоне, куда попадают экскременты, погадки, остатки пищи от взрослых птиц и птенцов, концентрация микроэлементов биогенного происхождения может быть повышенной. Расстояние, на которое птицы способны относить добычу, пойманную на водоемах, составляет от десятков, сотен метров до нескольких километров и более. Но решающая часть гнездовых участков расположена, как правило, поблизости от водоемов в границах эстуарных болот, пойменных лесов и склонов речных долин. В этой зоне и остается решающая часть биогенов, переносимых птицами.

Существенную роль в обогащении суши биогенами можно предполагать для мест летних массовых скоплений негнездящихся птиц (неполовозрелых особей, взрослых птиц, потерявших кладки и птенцов, ранних мигрантов). Самые крупные (многотысячные) скопления, как мы уже говорили, образуют чайки в устьях рек в период массовой миграции производителей лососевых на нерест. Большое количество помета, остатков пищи и погадок остаются в таких местах на пляже, на песчаных островках, косах, по берегам, на мелководье. Некоторые такие островки в устье р. Жупановой порой буквально сплошь покрываются пятнами помета. Затем осадками и течением все это смывается в реки.

В негнездовое время. Наибольшие скопления на водоемах Камчатки (особенно в эстуарной части крупных рек, в лиманах, заливах и на приморских озерах) птицы образуют в периоды кочевок и миграций. При этом, совершая более или менее протяженные межрегиональные и даже трансконтинентальные перелеты, птицы способны переносить биогены на большие расстояния, рассеивая их на огромных пространствах. Однако эта тема не изучена.

Биоценотическая роль белоплечего орлана в приречном природном комплексе. Исследования, проведенные на Камчатке, показали, что белоплечий орлан играет важную биоценотическую, а именно – средообразующую роль в лесных биоценозах в прибрежной зоне лососевых водоемов. Во-первых, поскольку является одним из важнейших потребителей лососевых рыб и преимущественно ими же выкармливает птенцов. Во-вторых, поскольку в огромных гнездах орланов, благодаря остаткам пищи, скапливается мощный слой перегноя, который с разрушением построек и падением гнезд на землю поступает в почву. Все это вместе определяет под гнездом облик растительного покрова, заметно иной, чем на окружающей территории.

Размеры и биомасса растений под гнездами белоплечих орланов. В составе высокотравья приречных лесов большинства рек п-ва Камчатка доминирует шеломайник (или лабазник) камчатский *Filipendula camtschatica* и крестовник конопелистный *Senecio cannabifolius*. На примере белоплечих орланов, размножающихся в низовье р. Жупановой, выяснено, что, в среднем, размеры и биомасса шеломайника, произрастающего непосредственно под жилыми гнездами, куда преимущественно испражняются птенцы, на 4,7–17,7 % выше, чем в аналогичных растительных сообществах на удалении от гнезд (табл. 20). Аналогичная разница наблюдается и у крестовника. Интересно, что даже под гнездом, которое орланы оставили 3–4 года назад, те же травы все еще обнаруживают более крупные размеры (диаметр стебля и биомасса), хотя в меньших пределах (0,1–4,5 %). Такую разницу нельзя назвать значительной, но она есть, хотя статистически и не достоверна.

Наибольшие показатели разницы находим в весе растений и диаметре стебля. По средним показателям высоты растений разница не так очевидна, но при отборе выборок на площадках под гнездом и вдали от него самые высокие экземпляры растений оказывались именно в зоне падения экскрементов птиц.

Размеры и очертания территории, на которой фиксируются изменения в облике растительного покрова под гнездами, зависят от того, куда и насколько часто попадают экскременты птиц, а это значит – от высоты, на которой расположено гнездо, и от характера крепления гнездовой постройки (у ствола или на удалении от него). Под

Таблица 20. Некоторые морфологические параметры надземной части шеломайника камчатского, произрастающего под гнездами белоплечего орлана и на удалении от них

Биотоп и возраст гнезда	Объем выборки	Размеры и биомасса одного растения под гнездом орлана (среднее и пределы колебания)			Размеры и биомасса одного растения вдали от гнезда (среднее и пределы колебания)		
		высота, см	диаметр, мм	биомасса, кг	высота, см	диаметр, мм	биомасса, кг
Пойма, 10 лет	95–104	194,8	16,43	0,14	185,8	15,62	0,13
		82–272	5–26	0,03–0,32	78–258	3,9–23,8	0,01–0,32
Пойма, 4 года	103–105	190,2	17,49	0,17	178,63	15,73	0,14
		98–253	10,4–24,8	0,04–0,32	100–226	7,8–27,3	0,02–0,29
Склон увала, оставлено 3–4 года назад	30	222,83	19,41	0,24	222,57	18,54	0,23
		159–250	11,1–27,1	0,09–0,45	179–257	10,4–25,5	0,06–0,41

гнездами на р. Жупановой, которые были выстроены на ольхе на высоте 7–9 м, площадь поверхности почвы, на которую попадал помет, составила от 70 до 80 м². На р. Коль под гнездом, сооруженном на тополе на высоте 20 м, площадь контура разлета экскрементов была почти вдвое большей. Форма контура, как правило, более или менее округлая, но обычно – более вытянутая в каком-то направлении, в зависимости от того, какой край гнезда птенцы предпочитают использовать для испражнений.

Зарастание гнезд. Образ жизни белоплечих орланов на Камчатке таков, что выстроенные гнезда одна и та же пара обычно использует по многу лет подряд. Рекордные сроки размножения в одном и том же гнезде на скалах превышают 20 лет. На деревьях эти сроки меньше, в среднем 5–6 лет, но рекордные – тоже значительны: до 18 лет. При этом птицы ежегодно ремонтируют свои постройки, подновляют их. В результате, размеры гнезда, масса строительного материала год от года увеличиваются. Самое большое гнездо этого вида на Камчатке имело диаметр 295 см и 184 см в высоту. Перегной, образующийся из мягкой выстилки лотка и остатков пищи, также накапливается в огромном объеме. Одно из гнезд на р. Жупановой, которое удалось разобрать буквально по веточкам, имело общую массу 187,5 кг, причем масса перегноя составляла 63,2 % веса гнезда.

Благодаря такому богатому органикой субстрату не только на гнездах, расположенных на скалах, но и на тех, что на деревьях, часто произрастают травянистые растения. Обычно это вейник Лангсдорфа *Calamagrostis langsdorffii*, иногда крапива плосколистная *Urtica platyphylla*. Пока гнездо жилое, взрослые птицы и в особенности птенцы повреждают растения, выдергивают их. Но как только орланы оставляют гнездо и переселяются на новое, лоток буквально сплошь зарастает вейником. Так образуется на дереве «висящий луг».

Еще более интенсивно остатки орланных гнезд зарастают на земле, когда гнездо падает с дерева. Старая разрушившаяся гнездовая постройка под деревом порой легко угадывается именно по своеобразной растительной ассоциации, в которой преобладают вейник и крапива.

Химическое воздействие экскрементов на вегетативные части травянистых растений. Примерно в 18–20 % случаев (n = 43) попадания экскрементов птенцов белоплечего орлана на листья растений под гнездами, вокруг помета отмечается частичный некроз растительных тканей, изменяется их цвет. Возможно, это следствие химического воздействия экскрементов, химическую среду которых можно охарактеризовать, как нейтрально-кислую. Указанные воздействия экскрементов не влияют на жизнеспособность растений.

ПТИЦЫ – СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ КОМПОНЕНТ В ЭКОСИСТЕМАХ ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМОВ

Роль и место птиц в модельной структуре экосистемы лососевого водоема. Концепция экосистемы (Одум, 1975) предполагает наличие в ее структуре двух важнейших трофических компонентов, определяющих вектор переноса энергии и круговорот веществ между биотой и абиотической средой. Первый – это автотрофный компонент (продуценты), главным образом зеленые растения, фиксирующие солнечную энергию и способные создавать сложные вещества из простых. Второй – гетеротрофный компонент, представленный консументами разного порядка, главным образом животными, поедающими другие живые организмы, питающиеся мертвым органическим веществом и тем самым утилизирующие, перестраивающие и разлагающие сложные вещества на простые, пригодные для использования продуцентами.

Птицы – суть гетеротрофный компонент экосистемы, организованный в целостную структуру из пищевых цепей разной функциональной экологической специализации. Они являются консументами второго, третьего и более высоких трофических уровней вплоть до вершины трофической пирамиды, представленной хищниками (рис. 15).

Уровень первичных консументов в экосистемах лососевых водоемов занимают, главным образом, беспозвоночные животные (прежде всего насекомые и ракообразные), питающиеся микроводорослями и простейшими беспозвоночными, и являющиеся источником пищи для лососевых рыб.

Лососевые рыбы, поедающие насекомых и ракообразных, – вторичные консументы. Уровень вторичных консументов занимают, кроме того, и 80 видов птиц, также питающихся водными насекомыми и ракообразными из числа пищевых объектов лососевых.

Еще более высокий уровень третичных консументов занимают 44 вида птиц, трофически связанных с лососевыми рыбами.

Высший трофический уровень (вершину трофической пирамиды) занимают 9 видов наиболее обычных и широко распространенных на Камчатке хищных птиц – орнитофагов. Среди них 5 видов (тетереватник, перепелятник, кречет, сапан и чеглок) – в той или иной мере специализированные орнитофаги, которые питаются, в том числе, птицами, обитающими на водоемах, независимо от того, являются ли последние насекомоядными, рыбоядными или предпочитают иные корма.

Птицы, занимающие, высшие трофические уровни, образуют также важнейшую для стабильности экосистемы группу из не менее, чем 20 видов, являющихся сапрофагами (сапротрофами), участвующими вместе с другими живыми организмами в редукации огромной биомассы мертвой рыбы и остатков рыбной трапезы других животных.

Гипотеза о роли птиц в качестве стабилизирующего компонента в экосистемах. Орнитологи только приступили к изучению роли птиц в экосистемах лососевых нерестилищ. Нам известны лишь немногие аспекты этой роли. Но даже то, что успели познать, убеждает в многообразии экологических связей птиц с лососевыми рыбами на Камчатке.

Нет сомнений в том, что птицы – важные потребители лососевых. Но столь же несомненно, что экологические отношения птиц с лососевыми рыбами и важнейшими компонентами среды их обитания экологически сбалансированы. Ни на одном лососевом водоеме Камчатки мы не наблюдали случаев, чтобы птицы стали причиной существенного негативного воздействия на многолетнюю динамику состояния популяций лососевых рыб. Ни путем чрезмерного потребления лососей или икры в пищу, ни путем подрыва их кормовой базы.

Несмотря на значительное видовое разнообразие птиц, питающихся лососевыми рыбами (как минимум, 44 вида), их способность к крупным сезонным скоплениям птиц на нерестилищах (сотни и тысячи особей), их влияние на репродуктивно ценную часть популяций лососевых, в общем, невелико. По расчетам, сделанным нами для нерестилищ оз. Курильского в годы максимальной численности производителей (1989–1991 гг.), за зиму все птицы съедали около 1 % рыбы и порядка 1,5 % икры (Лобков, 2002а). При этом на каких-то отдельных (конкретных) ключевых нерестилищах изъятие лососевых птицами может быть весьма значительным, превышающим общие для бассейна показатели.

Если птицы поедают икру (таких на Камчатке известно 17 видов), то, главным образом, ту, что потеряна производителями по разным причинам, и потому такая икра не играет роли в воспроизводстве популяции. Так, американские ученые, говоря о поедании крохальями, чайками и крачками икры лососевых на реках Аляски (Moyle, 1966), обычно подчеркивают, что птицы поедают в основном икринки, которые попадают на поверхность грунта после того, как гнезда предыдущих производителей разрывают поздно приходящие на нерест особи. И потому, на их взгляд, хищничество птиц на икре имеет, в общем, низкое значение для выживаемости популяций лососей (Foerster, 1968; Pacific Salmon Life Histories, 1991). Аналогичные ситуации, как мы уже неоднократно говорили, довольно обычны на Камчатке и наблюдались нами на нерестилищах нерки (оз. Курильское), кижуча (р. Николка), кеты и горбуши (рр. Плотникова, Быстрая). Однако не все так просто. Лебеди-кликуну в условиях Камчатки способны к активному хищничеству и научились разрушать гнезда лососей в целях потребления икры. Это явление не носит массового характера, далеко не всюду, где лебеди собираются в период осенних миграций и на зимовке, они непременно ищут гнезда лососей и разрывают их. Многолетние наблюдения на разных водоемах по всей Камчатке скорее свидетельствуют об эпизодическом характере такого поведения птиц на ограниченных участках нерестилищ.

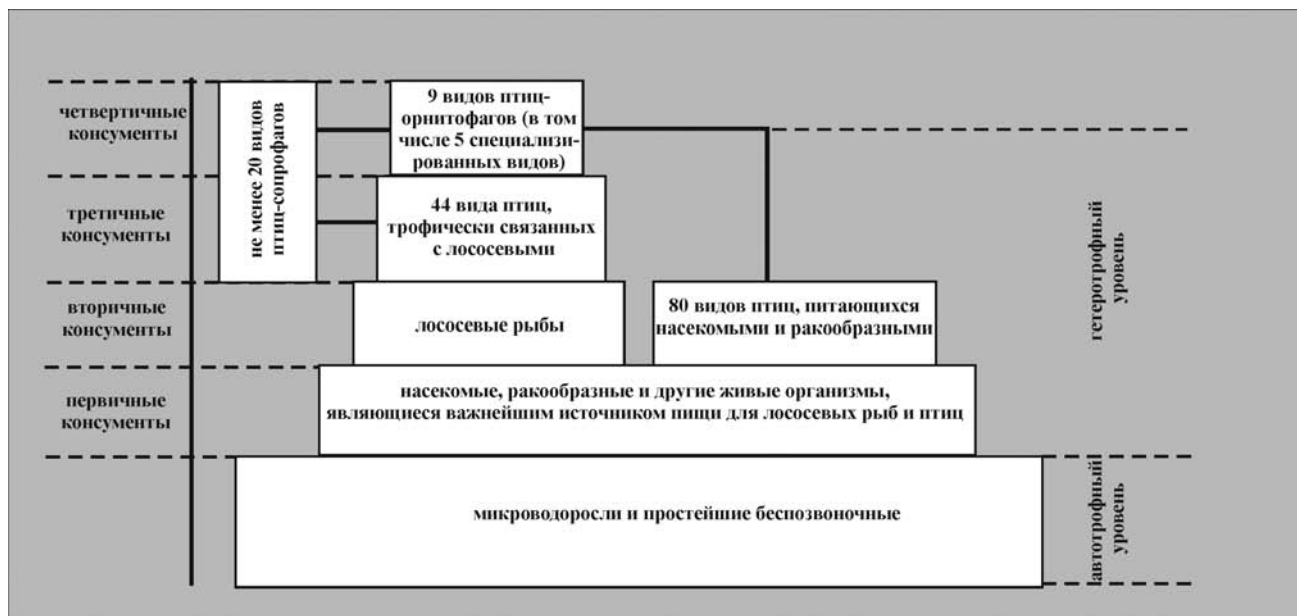


Рис. 15. Принципиальная схема трофической пирамиды с участием птиц в экосистемах лососевых водоемов

Но вот в годы экстремально высокой численности производителей на нерестилищах, когда нарушается баланс между их биологической емкостью и численностью производителей (то, что нередко называют «переполнением нерестилищ»), лебеди-кликуны при участии других птиц способны на время специализироваться на уничтожении гнезд лососей в целях потребления икры. Возникает даже впечатление, что необычно высокое обилие нерестящейся рыбы стимулирует птиц (в нашем случае – лебедей-кликунов) к активному хищничеству. Обилие потерянной икры на дне не останавливает их. Примером тому – ситуации, которые возникают в разные сезоны в бассейне оз. Курильского, где нам удалось произвести некоторые расчеты. В годы умеренной численности производителей плотность размещения их гнезд невелика, сроки нереста относительно непродолжительны, потерянной икры не много, во всяком случае, она не лежит открыто на дне нерестилищ. Количество лебедей, собирающихся на зимовку в такие сезоны, как правило, не превышает десятков особей, размещаются они неравномерно, и разрушают в масштабах бассейна озера, едва ли более 1,5–2,0 % гнезд нерки (на отдельных ключевых нерестилищах эта доля может быть более или менее выше). С увеличением численности производителей «сверх нормы» плотность размещения их гнезд значительно возрастает, сроки нереста растягиваются, количество потерянной икры увеличивается настолько, что она лежит на дне открыто, заполняя углубления. Тем не менее, лебеди не ограничивают свой рацион легкодоступной икрой, лежащей на дне, и активно разрывают гнезда лососей. Эффект зависит от численности птиц. Зимним сезоном 2007/2008 г. численность лебедей на оз. Курильском оказалось относительно невелика (не более сотни особей), и потому они, в общем, уничтожили примерно 2 % гнезд нерки или менее того. А вот в памятные 1989–1991 гг., когда в оз. Курильское зашло на нерест рекордное количество производителей и численность гусеобразных птиц была одной из самых высоких (до 200 лебедей), птицы, по расчетам, разрушили примерно 6,7 % гнезд нерки (Лобков, 2002а).

Как можно оценить такие факты? На наш взгляд, при очевидной способности к активному хищничеству, птицы и в этих ситуациях способствуют изъятию той части популяции нерки, которая, по сути, является экстремально излишней для данных нерестилищ (изымая лососей тем больше, чем выше «переполнение нерестилищ») и не являются фактором, определяющим выживаемость популяций лососей. Хотя и не учитывать их роль в этом нельзя.

Быть может, более существенным для популяций лососевых оказывается участие птиц в поедании молоди рыб. Так, на реке, носящей название Большой Кволикум (Big Qualicum), что на о. Ванкувер в Британской Колумбии, в летний сезон (с 10 июня по 25 августа) большие крохали поедали от 82 до 131 тыс. мальков кеты. Это было эквивалентно 24–65 % численности смолтов этого вида лососей, мигрировавших из реки в море (Wood, 1987b). Вместе с тем, когда в расчет брались не одна река, а все важнейшие водотоки в крупном регионе, общее участие птиц в поедании молоди лососевых оказывалось значительно более скромным. Так, по расчетам того же С. Вуда (Wood, 1987а) на реках о. Ванкувер в Британской Колумбии большие крохали в общем выедают максимум < 10 % смолтов. Информация, косвенно свидетельствующая об уровне хищничества птиц на лососевых реках, собрана в 1999–2001 гг. на реке Колумбии (Ryan et al, 2001; 2003): в колониях чегравы и ушастых бакланов, расположенных в эстуарии реки, собрали 4 % индивидуальных меток, установленных незадолго перед тем на лососях. Таким образом, и эта цифра подтверждает представление о том, что птицы потребляют, в общем, небольшую часть молоди.

На Камчатке молодь лососевых питаются, как минимум, 16 видов птиц. На р. Коль в 2004 г. только речные крачки за весь период их пребывания с середины мая по первую половину сентября могли съесть от десятков тысяч до 100 тыс. мальков лососевых рыб или даже более (Лобков, 2006а) и еще примерно столько же съели длинноносые крохали. Принимая во внимание показатели плотности размещения в реке молоди лососевых всех размерных классов, рассчитанные ихтиологами МГУ (Итоговый отчет, 2007), приблизительно можно сказать, что это составляет менее 0,15 % общей численности сеголетков и почти вдвое меньше численности молоди всех возрастов. По нашим наблюдениям, на р. Утхолок в 2007 г. высокому уровню хищничества птиц в период нагула молоди лососевых и ее ската могут способствовать временные гидрологические особенности водотоков, в частности, низкий уровень воды, появление на низких речных террасах озер в часы отлива, которые затем пересыхают. В таких ситуациях молодь рыб становится особенно доступной птицам, мальков ловит больше видов птиц, чем обычно, и более успешно.

Вмешательство человека в природу нередко стимулирует птиц к хищничеству. Так, плотины, воздвигаемые на лососевых реках в Северной Америке, способствуют более активному хищничеству, например, кольцеключевых чаек (Ruggerone, 1986). Это происходит вследствие того, что искусственно возникающая возле плотин турбулентность вод вызывает стресс, дезориентирует и нередко травмирует рыбу, и она становится легкой добычей.

Мы уже обращали внимание на роль птиц в поедании молоди лососевых рыб, выращенной искусственно на рыбноводных заводах Камчатки, в дни их выпуска в природную среду. Неслучайно молодь стараются выпускать ночью, поскольку в светлое время суток еще плохо адаптировавшиеся к реке мальки являются легкой добычей птиц. В начале мая 2004 г. на одном из мелководных перекаатов Паратунки 3 черных вороны, переходя с камня на камень по мелководью, за несколько часов поймали, как минимум, несколько десятков мальков кижуча, незадолго до этого выпущенных заводом.

Оказывают ли птицы воздействие на кормовую базу лососевых и являются ли птицы пищевыми конкурентами молоди лососей? В какой-то мере и влияние оказывают, и конкурентами являются. Но ни то, ни другое, на наш взгляд, не определяют успешность выживания молоди. Потребление птицами беспозвоночных – важнейший компонент рациона лососевых – не вызывает прогрессирующей негативной динамики в состоянии их популяций. И здесь мы вновь имеем дело с той же стабилизирующей ролью птиц в экосистеме. В этом аспекте важно вспомнить, что многие виды наземных птиц способны переходить на питание водными насекомыми только или преимущественно в периоды и в местах их массового появления; в обычные же сезоны такие объекты в их рационе встречаются редко.

Важной экологической ролью птиц является участие в утилизации (редукции) огромного количества проходных лососей, погибающих во время миграции на нерест и после нереста, а также многочисленных остатков рыбных трапез разных животных. На Камчатке не менее 20 видов птиц являются сапрофагами, редуцирующими по нашим оценкам порядка 15–20 % всей биомассы снетки, а на отдельных водоемах – и более того.

Большое видовое разнообразие птиц на Камчатке, непосредственно или косвенно трофически связанных с лососями, возможно, является, своего рода феноменальным в границах ареала лососевых рыб. Это объясняется большим природным биологическим разнообразием, высокой численностью и повсеместным распространением лососевых на Камчатке, благодаря чему исторически лососевые рыбы и водоемы, в которых они обитают, стали неотъемлемой и важной частью среды обитания птиц.

Разнообразие трофических связей птиц с лососевыми в течение всего года подтверждает наше представление (Лобков, 2002а; 2003а) о том, что лососевые нерестилища – ключевые экосистемы на Камчатке, а сами лососевые рыбы – одно из ключевых трофических звеньев в орнитологических сообществах внутренних водоемов. Сохранение биологического разнообразия лососевых и их достаточных запасов – условие благополучного состояния популяций ряда видов птиц и орнитологических сообществ, населяющих приречные места обитания в целом.

Напрашивается следующая гипотеза: при всем многообразии экологических связей птиц в природном комплексе лососевых водоемов их место и роль, в общем, не являются определяющими в состоянии экосистемы, но играют существенную роль в качестве стабилизирующего компонента. На отдельных водоемах (нерестилищах), особенно при специфических гидрологических особенностях, способствующих высокой доступности лососей и других обитателей вод, роль птиц, вероятно, может быть и вполне определяющей межгодовую динамику важнейших компонентов экосистемы.

ПОНЯТИЕ О КЛЮЧЕВЫХ ВИДАХ ПТИЦ В ЭКОСИСТЕМАХ ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМОВ

Итак, есть виды птиц, которые непосредственно и регулярно (из года в год) в той или иной мере экологически связаны с лососевыми рыбами или важнейшими компонентами среды их обитания. Эти экологические связи не являются случайными, они отражают экологическую стратегию существования данных видов птиц. Другими словами, такие птицы являются естественной и неотъемлемой частью среды обитания, к которой лососи также исторически адаптированы. Такие виды птиц можно назвать ключевыми в экосистемах лососевых водоемов.

В экологии, как известно, к «ключевым экологическим чертам или компонентам» природного объекта относят те, при отсутствии или разрушении которых, жизнеспособность объекта будет подорвана. В нашем случае речь не идет о том, что с отсутствием (или исчезновением) какого-то одного из видов птиц жизнеспособность популяций лососевых рыб будет непременно подорвана, а экосистема лососевого водоема разрушена. Исследований такого рода нет, и мы не знаем, какой эффект на жизнеспособность лососевых может оказать гибель (исчезновение) птиц, являющихся характерными обитателями водоемов. Но баланс многочисленных экологических связей, обеспечивающих долговременное и устойчивое функционирование экосистем лососевых водоемов, с гибелью (исчезновением) птиц, которых мы предлагаем выделить в категорию ключевых, определенно будет нарушен.

Из материала, изложенного в предыдущих главах, следует, что прежде всего к ключевым видам птиц в экосистемах лососевых водоемов мы можем отнести наиболее важных потребителей самих лососевых рыб, независимо от того, кого эти птицы предпочитают – взрослых производителей, молодь, икру или снетку. Основным критерий здесь – количество потребляемой пищи. Необязательно в таких случаях ключевыми могут быть только самые многочисленные и широко распространенные птицы. Виды из категории «обычных» и географически ограниченных в распространении тоже могут быть ключевыми не повсеместно, но в той или иной водной экосистеме, если доля, какую занимают у них лососи в пищевом рационе, является решающей.

К категории ключевых видов в экосистемах лососевых водоемов мы относим также виды птиц, наиболее значимые в качестве потребителей водных беспозвоночных, являющихся важным кормом лососевых рыб. Речь идет о птицах, для которых водные беспозвоночные (из тех, что известны в качестве кормовых объектов для лососевых) являются не эпизодической, а преимущественной частью рациона в соответствии с трофическими стратегиями.

Наконец, в группу ключевых видов птиц мы включаем виды, потребляющие беспозвоночных из числа важнейших биологических редуцентов снетки и тем самым непосредственно участвующие в процессах трансформации и редукции привнесенной лососевыми биомассы и переносу биогенов.

Пользуясь этими критериями, важнейшими группами птиц в экосистемах лососевых водоемов Камчатке можно назвать гагар, уток, крупных хищников, куликов, чайковых, трясогузок и врановых. Среди них мы выделили в качестве ключевых в экосистемах лососевых водоемов Камчатки 17 видов птиц (табл. 21). Примечательно, что 16 из них – птицы обычные из числа размножающихся. И только ключевой статус сибирского пепельного улита поддерживается в основном за счет мигрантов, учитывая их высокую численность и растянутый период миграции, которая приходится на лето и осень.

Перечисленные виды птиц удовлетворяют, если не всем четырем критериям, определенным нами для выделения «ключевого вида», то двум или трем из них сразу. Мы имеем основания предполагать для каждого из этих видов существенную значимость для устойчивого состояния экосистем тех лососевых рек, на которых этот вид

Таблица 21. Перечень видов птиц, занимающих ключевое положение в экосистемах лососевых водоемов на полуострове Камчатка

Отряд Гагарообразные – Gaviiformes

1. Краснозобая гагара *Gavia stellata*

Отряд Гусеобразные – Anseriformes

1. Кряква *Anas platyrhynchos*
2. Длинноносый крохаль *Mergus serrator*
3. Большой крохаль *Mergus merganser*

Отряд Соколообразные – Falconiformes

2. Скопа *Pandion haliaetus*
3. Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*
4. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus*

Отряд Ржанкообразные – Charadriiformes

5. Большой улит *Tringa nebularia*
6. Сибирский пепельный улит *Heteroscelus brevipes*
7. Перевозчик *Actitis hypoleucos*
8. Озерная чайка *Larus ridibundus*
9. Сизая чайка *Larus canus*
10. Тихоокеанская чайка *Larus schistisagus*
11. Речная крачка *Sterna hirundo*

Отряд Воробьинообразные – Passeriformes

12. Камчатская трясогузка *Motacilla lugens* (в южной части полуострова)
13. Якутская белая трясогузка *Motacilla alba ocularis* (в северной части полуострова)

Черная ворона *Corvus corone*.

обитает. Надо помнить, что большинство птиц на Камчатке имеют разнообразные биотопические связи и рассредоточены по разным местам обитания. Когда мы говорим о ключевом значении того или иного вида в экосистеме лососевой реки, мы имеем в виду ту часть камчатской популяции, которая сосредоточена на водоемах.

Разумеется, понятие о ключевых видах птиц в экосистемах лососевых водоемов в какой-то мере понятие условное. Но оно позволяет наглядно выделить птиц, наиболее значимых на лососевых водоемах Камчатки.

В соответствии с особенностями ландшафтного облика речного бассейна, населения птиц, биологического разнообразия лососевых и состояния их популяций, состав ключевых видов птиц в экосистемах разных лососевых рек не одинаковый. К примеру, в природном комплексе лососевых рр. Опала, Жупанова, Утхолок важным ключевым видом птиц является краснозобая гагара, которой практически нет на рр. Коль и Кехта. Скопу можно считать ключевым видом в экосистеме только бассейна р. Камчатки, где сосредоточена решающая часть ее камчатского населения. На всех других реках Камчатки она живет единичными парами и, хотя является экологически специализированным потребителем рыбы, ее воздействие на местные популяции лососей невелико. Похожая ситуация с орланом-белохвостом. Мы рассматриваем его ключевым для бассейна реки Камчатки и рек северной части региона, где численность белохвостов наиболее значительна.

ЭКОСИСТЕМНЫЙ ПОДХОД И БАСЕЙНОВЫЙ ПРИНЦИП ОРГАНИЗАЦИИ ЗАКАЗНИКОВ НА ЛОСОСЕВЫХ РЕКАХ

На Камчатке возникли серьезные угрозы биологическому разнообразию лососевых рыб и устойчивому существованию их популяций. Важнейшими из них являются браконьерство и трансформация мест обитания лососей (уничтожение, разрушение нерестилищ и загрязнение водоемов). Эти угрозы прогрессируют и, к сожалению, нет оснований полагать, что в ближайшие годы ситуация существенно улучшится. Нужно искать новые подходы к сохранению уникального генофонда лососевых рыб.

Казалось бы, есть давно доказавший свою эффективность способ сохранения и восстановления природных популяций – это запрет на их освоение при условии неукоснительного соблюдения охранного режима. Но лососи – это один из важнейших природных ресурсов, лежащих в основе региональной экономики и сохранения традиционного уклада жизни коренного населения. Значит, о повсеместном и полном запрете их промысла не может быть и речи. Как совместить на первый взгляд несовместимое: создать условия для надежной, устойчивой динамики популяций лососей на долговременную перспективу, сохранить их биологическое разнообразие, и при этом не только не прекращать, но оптимизировать использование этих популяций? В результате бесчисленных дискуссий стала очевидной необходимость создания на Камчатке системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) на лососевых реках в ранге государственных региональных заказников, деятельность которых была бы направлена на изучение популяций лососевых рыб на конкретных водоемах, их мониторинг, охрану и разработку предложений к долговременному и неистощительному освоению. Сложившаяся рыболовская деятельность на этих водоемах не ликвидируется, но постепенно оптимизируется в соответствии с научно обоснованными предложениями. Первым лососевым заказником на Камчатке стал заказник «Река Коль» в границах бассейнов рр. Коль и Кехта. Он так и называется – экспериментальный (цветная вставка, рис. 81).

Сохранение местообитаний и условий для устойчивой динамики популяций путем создания особо охраняемых

природных территорий давно признано мировым опытом одной из самых эффективных мер сохранения биологического разнообразия. Большой опыт организации ООПТ в ранге региональных заказников существует и на Камчатке. Однако, к сожалению, камчатские заказники далеко не всегда справляются с возложенными на них задачами. Поэтому при проектировании лососевых заказников потребовались инновационные подходы, разработка нетрадиционных принципов их организации, которые учитывали бы и положительный, и негативный опыт организации сети ООПТ в регионе.

Одним из важнейших принципов стал экосистемный подход к выделению охраняемых территорий. Его суть в сохранении не только лососевых рыб, как таковых, но всего комплекса местообитаний, обеспечивающих устойчивую естественную динамику их популяций. В речной период жизни тихоокеанских лососей такой подход к охране и эффективному рациональному использованию их популяций возможен, во-первых, только в границах целостных речных бассейнов. Во-вторых, в условиях сохранения не только всех пресноводных местообитаний лососевых рыб на всех стадиях их жизненного цикла (что вполне естественно), но также и наземных природных комплексов, обеспечивающих устойчивое естественное функционирование пресноводных экосистем.

Нетрудно заметить, что эти ключевые принципы, заложенные в основу организации лососевых заказников на Камчатке, вытекают из понимания многообразия отношений и экологических связей лососевых рыб с важнейшими компонентами среды их обитания, о которых мы говорили на страницах этой книги на примере экологических связей лососевых рыб и птиц. Эти отношения и связи обеспечивают устойчивое функционирование экосистем лососевых рек, сформировавшихся в течение многих тысяч лет их эволюции как целостный природный комплекс пресноводных местообитаний в их связи с наземными экосистемами.

Экосистемный подход сочетается с другими организационными новациями при создании заказников на лососевых реках Камчатки. В их числе изучение и мониторинг лососевых в целях разработки предложений к оптимизации использования их популяций на долговременной и устойчивой основе, консолидация усилий всех заинтересованных сторон в охране территории, сохранение традиционных форм природопользования, привлечение местного населения к решению стоящих перед заказниками задач, финансовая поддержка деятельности заказников из внебюджетных источников и другие.

Такой современный комплексный подход к организации территории заказников и их деятельности вселяет надежду, что найден путь к сохранению уникального биологического разнообразия лососевых рыб, какое мы имеем на Камчатке, выполнению ими важнейшей средообразующей роли, и при этом лососевые останутся важнейшим природным ресурсом, играющим ключевую роль в социально-экономическом положении региона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. ВЗГЛЯД В БУДУЩЕЕ

Итак, птицы и лососи, принадлежащие разным природным стихиям, вступают, тем не менее, в разнообразные отношения и обнаруживают разнообразные экологические связи, объединяющие их в качестве компонентов в экосистемах лососевых водоемов. Большинство аспектов этих отношений недостаточно изучены и требуют дальнейших серьезных и детальных исследований. Мы, скорее, лишь обозначили их наличие, не более того.

А что же дальше? В каком направлении будут развиваться научные исследования экосистем лососевых водоемов, в частности, для понимания роли и места в этих экосистемах птиц? Прежде всего, как нам представляется, в более глубоких исследованиях всего разнообразия экологических отношений птиц с каждым из видов лососевых рыб в течение его жизненного цикла. Здесь мы – лишь в начале пути. Затем – в направлении количественной оценки роли птиц и других биологических компонентов в экосистемах на разных водоемах. В энергетической интерпретации этих данных, позволяющей произвести балансовую оценку роли птиц и других компонентов биоты. Это позволит выйти на разработку моделей экосистем лососевых водоемов, что является условием грамотного управления динамикой популяций лососей.

В настоящее время в методологии орнитологических, ихтиологических и других биологических исследований на Камчатке важнейшим является популяционно-видовой подход. Ученые познают разные аспекты образа жизни, биологии, пространственной дифференциации населения, динамику численности и многие другие вопросы экологии отдельных видов птиц и рыб. Это – естественный этап накопления знаний, и он будет продолжаться. Однако мы подошли к тому рубежу, когда в научных исследованиях все более востребованным становится экосистемный подход, предусматривающий исследовательскую работу на более высоком уровне организации живой материи, на уровне сообществ видов.

Еще более значимым экосистемный подход становится в природоохранной практике и на пути рационального, неистощительного природопользования, лежащего в основе устойчивого социально-экономического развития региона на долговременную перспективу. К Камчатке это имеет самое прямое отношение, поскольку решающий вектор развития экономики нашего региона – ресурсодобывающий. И останется таковым надолго. А важнейшей восполнимой ресурсной базой являются биологические ресурсы. Потому экосистемное мировоззрение актуально на пути формирования эффективного устойчивого природопользования.

Важным обстоятельством здесь является понимание того, что экосистема каждого лососевого водоема по своему уникальна. Потому требует «индивидуального» подхода к управлению воспроизводимыми ресурсами, что недавно было наглядно продемонстрировано на примере анализа стратегий управления лососевым хозяйством на реках Камчатки (Моисеев, Михайлова, 2007).

Становится все более очевидным, что экосистемы лососевых водоемов – ключевые экосистемы Камчатки. Их можно уподобить экологическому каркасу, с разрушением которого будет нарушен экологический баланс региона. Тем самым сохранение, устойчивое функционирование экосистем лососевых водоемов является необходимым условием сохранения экологической безопасности на Камчатке.

ABSTRACT

There are more than 13,500 large and small water bodies on Kamchatka. Birds are an integral component of the natural systems of these rivers and lakes. More than half of the region's bird species make an appearance regularly or periodically at these water bodies and along their shores. The physical-geographic and biological features of local sites influence the behavior of local bird populations. Aside from nesting birds on islands, spits and shores, the peninsula's marine, semi-aquatic and land based birds forage, molt and rear young, and rest in these areas. Lower river drainages are typical range for summer bird populations. Flood plain forests adjacent to rivers host most of Kamchatka's diversely rich nesting species. Dozens of water bodies, primarily large river estuaries, lakes and inundated areas host conditions necessary for large concentrations of birds during seasonal migrations and overwintering, and many of these areas are managed as regional, federal and international protected territories.

The biological diversity of salmon stocks, their enormous population numbers and the role that salmon play in broader ecosystem functions are demonstrated by the variety and significance of the ecological associations that have evolved between birds and salmon. The salmon's biology, its life cycle and survival strategies, and its near ubiquitous distribution across Kamchatka further demonstrate the role salmon play in overall ecosystem functions. Hundreds of bird species play a role in the salmon's ecology. These associations are not accidental and have arisen over the thousands of years that the region's salmon ecosystems have evolved.

Forests running along rivers on the western side of the peninsula host more birds than are found on the eastern side. One possible explanation is the higher productivity of fish stocks in the rivers of western Kamchatka. It is suspected that the biogenic material moved by anadromous salmon species stimulates trophic relationships that transition from microphytes and invertebrates to birds. Should this hypothesis prove correct, it will demonstrate that the ecological role that anadromous salmon species play in transferring huge volumes of biomass from the sea to rivers and to terrestrial ecosystems is significantly greater than we have imagined to date.

At least 44 bird species (15 % of Kamchatka's avifauna) are trophically associated with salmon. No bird species specializes only on salmon. Salmon, however, do serve as a forage resource for 13 bird species that time their seasonal locations and concentrations to correspond with concentrations of salmon. The Stellar sea eagle, endemic to the Russian Far East, is a key bird in this group of 13 species. Its home range coincides, in part, with salmon habitat. The sea eagle has adapted to foraging on salmon and hard shell marine invertebrates. The birds feed on migrating spawners, take spawning salmon, and target fry feeding in rivers as they move downstream toward the sea. Birds eat salmon that have died after spawning. They also consume roe. Birds that consume roe not only feed on stray salmon eggs, but they also specialize in digging into beds where salmon eggs have been deposited. Resident species-steelhead *Parasalmo mykiss*, chars of the genus *Salvelinus* (including East Siberian char *S. leucomaenis*) – and late season spawning species such as coho *Oncorhynchus kisutch* and chum *O. keta*, as well as sockeye *O. nerka* (particularly in Kurilskii Lake) are important sources of nutrition for birds in winter.

Birds consume roe and spawned out salmon carcasses in late autumn and early winter. During low water periods in late winter, crows actively seek out these areas to prey upon coho alevins. Salmon fry serve as an important source of food in spring. Migrating chinook *Oncorhynchus tshawytscha* and sockeye *O. nerka* are also a source of food, especially in the Kamchatka River basin. Birds have their largest impact on salmon in the summer. Most large fish-eating predators feed on Kamchatka's most numerous salmon species – pinks *Oncorhynchus gorbuscha* and chums *O. keta* – at the onset of massive river migrations. Birds consume a tremendous volume of spawned out salmon in autumn. Steelhead have been known to catch and eat birds, though it must be noted that this occurs rarely and is not characteristic of the species.

Each salmon species has its own consortive associations with birds. Birds help with char distribution. Birds impact the life cycle of invertebrates that feed on salmon and transfer parasitic infections to salmon. Birds consume invertebrates that forage for salmon fry. They also demonstrate a variety of behavioral strategies during their search and procurement of food in water, underwater, in the air and onshore. Birds play an unquestionable role in defining the population dynamics of invertebrates, and they probably compete with salmon for food. Birds also consume invertebrates that are important biological reducers of spawned out salmon and of the enormous volume of dead fish that annually litters rivers, streams and lakes.

17 bird species play a key role in the ecosystems of Kamchatka salmon. The question is not whether the salmon's survival would be significantly undermined by the absence of these bird species. There is no research to that effect. But rather the numerous ecological connections assuring the long-term and stable functioning of salmon-bearing ecosystems would be disrupted by the disappearance of these birds. There are many common bird species in the world's different salmon regions (North America, the Far East, the northern parts of European Russia) that play key roles in the trophic relations that have evolved with salmon. Mergansers, large fish-eating birds, terns, gulls and crows, irrespective of the species present in one or another region, are a factor in all these salmon-bearing locations. One possible explanation is the similar ecological survival strategies that have historically arisen among various populations and various species in similar habitat conditions. The abundance of salmon as a readily available food source is a key factor in all these cases.

Ducks, large predatory birds, gulls and crows, magpies, and ravens, by virtue of the key trophic links they hold with salmon, form more or less large seasonal concentrations (which can reach into the thousands) at water bodies used by salmon, especially in fall and winter. Virtually any salmon species, given certain circumstances and given high productivity, becomes a relatively accessible, abundant, very high caloric source of food, and this leads to high concentrations of birds. Stellar sea eagle concentrations at one and the same water body and in different winter seasons are, for example, a response to salmon abundance. The longstanding population dynamics for large, local fish-eating birds at Azabachii Lake and in the Kurilskii Lake watershed correlates to the dynamics of spawners. The number and species variety of winter bird concentra-

tions demonstrate the variety of the ecological survival strategies that are used. These interrelationships between species have been observed for over 30 years at Kurilskii Lake, in circumstances where the lake's kokanee population recovered after an earlier period when too many fish were caught.

Birds, through the consumption of fish, invertebrates and vegetation as food, concentrate biogens in their bodies and aid in their transfer from water to land. A vivid illustration is Stellar sea eagles in river valley forests. By nesting in these forests, this bird adds to overall biomass by fertilizing plant communities, and their perennial nests are a source of organic material as they decay and collapse when support branches give way under the nests' heavy weight.

Research shows that large seasonal bird concentrations do not have a significant impact on the reproductive capacity of salmon populations. Based on estimates for Kurilskii Lake, birds generally consume around 1% of the fish and 1,5 % of the roe. When there is an overabundance of spawners, birds take up to 6,7 % of the sockeye. Birds can have a greater impact at certain specific spawning grounds.

16 bird species, primarily loons, mergansers and terns, target salmon fry. Calculations show that the volume of fry taken in large river basins is not large. River terns and red breasted mergansers took up to 200,000 salmon fry of various species in the Kol River basin in 2004, which is less than 0,15 % of the total number of juveniles and almost half as many of the fry of all ages. Birds at some water bodies take more fry when water conditions are low.

Birds play a role in reducing the enormous biomass left when salmon die after spawning. At least 20 bird species are classified as saprophages. These species consume 10–20 % of the post-spawn fish on Kamchatka, with the percentage greater at certain water bodies.

There are no data demonstrating that birds have a negative impact on the dynamics of fish populations. Our hypothesis is that given the diversity of ecological links in salmon habitat, birds are not a determining factor and, in fact, play a stabilizing role. This means that protecting salmon biodiversity for the well-being of certain bird species and for ornithological communities on Kamchatka as a whole is essential.

The material presented in this book argues for the need to apply ecosystem-based approaches when developing environmental protection measures and socio-economic programs intended to promote sustainable development of the region. Kamchatka requires rational, renewable use of biological resources, including salmon stocks, to attain sustainable development. One approach is to protect these biological resources through a system of regional salmon reserves, based on ecosystem approaches and watershed principles.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверин Ю. В.** 1948. Наземные позвоночные Восточной Камчатки // Тр. Кроноцкого заповедника. Вып. 1. С. 1–223.
- Артюхин Ю. Б., Герасимов Ю. Н., Лобков Е. Г.** 2000. Класс Aves – Птицы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский : Камчат. печатный двор. С. 73–99.
- Бирман И. Б.** 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М. : Агропромиздат. 208 с.
- Богатов В. В.** 1994. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука. 210 с.
- Бугаев В. Ф.** 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М. : Колос. 463 с.
- Бугаев В.** 2000. Мир реки. Петропавловск-Камчатский : Северная Пацифика. 32 с.
- Бугаев В. Ф., Вронский Б. Б., Заварина Л. О., Зорбиди Ж. Х., Остроумов А. Г., Тиллер И. В.** 2007. Рыбы реки Камчатка / под ред. В. Ф. Бугаева. Петропавловск-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО. 459 с.
- Бугаев В. Ф., Дубынин В. А.** 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 679–757.
- Бугаев В. Ф., Остроумов А. Г.** 2004. Влияние численности производителей нерки *Oncorhynchus nerka* на численность бурого медведя *Ursus arctos arctos* и некоторых видов птиц в бассейне озера Азабачьего (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. V научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 264–267.
- Буторина Т. Е., Куперман Б. И.** 1981. Экологический анализ зараженности цестодами рыб пресных вод Камчатки // Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток : ДВНЦ АН СССР. С. 86–100.
- Быстрицкий С. П., Кетова Н. П., Коломийцев Ф. И., Леденев М. И., Манухин Ю. Ф., Надежкин М. И., Петренко И. Д., Ревайкин А. С., Синченко Б. П., Сухомиров Г. И., Телушкина Е. Н., Ширков Э. И.** 1994. Ресурсный потенциал Камчатки. Петропавловск-Камчатский. 288 с.
- Вяткин П. С.** 1986. Кадастр гнездовой колониальных птиц Камчатской области // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток. С. 20–36.
- Герасимов Н. Н.** 1971. Зимующие водоплавающие внутренних водоемов Камчатки // Краеведческие записки. Петропавловск-Камчатский. Вып. 3. С. 140–146.
- Герасимов Н. Н.** 2006. Тажный гуменник *Anser fabalis middendorffii* Severtzov, 1873 // Красная книга Камчатки. Т. 1. Животные. Петропавловск-Камчатский : Камчат. печатный двор. С. 115–116.
- Герасимов Ю. Н.** 1995. Гусинообразные птицы Камчатки (биология, охрана, рациональное использование) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : ВНИИ природы. 19 с.
- Герасимов Ю. Н.** 2006. Дальневосточный кулик-сорока *Haematopus ostralegus osculans* Swinhoe, 1871 // Красная книга Камчатки Т. 1. Животные. Петропавловск-Камчатский : Камчат. печатный двор. С. 163–164.
- Герасимов Н. Н., Герасимов Ю. Н.** 1984. Орнитологические заказники Камчатки как система охраны гусеобразных птиц // Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц: Тез. Всесоюзн. семинара (20–23 октября 1984 г.). М. С. 301–303.
- Герасимов Ю. Н., Герасимов Н. Н.** 1996. Зоологический заказник «Утхолок» // Ресурсы традиционного природопользования народов Севера и Дальнего Востока России. Петропавловск-Камчатский : Камчат. С. 93–94.
- Герасимов Ю. Н., Малиновский Э. В.** 2001. Материалы по численности и биологии птиц реки Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 111–116.
- Герасимов Ю. Н., Малиновский Э. В.** 2003. Гнездящиеся птицы окрестностей поселка Козыревск, Центральная Камчатка // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 5. С. 97–105.
- Герасимов Ю. Н., Мацына А. И., Мацына Е. Л.** 2004. Гнездящиеся птицы реки Анавгай, Центральная Камчатка // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 6. С. 50–55.
- Головкин А. Н.** 1991. Колониальные птицы в системе морских биоценозов // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 42 с.
- Гусаков Е. С., Рудковский И. В.** 1998. Мыс Утхолок // Водно-болотные угодья России. Т. 1. Водно-болотные угодья международного значения. М. : Wetlands International. С. 211–214.
- Данилов Н. Н.** 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. II. Птицы // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Т. 56. Свердловск. – 148 с.
- Догель В. А.** 1947. Курс общей паразитологии. Л. : Учпедгиз. 371 с.
- Запорожец О. М., Запорожец Г. В.** 2007. Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 60 с.
- Зеленская Л. А.** 2001. Распределение и численность морских колониальных птиц на Командорских островах в 1999–2000 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 64–71.
- Зимин В. Б.** 1988. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. : Наука. 184 с.
- Итоговый отчет кафедры ихтиологии МГУ и ИПЭЭ РАН за 2006 г. по проектным территориям «Коль/Кехта» и «Утхолок/Квачина» 2007 / Д. С. Павлов, К. А. Савваитова, К. К. Кузищин и др. / Проект ПРООН «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование». Проект RUS /02/g32/A/1g/99; PIM: 1288. М. : МГУ. 214 с.
- Карпенко В. И.** 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М. : Изд-во ВНИРО. 166 с.
- Кищинский А. А.** 1980. Птицы Корякского нагорья. М. : Наука. 335 с.
- Куренков С. И.** 1976. Биология и структура популяции коканя Кроноцкого озера // Отчет о НИР 1971–1976 гг. Камчатское отделение ТИНРО. Петропавловск-Камчатский. 222 с.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В.** 1987. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка). Л. : Наука. 200 с.

- Крохин Е. М., Крогиус Ф. В.** 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) в его бассейне // Тр. Тихоокеанского комитета. М. ; Л. : Изд-во АН СССР. С. 3–165.
- Ладыгин А. В.** 1991. Зимующие птицы бассейна озера Курильского (Южная Камчатка) и их связь с нерестом лососей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 96 (5). С. 17–22.
- Ладыгин А. В.** 1997. Экология и биоэнергетика питания больших крохалей (*Mergus merganser* L.), зимующих на лососевых нерестилищах Южной Камчатки // Бюлл. МОИП, Отд. биол. Т. 102 (3). С. 19–25.
- Ларионов Г. П.** 1982. О сроках размножения птиц центральной якутской тайги // Миграции и экология птиц Сибири. Новосибирск : Наука. С. 66–73.
- Леванидов В. Я.** 1981. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока: сб. научн. тр. Владивосток : ДВНЦ АН СССР. С. 3–21.
- Лобков Е. Г.** 1976. Распространение и экология камчатской крачки (*Sterna camtschatica*) на Камчатке // Зоол. журнал. Т. 55. Вып. 9. С. 1368–1374.
- Лобков Е. Г.** 1986. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток : ДВНЦ АН СССР. 290 с.
- Лобков Е. Г.** 1991. Черная ворона уничтожает гнезда кижуча // Природа. № 8. С. 89.
- Лобков Е. Г.** 2001а. Биоразнообразие Камчатки и важнейшие проблемы его сохранения // Человек в прибрежной зоне: опыт веков: матер. межд. междисциплинарной конф. (Петропавловск-Камчатский, 8–20 сентября 2001 г.). Петропавловск-Камчатский. С. 97–101.
- Лобков Е. Г.** 2001б. Кулик-сорока (дальневосточный подвид) *Haematopus ostralegus osculans* Swinhoe, 1871 // Красная книга Российской Федерации (Животные). М. : Астрель. С. 501–502.
- Лобков Е. Г.** 2002а. Трофические связи птиц с лососевыми рыбами на Камчатке // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 4. С. 3–30.
- Лобков Е. Г.** 2002б. Фауна и население птиц // Растительный и животный мир Долины гейзеров. Петропавловск-Камчатский : Камчат. печатный двор. С. 139–257.
- Лобков Е. Г.** 2002в. Новые материалы по биологии азиатского длинноклювого пыжика *Brachyramphus marmoratus perdix* на Камчатке // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 4. С. 80–85.
- Лобков Е. Г.** 2003а. Птицы Камчатки (география, экология, стратегия охраны) // Дис... (в виде научн. докл.) д-ра биол. наук. М. 60 с.
- Лобков Е. Г.** 2003б. Летняя находка топорика *Lunda cirrhata* на озере Курильском // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Центр охраны дикой природы. Вып. 5. С. 116.
- Лобков Е. Г.** 2006а. Особенности населения птиц низовий рек Коль и Кехта // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 7. С. 16–30.
- Лобков Е. Г.** 2006б. Трофические взаимоотношения бурого медведя и птиц на лососевых нерестилищах Камчатки // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток : Дальнаука. С. 84–93.
- Лобков Е. Г., Бухалова Р. В.** 2006. Зимние встречи с перелетными птицами в городе Елизово // Биология и охрана птиц Камчатки. М. : Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 7. С. 117–118.
- Мартынов В. Г.** 2007. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на севере России. Екатеринбург: Уро РАН. 414 с.
- Миловская Л. В.** 1986. Общая характеристика летнего распределения кормового копеподного планктона в озере Курильском: комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка) // Известия Дальневосточного ун-та. Владивосток. С. 72–82.
- Моисеев Р. С., Михайлова Т. Р.** 2007. О стратегиях управления природопользованием в бассейнах лососевых рек Камчатской области. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 82 с.
- Мониторинг состояния лососевых рыб и среды их обитания на территории заказника «Река Коль» (Западная Камчатка): справка, 2007 // Биофак МГУ, Институт проблем экологии и эволюции РАН. М. 32 с.
- Нагайцева Ю. Н.** 2005. Локальные трансформации почвенного и растительного покрова верховых болот под влиянием жизнедеятельности скопы // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. : 18 с.
- Недосекин А. А.** 2003. Влияние колониальных поселений серой цапли на ее гнездовые местообитания в Европейском центре России // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- Нечаев В. А.** 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток : ДВО РАН СССР. 748 с.
- Нешатаева В. Ю.** 2006. Растительность полуострова Камчатка // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. : Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. 62 с.
- Одум Ю.** 1975. Основы экологии (пер. с 3-го английского издания) / под ред. Н. П. Наумова. М. : Мир. 740 с.
- Островский В. И.** 1980. Роль естественного отбора в формировании возрастной структуры субизолятов нерки озера Азабачьего // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток. С. 24–29.
- Остроумов А. Г.** 1966. Летне-осенний период в жизни бурого медведя на Камчатке // Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский : Дальневост. книжн. изд-во. Камчат. отд-е. Вып. 4. С. 32–42.
- Остроумов А. Г.** 1967. Численность тихоокеанских орланов в бассейнах рек Хайрюзовой и Белоголовой в конце августа 1966 г. // Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский. Вып. 5. С. 155–157.
- Остроумов А. Г.** 1968. Аэровизуальный учет численности бурого медведя на Камчатке и некоторые результаты наблюдений за поведением животных // Бюлл. МОИП, Отд. биол. Т. 73. С. 35–50.
- Остроумов А. Г.** 1983. Обыденные курьезы // Камчатская правда. – 19 марта. – № 65 (15963).
- Отчет по разделу «Выбор и анализ проектных речных систем», 2000 // мат. Проекта ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование» (исполнители: КамчатНИРО, Камчатрыбвод, МГУ, Центр дикого лосося, США). Петропавловск-Камчатский. 43 с.

- Павлов Д. С., Саввантова К. А., Кузицин К. В., Букварева Е. Н., Веричева П. Е., Звягинцев В. Б., Максимов С. В., Ожеро З.** 2007. Стратегия сохранения камчатской микижи. М. : Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова. 32 с.
- Паренский В. А.** 2005. Роль медведей в динамике численности лососей Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. VI научн. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 132–136.
- Погодаев Е. Г.** 1999. Влияние неконтролируемого браконьерского промысла на воспроизводство нерки в Паратунских озерах // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: тез. докл. научн. практич. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 124.
- Романов Н. С.** 1993. Редчайший случай поедания лососем птицы // Вопросы ихтиологии. Т. 33 (2). С. 313.
- Селифонова М. Ф.** 1978. Распределение красной по нерестилищам бассейна реки Озерной // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток : ТИНРО. Вып. 9. С. 129 – 133.
- Середкин И. В., Пачковский Д.** 2004. Питание бурого медведя лососем на реке Кроноцкой в 2003 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: мат. V научн. конф. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 284–287.
- Синяков С. А.** 2006. Рыбная промышленность и промысел лососей в сравнении с другими отраслями экономики в регионах Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 64 с.
- Смирнов А. И.** 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М. : Изд-во МГУ. 336 с.
- Соколов Л. В., Лобков Е. Г., Марковец М. Ю., Мосолов В. И.** 2007. Долговременные тенденции в изменении сроков прилета птиц в Кроноцкий заповедник (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: мат. VIII междунар. научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 27–28 нояб. 2007 г. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. С. 345–350.
- Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики. 2003. Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО. 124 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.** 1969. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука. 407 с.
- Успенский С. М.** 1969. Количественный анализ фауны как метод эколого-географических исследований (на примере авифауны советской Арктики и Субарктики) / Орнитология в СССР. Пятая Всесоюзная лонитологическая конференция. Книга первая. Ашхабад : Изд. «Ылым». С. 183–187.
- Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В.** 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука. 496 с.
- Юдин К. А., Фирсова Л. В.** 1988. Серокрылая чайка // Птицы СССР. Чайковые. М. С. 153–161.
- Якубов В. В., Чернягина О. А.** 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский : Изд. Камчатпресс. 165 с.
- Atlas of Pacific Salmon, 2005. (X. Augerot, Ch. Steinback, N. Fobes and oth.). The First Map-Based Status Assessment of Salmon in the North Pacific. A State of the Salmon Publication. University of California Press. 151 p.
- Bakshantansky E. L.** 1980. The introduction of pink salmon into the Kola Peninsula // Salmon ranching (J. Thorpe, Ed.). Academic Press, New York. P. 245 – 259.
- Cederholm C. J., Kunze M. D., Murota T., Sibastani A.** 1999. Pacific salmon carcasses: essential contributions of nutrients and energy for aquatic and terrestrial ecosystems // Fisheries, № 24 (10). P. 6–15.
- Foerster R. E.** 1968. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. Bull. Fish. Res. Board Can., 162. 422 p.
- Gende S. M.** 2002. Foraging behavior of bears at salmon streams: Intake, choice, and the role of salmon life history. Ph. D. Dissertation. University of Washington. Seattle.
- Gende S. M., Quinn T. P., Willson M. F.** 2001. Consumption choice by bears feeding on salmon. // Oecologia 127. P. 372–382.
- Gende S. M., Quinn T. P., Hilborn R., Hendry A. P., Dickerson B.** 2004. Brown bears selectively kill salmon with higher energy content but only in habitats that facilitate choice // Oikos 104. P. 518–528.
- Gende S. M., Edwards R. T., Willson M. F., Wipfli M. S.** 2002. Pacific salmon in aquatic and terrestrial ecosystems // BioScience, № 52 (10). P. 917–928.
- Gende S. M., Willson M. F.** 2001. Passerine densities in riparian forests of southeast Alaska: potential effects of anadromous spawning salmon. Condor, 103. P. 623–629.
- Hartman W. L., Burgner R. L.** 1972. Limnology and fish ecology of sockeye salmon nursery lakes of the world // J. Fish. Res. Board Can., 29. P. 699–715.
- Helfield J. M., Naiman R. J.** 2001. Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for streams productivity // Ecology, № 82. P. 2 403–2 409.
- Hilderbrandt G. V., Hanley T. A., Robbins C. T., Schwartz C. C.** 1999. Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem // Oecologia, № 121. P. 46–50.
- Hilderbrandt G. V., Jenkins S. G., Schwarz C. C., Hanley T. A., Robbins C. T.** 1999. Effect of seasonal differences in dietary meat intake on changes in body mass and composition in wild and captive brown bears. // Can. J. Zool. 77. P. 1 623–1 630.
- Hilderbrandt G. V., Schwarz C. C., Robbins C. T., Hanley T. A.** 2000. Effect of hibernation and reproductive status on body mass and condition of coastal brown bear // J. Wildl. Mgmt. 64. P. 178–183.
- Lobkov E.** 1997. Die Vogelwelt Kamtschatkas. Acta ornithoecologica, B. 3, H. 4. Jena: 319–415 s.
- Mathewson D. D., Hocking M. D., Reinchen T. E.** 2003. Nitrogen uptake in riparian plant communities across a sharp ecological boundary of salmon density // BMC Ecology/ 3:4 [http://www.biomedcentral.com/1472-6785/3/4].
- Meacham C. P., Clark J. H.** 1979. Management to increase anadromous salmon production // Clepper H (Ed.) “Predator-prey systems in fisheries management”. Sport Fishing Institute, Washington D.C. P. 377–386.
- Moyle P.** 1966. Feeding behavior of the glaucous-winged gull on an Alaskan salmon stream // Wilson Bull., 78. P. 175–190.
- Munro J. A.** 1936. Dipper (*Cinclus mexicanus unicolor*) eating salmon fry (*Oncorhynchus gorbuscha*) in British Columbia // Condor, 38. P. 120.

- Munro J. A., Clemens W. A.** 1937. The American merganser in British Columbia and its relation to the fish population. Biol. Board Canadian Bull, 55. 50 p.
- Nutrient Conference, 2001. Univ. of Wyoming, April. Dept. Zool and Physiol.: Wyoming.
- Pacific Salmon Life Histories 1991. (Groot C., Margolis L. Eds.). Vancouver: UBC Press University of British Columbia. 564 p.
- Pritchard A. L.** 1934. Note on the water ousel, *Cinclus mexicanus*// Canadian Field-Natural., 48. P. 53.
- Quinn T. P.** 2005. The Behavior and Ecology of Pacific Salmon Trout. American Fisheries Society Bethesda, Maryland, University of Washington Press Seattle and London. 378 p.
- Quinn T. P., Hendry A. P., Buck G. B.** 2001. Balancing natural and sexual selection in sockeye salmon: interactions between body size, reproductive opportunity and vulnerability to predation by bears // Evol. Ecol. Res. 3. P. 917–937.
- Reimchen T. E.** 2000. Some ecological and evolutionary aspects of bear-salmon interactions in coastal British Columbia // Canadian Journal of Zoology, № 786. P. 448–457.
- Ruggerone G. T.** 1986. Consumption of migrating juvenile salmonids by gulls foraging below a Columbia River dam, // Trans. Am. Fish. Soc. 115. P. 736–742.
- Ryan B. A., Ferguson J. W., Ledgerwood R. D., Nunnallee E. P.** 2001. Detection of passive integrated transponder tags from juvenile salmonids on piscivorous bird colonies in the Columbia River Basin.// N. Am. J. Fish. Mgmt. 21. P. 417–421.
- Ryan B. A., Smith S. G., Butzerin J., Ferguson J. W.** 2003. Relative vulnerability to avian predation of PIT-tagged juvenile salmonids in the Columbia River estuary, 1998–2000 // Trans. Am. Fish. Soc. 132. P. 275–288.
- Stalmaster M., Gessman J.** 1982. Food consumption and energy requirement of captive bald eagles // J. Wildlife Manag. Vol. 46. № 3.
- Stalmaster M.** 1987. The Bald Eagle. New York. 227 p.
- Stejneger L.** 1885. Results of ornithological explorations in the Commander Islands and in Kamchatka // Bull. U. S. Natl. Mus., 29. 382 p.
- Walter J. K., Bilby R. E., Fransen B. R.** 2006. Effects of Pacific salmon spawning and carcass availability on the on the caddisfly *Ecdiomyia conspersa* (Trichoptera: Limnephilidae) // Freshwater Biology, № 51. P. 1 211–1 218.
- Willson M. F., Halupka K. C.** 1995. Anadromous fish as keystone species in vertebrate communities // Cons. Biol., 9. P. 489–497.
- Wood C. C.** 1987a. Predation of juvenile Pacific salmon by the common merganser (*Mergus merganser*) on eastern Vancouver Island. 1: Predation during the seaward migration.// Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44. P. 941–949.
- Wood C. C.** 1987b. Predation of juvenile Pacific salmon by the common merganser (*Mergus merganser*) on eastern Vancouver Island. 2.: Predation of stream-resident juvenile salmon by merganser broods// Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44. P. 950–959.

Евгений Георгиевич Лобков

**ПТИЦЫ В ЭКОСИСТЕМАХ
ЛОСОСЕВЫХ ВОДОЕМОВ КАМЧАТКИ**

Научное издание

Распространяется бесплатно

Корректор – Е. Рыбаченко
Оригинал-макет – О. Федулова

Подписано в печать 30.09.2008 г. Формат 60 x 84/8. Бумага офсетная. Гарнитура «Times New Roman».
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13,02. Уч.-изд. л. Тираж 400 экз. Заказ № КПХ-0309.

Издательство «Камчатпресс». 683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а.

Отпечатано в ООО «Камчатпресс».
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, 12а