

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
С И Б И Р С К О Е О Т Д Е Л Е Н И Е
ИНСТИТУТ ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ им. В. Н. СУКАЧЕВА
СОВЕТСКИЙ КОМИТЕТ ПО ПРОГРАММЕ ЮНЕСКО
«ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА»

Д. В. ВЛАДЫШЕВСКИЙ~

ЭКОЛОГИЯ
ЛЕСНЫХ ПТИЦ
И ЗВЕРЕЙ
(КОРМОДОБЫВАНИЕ
И ЕГО БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ)

Ответственный редактор
канд. биол. наук *Ю. П. Кондаков*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск. 1980

В л а д ы ш е в с к и й Д. В. Экология лесных птиц и зверей (Кормодобыывание и его биоценоотическое значение). — Новосибирск, Наука, 1980. 264 с.

В монографии рассматривается кормодобыывающая деятельность птиц и млекопитающих в лесах, испытывающих разное антропогенное влияние. Показано, что использование основных групп кормов — вегетативных частей растений, семян и сочных плодов, животных — регулируется различными механизмами. Дана оценка параметров, определяющих численность лесных позвоночных. Проанализирована зависимость плотности птичьего населения от фитомассы, класса бонитета древостоя, возраста и пространственной структуры лесов. Охарактеризована роль кормодобыывающей деятельности позвоночных в биогеоценоотическом процессе.

Даны теоретический анализ полученных результатов и практические рекомендации по регулированию роли позвоночных в жизни лесных сообществ.

Книга предназначена для широкого круга экологов, специалистов по защите растений, лесоводов, работников охотничьего хозяйства. Табл. 70. Ил. 33. Библиогр. 420.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение кормодобывающей деятельности лесных животных преследует две главные цели: познать экологию хозяйственно важных или редких видов для наиболее рационального управления их численностью и распространением; дать характеристику значения животных для человека или природных сообществ в целях разработки способов достижения и сохранения оптимальной структуры последних.

Благодаря аутоэкологическим исследованиям собраны обширные материалы о питании охотничьих птиц и зверей, вредителей сельского и лесного хозяйства. Сейчас интенсивность работ в этом направлении несколько уменьшилась. Более актуальным становится изучение кормодобывания и трофических связей для выяснения роли животных в биогеоценотических процессах. Эта задача тесно связана с нарушением природных экосистем человеком и проблемой уменьшения отрицательных воздействий. Непреднамеренно улучшая условия существования одних видов и ухудшая — других, человек изменяет их первоначальное биоценотическое значение. В экстремальных случаях это ведет к разрушению существующих растительных сообществ и формированию на их месте новых. Такие явления обычно вызывают вспышки массовых размножений насекомых. Роль позвоночных, в частности птиц и млекопитающих, не столь заметна. Она бросается в глаза при увеличении плотности популяций растительноядных зверей. Примером может служить проблема «лес и лось», подробно проанализированная в книге Л. Г. Динесмана (1961). Часто влияние позвоночных на растительность опосредовано, что затрудняет оценку их значения.

Так, много неясностей имеется в вопросе о воздействии хищников на популяции жертвы [Уильямсон М., 1975; Смит Д. М., 1976]. Особенно относится это к многоядным теплокровным хищникам — одной из рассматриваемых нами групп. Они регулируют численность животных-фитофагов и тем самым оказывают некоторое трудноучитываемое влияние на растительность.

К сожалению, по сравнению с другими аспектами экологи-

ческих исследований характеристике биоценотического значения птиц и млекопитающих уделяется мало внимания. Подтверждают это публикации последних десятилетий. Например, на II Всесоюзной орнитологической конференции (1959) оценке роли птиц было посвящено всего 8 сообщений (около 3%). В 1977 г. на VII Всесоюзной конференции таких сообщений было только 7 из 471 (менее 2%). Сходное положение наблюдается в териологии. На первом Международном конгрессе в 1975 г. из 720 рефератов лишь в 21 рассматривалось биоценотическое значение питания. В 1978 г. на II съезде Всесоюзного териологического общества этот показатель был еще ниже (8 докладов из 420). Такое положение отчасти объясняется бурным развитием популяционной экологии, привлекающей основную массу зоологов.

Кормодобывающая деятельность птиц и зверей лежит в основе их биоценотических отношений. Нарушение последних в результате антропогенных воздействий часто приводит к снижению полезной продуктивности растительных сообществ. Попытки компенсаций этих нарушений путем прямой регуляции численности животных и растений далеко не всегда дают желаемые результаты. Поэтому понятен интерес к естественным регуляторам численности и основанной на их оптимизации управления как естественными, так и антропогенными экосистемами. Этой проблеме уделяется большое внимание в современной литературе, посвященной охране природы и рациональному природопользованию [Арманд Д. Л., 1966; Благосклонов К. Н. и др., 1967; Дорст Ж., 1968; Куражковский Ю. Н., 1969; Парсон Р., 1969; Уатт К. Е., 1971; Лаптев И. П., 1975; Одум Ю., 1975; Банников А. Г., Рустамов А. К., 1977]. Исследования в этом направлении охватывают широкий круг вопросов. Их дальнейшее изучение и периодические обобщения — путь, наиболее логичный в настоящее время.

Предлагаемая работа является продолжением опубликованных ранее: книги «Птицы в антропогенном ландшафте» [Д. В. Владышевский, 1975] и серии статей [Владышевский Д. В., 1967, 1968, 1970, 1974, 1978; Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974]. Она направлена на решение трех основных задач:

1. Оценка параметров, определяющих размер использования разных групп кормовых объектов.
2. Характеристика биоценотического значения трофических связей птиц и млекопитающих, прежде всего влияние их кормодобывающей деятельности на популяции жертв и структуру сообществ.
3. Оценка антропогенного воздействия на лес как фактора, изменяющего первоначальное значение этих животных, и характеристика той роли, которую они играют в преобразованных человеком лесах.

Выбор в качестве объекта исследований лесных животных обусловлен спецификой их среды обитания. Леса в отличие от

других растительных формаций дают возможность изучать роль животных как в естественных, так и преобразованных деятельности человека сообществах. Причем сравнительно несложно осуществить подбор участков с разной степенью антропогенных изменений.

В процессе исследований преимущественное внимание уделялось птицам. Последние благодаря возможности проведения большого числа прямых визуальных наблюдений очень удобны для выявления общих закономерностей экологии питания позвоночных. Кормодобывающая деятельность растительноядных животных рассматривается на примере копытных, которые представляют собой не только хороший модельный объект, но и оказывают существенное влияние на растительные сообщества. В качестве примеров, иллюстрирующих ряд общих закономерностей питания позвоночных, используются данные по другим млекопитающим.

Исследование выполнено на уровне разработки концептуальных моделей. Основное внимание уделялось количественной оценке факторов, определяющих тот или иной биогеоценотический процесс. Такие исследования служат необходимой базой для последующего имитационного моделирования. Рассмотрен также другой не менее важный аспект проблемы — определение границ явлений, на которые могут распространяться те или иные закономерности. Такими границами являются качественные различия между отдельными группами кормов и условиями их потребления, отличия в развитии популяции жертв в разных сообществах.

В процессе исследований разработаны и апробированы концептуальные модели, на основе которых дана оценка условий питания позвоночных и охарактеризованы параметры, регулирующие размер использования вегетативных частей растений, семян и сочных плодов, животных-жертв. С этих позиций рассмотрены специфические особенности условий питания в лесу и их изменения в результате деятельности человека. Показано значение зеленой фитомассы разных древесных пород как источника пищи птиц. Приведены данные о размерах использования основных групп кормов в наиболее распространенных экологических ситуациях.

Проанализировано биоценотическое значение кормодобывающей деятельности птиц и млекопитающих. Установлено закономерное снижение нагрузки на поверхность питания по мере уменьшения производительности лесных сообществ.

Доказывается нелинейная зависимость между размером изъятия животными-потребителями того или иного корма и биоценотическими последствиями этого изъятия. Проанализировано значение трофических связей растительноядных позвоночных в лесах, испытывающих разное антропогенное воздействие. Показано, что влияние позвоночных на лесные сообщества наиболее выражено в период сукцессий и минимально в коренных древостоях

старших возрастов, а также, что деятельность человека существенно изменяет первоначальное биоценотическое значение многих компонентов растительных сообществ, в результате чего соответственно изменяется роль позвоночных, воздействующих на эти компоненты.

Анализ значения птиц в ограничении численности беспозвоночных показал, что оно увеличивается по мере перехода от олиготрофных лесов Средней Сибири к дубравам на юго-западе страны. Это положение относится к фитоценозам со сложившимися биоценотическими отношениями. Кроме того, хищничество является важнейшим фактором, который не позволяет животным-фотофагам расширять трофические связи посредством заселения местообитания с низкими защитными свойствами.

В процессе исследований и оформления рукописи автор постоянно пользовался поддержкой и помощью профессоров М. А. Воинственского, А. А. Салганского, В. Н. Смагина, доктора физико-математических наук Р. Г. Хлебопруса, кандидатов наук Е. С. Петренко, В. В. Кузмичева, Г. М. Ельского, А. И. Хлебникова, В. К. Дмитриенко, научных сотрудников лаборатории экологии лесных животных Института леса и древесины Л. Р. Мичуриной, Ю. П. Шапарева, старших лаборантов С. М. Прокофьева, В. Я. Швецовой. Всем им автор выражает глубокую признательность.

Ряд ценных советов и замечаний в процессе подготовки рукописи к печати сделан редактором книги кандидатом биологических наук Ю. П. Кондаковым.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ОСНОВНЫЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ

Исследования проводились в Киевской области (1954—1958), на Карпатах (1958—1961), в Беловежской пуше (1961—1965), Прикарпатье (1965—1970) и с 1971 г. — в Средней Сибири с экспедиционными выездами в другие районы (Якутия, Тува). Многоплановость настоящей работы потребовала использования разнообразных методических приемов и привлечения разных материалов.

Численность птиц учитывали главным образом на маршрутах. При высокой плотности гнездования ширина учетной полосы составляла 50 м (в обе стороны от наблюдателя). При низкой плотности фиксировались все случаи обнаружения птиц [Равкин Ю. С., Доброхотов Б. П., 1963]. Последний способ применялся также при зимних учетах. Как правило, приводятся показатели, характеризующие размах варьирования (для гнездящихся

птиц — по материалам, полученным в разные годы, для зимующих — по разным месяцам). Статистической обработке подвергались данные, относящиеся к общей численности птичьего населения, в качестве варианта брались величины, полученные по отдельным маршрутам [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974]. Общая протяженность учетных маршрутов составила около 3 тыс. км.

Сведения о численности копытных получены путем обработки материалов учетов, проведенных егерской службой охотничьих хозяйств по специальной методике [Русанов Я. С., 1961]. В ряде случаев они корректировались собственными наблюдениями [Владышевский Д. В., Островский А. И., 1968]. Специальные учеты зверей и следов их жизнедеятельности проведены автором на маршрутах общей протяженностью 870 км.

Данные об условиях питания птиц и млекопитающих получены на основании разных методов. Состав корма птиц определялся путем прямых визуальных наблюдений, посредством анализа содержимого пищеварительного тракта, погадок, экскрементов, учета остатков пищи (у хищников). Всего проанализировано 1587 данных. Питание хищных зверей изучалось на основании разбора экскрементов (1338 данных). Состав кормов копытных и зайцев в снежный период устанавливался посредством троплений. Всего пройдено 112 км троплений. В теплое время года в местах постоянного обитания крупных растительноядных зверей проводился учет их поедов на высокотравье, кустарничках, подросте и подлеске.

При изучении питания проводилось выявление основных, дополнительных и вынужденных кормов. Методической предпосылкой оценки значимости того или иного корма служило соотношение его участия в рационе к обилию в окружающей среде. Главная трудность в реализации этого принципа заключалась в сложности разделения имеющихся в природе кормов на доступную и недоступную части. Принималось во внимание, что ценные в пищевом отношении объекты обычно характеризуются пониженной доступностью, что и определяет их незначительное использование. Такие корма при ограниченном их потреблении относились к дополнительным, но не к вынужденным.

Широко применялись прямые визуальные наблюдения за питанием птиц, что позволило установить предпочитаемые места их кормежки и способы добычи пищи. Всего было проведено около 5 тыс. таких наблюдений. Частота обследования субстрата кормящимися птицами определялась также посредством учета размещенного в разных местах контрольного корма [Д. В. Владышевский, 1976]. Материалы этих наблюдений позволили рассчитать нагрузку на поверхность питания. Для мелких млекопитающих, ведущих скрытный образ жизни, наблюдения над скоростью изъятия контрольного корма послужили единственным источником для расчета «нагрузки».

Важнейшей характеристикой условий питания является количество доступных (пригодных в пищу) кормовых объектов. Их учёт осуществлялся разными способами. Относительно несложно определение запасов растительных кормов—ягод, семян, побегов, коры. Критерием такой оценки служила урожайность в баллах или весовых показателях на единицу площади. Учет запасов древесно-веточных кормов сочетался с определением размеров их использования. Проводились учеты на ленточных пробных площадках, размеры которых варьировали от 25 м² при высокой кормности до 100 м² — при низкой. Всего было заложено 380 площадок.

Методика определения запасов зимних кормов копытных, а также данные о восстановленном весе съедаемых частей растений приведены в отдельной работе [Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974]. При статистической обработке в качестве варианты использовались данные о запасе корма на одной площадке.

Данные о количестве семян получены путем оценки их обилия в кронах (по 5-балльной шкале), опавших— посредством учета на площадках размером от 0,25 до 10 м² в зависимости от количества опавших семян. Одновременно определялась интенсивность использования этого корма. Всего заложено 697 учетных площадок. Вариантой служило количество семян на одной площадке.

Показателем обилия кормов хищников-миофагов была численность мелких грызунов. Определялась она преимущественно по количеству вытравливающих ходов весной и числу нор на полях.

Беспозвоночные учитывались посредством осмотра поверхности зеленых частей растений, лесной подстилки, стволов. Показателем их обилия служило число обнаруженных за единицу времени экземпляров, относящихся к видам, поедаемым птицами. В зависимости от богатства энтомофауны вариантой служило количество беспозвоночных, учитываемых за время от 1 до 5 мин. Оно обозначалось в штуках и весовых единицах (сырой вес). Продолжительность учета по времени составила немногим более 12 ч.

Другой параметр, характеризующий условия питания, — возможность обнаружения кормовых объектов. Он оценивался только применительно к птицам. Методика работ заключалась в прямых визуальных наблюдениях. После предварительной тренировки глазомерно определялось расстояние, с которого птицы делают броски за добычей. Отмечались ее размеры и систематическая принадлежность (на уровне отрядов, семейств, а для массовых кормов — видов). Всего было учтено 1286 соответствующих поведенческих актов. Аналогичные наблюдения (312) проведены по отношению к растительным кормам, где почти всегда удавалось определить используемые объекты до вида.

Показателем доступности добычи служило соотношение между числом результативных и безрезультатных попыток ее

захвата (247 наблюдений). Кроме того, для характеристики доступности корма, расположенного в разных местах, использовались данные о частоте (предпочтительности) его потребления на том или ином субстрате. Отмечались случаи, когда птицы явно видели потенциально пригодные кормовые объекты, но не делали попыток их захвата. Относились эти наблюдения преимущественно к хищникам.

Одним из основных направлений исследований было определение степени использования кормов. Наименее сложен учет изъятия копытными и зайцами побегов в зимнее время. Проводился этот учет глазомерно после предварительной тренировки. Точность оценки составляла $\pm 10\%$. Вариантой служило выраженное в процентах соотношение числа целых и объединенных побегов на кормовом растении. Учет использования ягод основывался на подсчете количества пустых и несущих плоды плодоножек. Число первых после начала созревания быстро возрастало. Поскольку часть плодоножек вообще не имела плодов, до начала сезона потребления этого корма определялся поправочный коэффициент, обычно незначительный, которым можно было пренебречь. Всего был проведен учет использования этого корма на 847 деревьях и кустарниках. В качестве варианты служил показатель изъятия на одном растении (одной модельной ветке). Учет изъятия семян проводился весной и реже летом. У анемохорных пород, зачатки которых было легко обнаружить по большим придаткам, определялось число съеденных позвоночными, пустых (неоплодотворенных, поврежденных насекомыми и т. п.) и полных семян. Показателем использования служил процент съеденных позвоночными семян по отношению к целым. Этот же прием использовался по отношению к лиственным придаткам, но легко обнаруживаемым крупным семенам и их остаткам (кедр, дуб, бук, граб, лещина). Определение использования урожая сосны¹ проводилось двумя путями — посредством оценки размеров изъятия шишек большим пестрым дятлом и наблюдениями за скоростью изъятия опавших семян. В первом случае на пробных площадках размером 1000 м² подсчитывались сохранившийся в кронах урожай (с помощью бинокля) и количество лежащих под кузницами расклеванных шишек. Всего было заложено 57 таких площадок. Второй метод заключался в размещении семян на почве, опавших листьях и т. п. и в наблюдении за темпом их использования. Всего было размещено около 4 тыс. семян.

Для оценки возможного воздействия грызунов на запас опавших семян хвойных (лиственница, ель) под снегом на поверхности почвы и в его толще были размещены семена ели и сосны (рис. 1).

¹ Семена сосны через 1—2 дня после опадения отделяются от крылаток, поэтому обнаружение этого корма в лесной подстилке очень сложно и определить размер его использования по количеству целых и разрушенных позвоночными зачатков нельзя.

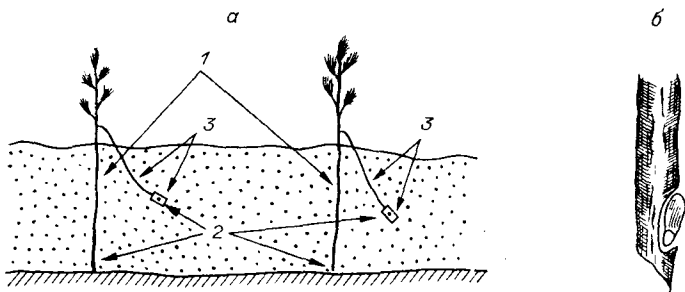


Рис. 1. Схема опыта по размещению семян под снегом.
а — схема размещения семян: 1 — сухие стебли трав, 2 — места прикрепления семян, 3 — нитки с чешуйками шишек, куда приклеивались семена; б — схема прикрепления семян к стеблям.

Опыт был начат сразу же после установления снежного покрова, проверка использования семян осуществлялась ежемесячно.

Оценка возможного воздействия птиц на беспозвоночных заключалась в определении нагрузки на поверхность питания. Проводились эти исследования как посредством наблюдений за скоростью изъятия контрольного корма, так и расчетным путем. Последний основывался на определении поверхности питания, осматриваемой птицами за единицу времени. Этот показатель был получен при прямых визуальных наблюдениях за скоростью перемещения кормящихся птиц и дальностью «бросков» за кормом. Всего проведено около 2 тыс. соответствующих наблюдений (они более подробно описаны при изложении результатов работ). На основании литературных данных [Поздняков Л. К. и др., 1969] о величине поверхности питания птиц в разных растительных формациях, материалов о численности пернатых и их кормодобывающей деятельности определялось, какую часть поверхности они обследуют за день. Этот показатель сопоставлялся с другим, полученным на основании наблюдений за скоростью изъятия контрольного корма.

Размер использования некоторых видов насекомых (веснянок, усачей рода *Monochamus*) был определен на основании специальных методических приемов, рассмотренных в соответствующих главах книги.

Заключительным разделом работы является характеристика биоценотического значения кормодобывающей деятельности птиц и зверей для растительных сообществ. Роль копытных и зайцев оценивается по числу погибших от повреждений этими животными растений. Эти учеты проводились в лесных насаждениях разного возраста и различавшихся неодинаковой вероятностью как превращения молодых экземпляров деревьев во взрослые, так и замещения погибших особями того же вида. Основная масса материалов для оценки биоценотических последствий фитофагии получена при определении интенсивности использования

побегов копытными, так как именно эти повреждения служили основной причиной гибели молодых деревьев и кустарников. Всего при проведении учетов было описано состояние более чем 11 тыс. кормовых растений.

Значение карпофагии оценивалось, исходя из успешности естественного возобновления соответствующих пород в разных растительных сообществах. Большое внимание уделялось возобновлению на разных стадиях сукцессий. В последнем случае появление подроста той или иной породы сопоставлялось с обилием обсеменения и размером изъятия семян. Характер лесовосстановления был описан на основании учета подроста на 90 пробных площадках.

Эффективность синзоохорин оценивалась путем учета возобновления соответствующих пород на участках, где обсеменение без участия позвоночных было невозможно. Учет проведен на 19 км маршрута и 88 площадках.

Кроме описанных использовался ряд других более частных методических приемов. Они упоминаются и в соответствующих разделах книги. Важным методологическим вопросом является учет обилия животных. С точки зрения оценки их значения в биоценологических процессах ни один из существующих способов нельзя признать безупречным. Логично было бы использовать показатель трансформируемой энергии по трофическим уровням в сочетании с данными о численности и биомассе соответствующих видов позвоночных. Однако значительная полифагия последних делает такую оценку слишком приблизительной. Эти соображения заставляют ограничиться другим показателем — плотностью населения в парах или особях. В разных лесных формациях позвоночные, находящиеся на одинаковых трофических уровнях, характеризуются близкими весами и, следовательно, трансформируют примерно одинаковое количество энергии. Поэтому сопоставление даже в пределах крупных таксонов дает достаточно адекватное представление не только об обилии, но и биоценологическом значении позвоночных в разных растительных сообществах. Кроме того, непосредственное сравнение населения позвоночных по численности и составу наиболее наглядно.

Основная масса терминов используется в их наиболее употребительном значении. Наибольшие трудности возникают в связи с понятием биогеоценоз. **Биогеоценоз.** Согласно определению В. Н. Сукачева (1964), биогеоценозом называется **однородное сообщество**, что отличает его от экосистемы, которая этим свойством может не обладать. Вопрос о том, при каком уровне различий и по каким параметрам сходные сообщества могут быть отнесены к одному типу биогеоценоза, а при каких — к разным, является одной из наиболее сложных задач современной экологии. Особенно большие трудности возникают при сравнении биогеоценозов по степени сходства трофических связей животных, в частности позвоночных.

Постоянно перемещаясь из одного сообщества в другое, концентрируясь вдоль границ между ними, позвоночные часто выступают в качестве «интрабиоценотического» фактора. Его количественная характеристика по отношению к отдельным биогеоценозам возможна лишь в случае, когда все они могут быть выделены на территории лесного массива, что в настоящее время является трудноосуществимой задачей. Использовать рассматриваемый термин для обозначения физиономически сходных растительных группировок представляется нецелесообразным, поскольку в этом случае гораздо логичнее применять хорошо разработанную геоботаническую классификацию.

Постоянное употребление в современной литературе понятия «биогеоценоз» по отношению к самым разным сообществам привело к стиранию различий между этими понятиями. Поэтому при анализе трофических связей и кормодобывающей деятельности позвоночных применение первого из этих двух терминов представляется неоправданным. Он может в лучшем случае служить синонимом типа леса. Поскольку очень часто приходится иметь дело не с четко выраженными типами леса, а с «конгломератными» фитоценозами самой различной сложности, использование понятия «сообщество» представляется более целесообразным.

В настоящей работе принята лесотипологическая классификация сообществ. В качестве наименьшей единицы обычно рассматривается группа типов леса. Эта категория удобна в однородных ненарушенных лесах. В районах интенсивного лесного хозяйства, где гетерогенность насаждений возрастает, в качестве наименьшей единицы используется лесная формация.

На группы типов леса, или формации, накладываются вызванные естественными и антропогенными факторами возрастные вариации. Выделяются следующие их градации — зарастающие вырубki, жердняки, которые представлены сформировавшимися молодняками, спелые и перестойные насаждения. Разные лесные сообщества и их возрастные градации образуют большое количество различных сочетаний. В каждом конкретном случае складывается своеобразная экологическая обстановка для позвоночных, и значение их кормодобывающей деятельности оказывается различным. Изучение всего многообразия этих сочетаний пока нереально, поэтому мы ограничиваемся наиболее распространенными их вариантами. Последнее соображение было использовано также при выборе однородных растительных сообществ, в которых изучалась роль позвоночных.

Биогеоценотический процесс, биогеоценотическое значение. Являются по существу синонимами менее употребительного термина «синэкологический», который служит для обозначения процессов, протекающих в экосистемах. Происходят эти процессы в сообществах разной сложности и различной неоднородности. Под биогеоценотическим процессом часто подразумевают сумму всех взаимодействий биотических компонентов между собой и с

неорганической частью биогеоценоза. Употребляя термин «биогеоценозические процессы» во множественном числе, мы подразумеваем под ним различные частные взаимодействия.

Давление на поверхность питания. Означает частоту обследования животными-потребителями того или иного субстрата с целью обнаружения корма. Является одним из основных параметров, характеризующих биоценозическое значение кормодобывающей деятельности. Помимо других достаточно очевидных факторов зависит от свойств корма, которые определяют вероятность его обнаружения. Чем заметнее корм, тем большим оказывается показатель «давления».

Доступный корм. Под этим термином подразумевается корм, добыча и потребление которого обеспечивает гомеостаз (гомеостаз) животных-потребителей. Объективным показателем доступности служит соотношение между абсолютным количеством потенциально пригодных в пищу объектов и их выделенной частью при ситуациях, когда трофический фактор является лимитирующим. Определение этого показателя — одна из наиболее важных и в то же время сложных задач. При упрощенном подходе к ее решению к категории доступного относится корм, который используют те или иные виды животных.

Нарушение лесных сообществ. Леса, подвергавшиеся сплошной рубке на 1/3 и более части своей площади, относятся к нарушенным. Выгоревшие по вине человека и естественно возобновившиеся насаждения в качестве таковых не рассматриваются, поскольку проходившие в них процессы не отличаются от тех, которые могли иметь место при естественных пожарах.

Элемент биотопа. Широко представленные относительно однородные в себе составные части биотопа, резко отличающиеся друг от друга, — почва, живой напочвенный покров, лесная подстилка, стволы и толстые ветви, облиственные (охвоенные) побеги, воздушное пространство и т. п. На освоение этих элементов местообитаний и использование имеющихся там ресурсов и была направлена эволюция кормодобывающей деятельности. Для других терминов и понятий соответствующие пояснения приводятся в тексте.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ ЛЕСНЫХ ПТИЦ И ЗВЕРЕЙ

В отечественной литературе лес как среда обитания позвоночных животных подробно рассмотрен Г. А. Новиковым (1953, 1956, 1959), П. Б. Юргенсоном (1973), А. Н. Формозовым (1976). Содержащиеся в этих публикациях оригинальные данные, как и обзор литературы, свидетельствуют о преимущественном изучении лесных сообществ с точки зрения оценки их кормовых и защитных свойств. Важной положительной особенностью леса принято считать большой размер поверхности, на которой может развиваться жизнь [Морозов Г. Ф., 1931].

В отличие от травянистых ассоциаций открытого ландшафта леса обуславливают не только горизонтальное, но и многоступенчатое вертикальное расчленение местообитаний птиц и зверей. Кроме того, спелые насаждения отличаются крупными размерами деревьев. Гибель их одного экземпляра или наличие в чистом древостое незначительной примеси других пород заметно влияет на условия питания птиц и млекопитающих. Экологическая значимость одного травянистого растения несравненно меньшая. Последнее обстоятельство имеет важное значение для позвоночных, в частности птиц. В лесу гораздо четче, чем в открытом ландшафте, выражено положительное влияние видового разнообразия основного яруса растительности на птичье население [Karr J. R., 1971; Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974; Wiens J., 1974]. Это объясняется следующим обстоятельством. Каждая древесная порода обладает комплексом как полезных, так и нежелательных для птиц особенностей. В смешанных насаждениях «недостатки» одних деревьев компенсируются «достоинствами» других. Например, в чистых грабовых лесах зимой специализированные потребители семян этой породы обеспечены ими с избытком. Для зерноядных форм с другим направлением трофических приспособлений в грабовых лесах корма может не хватать. Естественно, что увеличение разнообразия породного состава насаждения повышает вероятность появления семян с иными пищевыми свойствами, благодаря чему их сможет использовать большое число видов птиц. Легко привести много других подобных примеров. Травянистые

растения, обладающие ценными для птиц свойствами как источники корма, заметно влияют на условия питания лишь при достаточно высоком уровне обилия. Видовое разнообразие само по себе такой важной роли не играет. Исключение составляют жесткостебельные растения, которые используются как «наблюдательные пункты» при охоте насекомоядных птиц. Наличие даже одиночных экземпляров таких растений значительно улучшает условия кормодобывания.

Деревья являются средообразующими компонентами лесных сообществ и формируют на занятой ими территории характерный для леса микроклимат. Его изучению было уделено большое внимание как зоологами, так и другими учеными [Гейгер Р., 1931; Берг Л. С., 1938; Молчанов А. А., 1960; Протопопов В. В., 1975; Будыко М. И., 1977]. В результате климатические особенности леса являются одним из наиболее изученных его свойств и смягчающее влияние лесной растительности на неблагоприятные абиотические факторы хорошо известно. Снижение их отрицательного воздействия расширяет трофические возможности птиц и зверей, позволяя кормиться при худших погодных условиях.

Защитные свойства лесных фитоценозов не только положительно влияют на микроклимат, но и укрывают животных от их естественных врагов. По отношению к позвоночным неоднократно описывались те особенности растений, которые позволяют избегать нападений хищников [Доппельмайр Г. Г., 1939; Формозов А. Н., 1948; Новиков Г. А., 1959; Данилов Д. Н. и др., 1966]. Для беспозвоночных таких материалов имеется гораздо меньше [Яхонтов В. В., 1969]. В тоже время специфические свойства лесной растительности часто определяют успешность кормодобывания насекомоядных птиц и зверей.

Анализ условий питания позвоночных в лесу содержится главным образом в аутоэкологических работах. При общей оценке трофической обстановки для птиц и зверей преимущественное внимание обращалось на богатство и разнообразие их кормовой базы [Новиков, Г. А. 1959; Юргенсон, П. Б. 1973]. Эти благоприятные особенности леса обусловлены его гетерогенностью, обилием различных кормовых ресурсов и укрытий. В то же время гораздо меньшее внимание обращалось на другую важную особенность лесных сообществ — распределение массы первичных продуцентов в большом объеме. Так, при близкой валовой первичной продукции лесов и открытого ландшафта (2500 и 3000 ккал/км² в год, по Ю. Одуму, 1975) в лесу накапливаемая надземная фитомасса расщеплена, ориентировочно, в объеме, превышающем таковой в степях в 20—25 раз. При этом наиболее богатые питательными веществами вегетативные части растений, плоды и семена оказываются в кронах деревьев на значительной высоте. В результате происходит рассредоточение не только фитомассы, но и населяющих ее беспозвоночных. Это определяет особенности среды обитания большинства птиц и зверей, прежде всего условия их питания.

Лесные позвоночные используют разнообразные корма. Возможность их добычи и потребления зависит от ряда обстоятельств, среди которых основное значение имеет возможность обнаружения и доступность обнаруженных кормовых объектов. Попытки количественной оценки параметров, характеризующих интуитивное понятие, «условия питания» предпринимались орнитологами [Tinbergen L., 1960; Royama T., 1970]. На основании этих работ, а также собственных исследований [Владышевский Д. В., 1978] предлагается следующая формализация задачи:

$$n_t = \alpha\beta \frac{N}{V_t} \quad (1)$$

где n_t — количество добытых кормовых объектов за единицу времени; α — возможность обнаружения корма; β — его доступность; N — абсолютное количество кормовых объектов в объеме среды V , где протекает кормодобывающая деятельность животных в течение времени t . Максимальное значение переменных α и β равно 1. В этом случае все находящиеся на обследованной поверхности кормовые объекты могут быть обнаружены и добыты. Эта формула пригодна только для оценки «моментального воздействия», поскольку в ней не учитываются изменения соотношения между численностью потребителей и кормовых объектов.

Приведенная формализация отражает лишь принципиальный подход к решению задачи. В действительности позвоночные сталкиваются с разнообразными кормами, каждый из которых при тех или иных конкретных условиях характеризуется своими показателями возможности обнаружения и доступностью, т. е.

кормовые объекты одного вида суть $\sum_{i=0,1}^{1,0} \alpha_i \beta_i \frac{N}{V_t}$, а вся кормовая база представляет некоторую сумму кормовых объектов, например от 1 до j .

Разумеется, величина «шага» (значение i) может быть не 0,1, а 0,2 или 0,33 (3). В настоящее время использовать другие значения, вероятно, нецелесообразно.

В наиболее распространенных ситуациях сходные корма характеризуются близкими значениями α и β . Усредняя их, запишем

$$\sum_{j=1}^k n_{t,j} = \sum_{i=0,1}^{1,0} \sum_{j=1}^k \alpha_i^k \beta_i^k \frac{N_j^k}{V_t^k}, \quad (2)$$

где k — разнообразие кормовых объектов. Это выражение можно интерпретировать следующим образом: количество используемого корма прямо пропорционально обилию отдельных кормовых объектов, возможности их обнаружения и доступности и обратно пропорционально объему (поверхности), на котором эти корма находятся. Сумма, приведенная в правой части формулы, указы-

вает на способ количественного выражения понятия «условия питания».

Условия питания охарактеризованы нами применительно к отдельным ярусам растительности и их однородным компонентам. Реальность различий между такими крупными «блоками» помимо очевидных физиономических признаков подтверждается приуроченностью отдельных экологически близких групп животных к свойственным им «блокам» — элементам биотопа.

В настоящее время получить конкретные данные для оценки показателя $\sum n_i$ не реально. Поэтому ближайшей задачей является определение относительного значения параметров α , β и $\frac{N}{V_i}$ при использовании позвоночными разных групп кормов на основных элементах биотопа.

Приведенные в формуле [2] переменные еще не дают исчерпывающего представления об условиях питания. Большое значение имеет удобство передвижения животных-потребителей по обследуемому субстрату, время, в течение которого может использоваться тот или иной корм. Введение соответствующих параметров позволяет все точнее имитировать ту или иную экологическую ситуацию.

Г Л А В А I

УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ НА ВЕТВЯХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

На ветвях кормятся главным образом мелкие воробьиные птицы, которые поедают беспозвоночных, семена и сочные плоды. Условия питания значительно варьируют в зависимости от ряда факторов: сезонности развития беспозвоночных, изменения их активности, перемещения с одного элемента биотопа на другой, сроков созревания и опадения плодов и семян и т. п.

Кормящиеся в кронах млекопитающие представлены несколькими видами: белкой, летягой, отчасти сонями¹). В кустарниковом ярусе добывают корм бурундук, мышевидные грызуны. Основной пищей млекопитающим служат семена и сочные плоды. Дополнительной — кора, почки, летяга кормится «сережками» березы. Беспозвоночных добывают почти исключительно рукокрылые. Периодически, особенно после созревания ягод и орехов, в кронах кормятся медведи, соболь, куница.

Специфическая особенность обитателей верхних ярусов растительности — потребление высококалорийных кормов. Их усвоение осуществляется с помощью компактного пищеварительного

¹ Латинские названия приводятся в приложении в конце книги.

аппарата. В то же время сами животные отличаются высокой интенсивностью процессов метаболизма. Это позволяет им вести очень подвижный образ жизни, постоянно перемещаясь не только в горизонтальной, но и вертикальной плоскости, что требует повышенных энергозатрат. Восполнение последних не обеспечивается такими малопитательными кормами, как вегетативные части растений, потребление которых обычно вынужденное. Только немногие специализированные виды (глухарь, дикуша) используют их в качестве основных кормов, выбирая из общей массы хвой наиболее питательную [Gurchinof S., Robinson W., 1972]²).

Характеризуя условия кормодобывания в кронах деревьев, как и на других элементах биотопа, мы не проводим четкого разделения позвоночных на кронников, древолазов и т. д., хотя и пользуемся этими терминами. Многих позвоночных отнести к той или иной группе сложно. Это связано с их постоянными перемещениями с одних мест кормежки на другие. Кроме того, при обилии пищи на ветвях «кронниками» становятся многие пластичные формы.

Вызванное деятельностью человека изменение трофической обстановки в кронах, на стволах, на почве были различным в зависимости от используемого там корма (беспозвочных, семян и сочных плодов, вегетативных частей растений). Естественные различия между этими кормами также обуславливают разные возможности их использования животными-потребителями. Все это заставляет раздельно характеризовать условия питания каждой из перечисленных групп кормовых объектов.

ПОТРЕБЛЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В КРОНАХ ДЕРЕВЬЕВ

Этот вопрос рассматривается на материалах, полученных при изучении трофических связей насекомоядных птиц. Условия их питания, а также степень воздействия на обилие потенциальных жертв определяется уже упоминавшимися параметрами (см. 1, 2). Количественная оценка входящих в нее переменных представляет значительные трудности, поэтому в отдельных случаях используются материалы, характеризующие условия питания птиц не только в кронах, но и на других элементах биотопа.

Возможность обнаружения добычи (заметность). Объективным показателем этого свойства корма служит расстояние, на котором птицы обнаруживают кормовой объект. Наиболее изучена связь заметности с формой и окраской жертв [Котт Х., 1950;

² По вопросу о предпочтительном выборе глухарем более питательной хвой нет единого мнения [Дацкевич В. А., Боровик А. А., 1974]. Наши наблюдения свидетельствуют о четко выраженном предпочтении хвой из крон старых деревьев, которую птицы охотно поедали с обломанных ветвей под пологом древостоя. В то же время на подросте поедание хвой не отмечено ни разу.

Шварц С. С., 1950; Наумов Н. П., 1963; Зеликман А. А., 1967]. Причем рассматривается эта связь с точки зрения адаптивности жертв к определенной экологической обстановке. Меньше внимания было уделено оценке заметности как фактора, определяющего условия питания пернатых [Тинберген Н., 1970]. Очевидна, но не оценена в количественном отношении ее связь с подвижностью жертв. По нашим наблюдениям [Владышевский Д. В., 1975], неподвижных жертв скворцы обнаруживали в 4,6 раза реже, чем живых жуков. Черноголовый чекан не реагировал на мертвых насекомых, помещенных на расстоянии 2—3 м от присады (в радиусе обычных бросков за добычей). Подтаскивание тех же насекомых с помощью тонкой рыболовной лески вызывало немедленный бросок. Под Красноярском при весеннем похолодании, когда летающие насекомые отсутствовали, чеканы кормились беспозвоночными с поверхности почвы. Высота используемых для охоты присад в этом случае не превышала метра. Дальность бросков была до 1,5 м. После потепления и появления двигающейся добычи резко возросла как высота, с которой осматривалась почва, так и дальность бросков. Одновременно в 2—3 раза увеличилась эффективность кормодобывающей деятельности. При кормежке в древесно-кустарниковом ярусе сходным образом вели себя обыкновенные горихвостки. В Приангарье после прилета при холодной погоде они отыскивали корм «синичьим» способом, задерживаясь на одной ветке на 8—15 с, иногда всего на 5—6 с. Кормом птицам в этом случае служили беспозвоночные, находящиеся на ветках, стволах, хвое. Дальность бросков за добычей редко превышала 0,7—0,8 м. Весной при потеплении и летом птицы часто задерживались на одной присаде на несколько минут, жертвами их оказывались почти исключительно летающие насекомые, броски за которыми делались на расстояние до 4—5 м³.

Вероятность обнаружения за единицу времени возможно большего числа кормовых объектов зависит не только от их заметности в узком смысле слова, но и от размеров поверхности питания, осматриваемой птицами с одного места. Кормодобывающую деятельность на ветвях можно представить как перемещение между точками *a*, *b*, *c* и т. д. (рис. 2).

В каждой из этих точек корм собирается с поверхности питания, лежащей в сфере с радиусом *R*, равным среднему расстоянию обнаружения добычи (броска за ней). Величина $\sum S$ всегда меньше $4\pi R^2$, т. е. поверхности сферы, поскольку расположение лист-

³ Эти показатели, по-видимому, ниже фактического расстояния обнаружения кормовых объектов. Весной на Ангаре сразу же после прилета белые трясогузки находили мало корма. Пролетая над поверхностью льда на высоте 15—18 м они спускались за единичными веснянками, находящимися в 20—25 м от птиц. При обычных условиях, когда пища имеется в достаточном количестве, птицы не делают очень далеких бросков, так как потребность в корме удовлетворяется за счет добычи, находящейся гораздо ближе и не требующей повышенных энергизатрат для ее поимки.

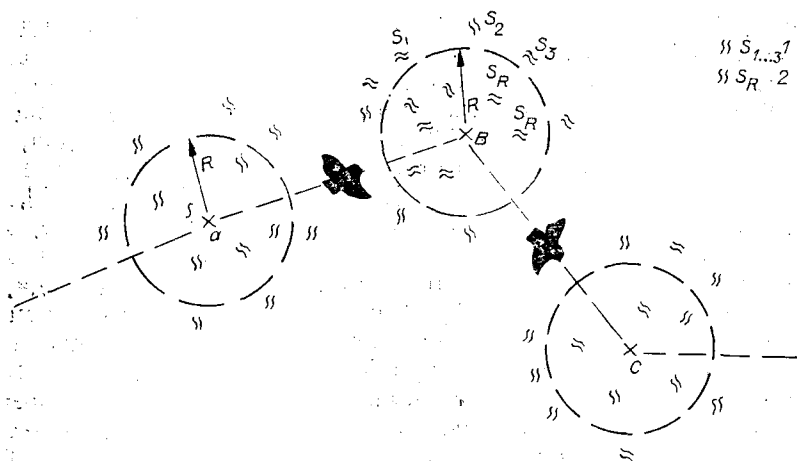


Рис. 2. Схематический разрез обследуемой птицами части кроны дерева.
1 — поверхность питания, находящаяся за пределами среднего расстояния обнаружения корма (R); 2 — осматриваемая поверхность питания.

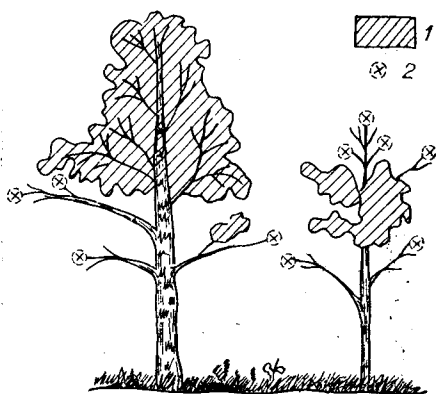
вы в кронах характеризуется более или менее значительной прерывистостью.

Количество кормовых объектов, обнаруженных птицей за единицу времени, определяется двумя группами факторов: во-первых, вероятностью того, что находящийся в поле зрения кормовой объект будет дифференцирован от фона как пищевой сигнал, во-вторых, количеством корма на поверхности питания, осматриваемой с одной точки. Этот показатель обычно пропорционален площади листы, ветвей или объему воздуха, которые можно осмотреть за единицу времени. Последнее обстоятельство не привлекало внимания исследователей и поэтому рассматривается более подробно.

Очевидно, в процессе кормодобывающей деятельности птицы стремятся к наибольшей ее эффективности [Royama T., 1970, Tullock G., 1971]. В качестве примеров, иллюстрирующих это положение, описывается преимущественное обследование поверхности питания, более богатой кормом [Smith J., Sweatman H., 1974; Smith J., 1974]. Однако в реальных ситуациях кормящиеся особи далеко не всегда располагают информацией об обилии пищи в разных местах. Особенно относится это к мигрантам. Кроме того, многие беспозвоночные проявляют склонность к рассредоточенному распределению, в связи с чем вероятность их обнаружения в разных точках оказывается примерно одинаковой. Хищническая деятельность естественных врагов в местах концентрации жертвы быстро снижает ее плотность до уровня средних показателей. В результате широко распространены ситуации, при которых корм рассредоточен по поверхности питания относительно

Рис. 3. Предпочитаемые места кормежки у птиц-«наблюдателей».

1 — части кроны, где птицы присаживаются редко; 2 — предпочитаемый наблюдательный пункт.



равномерно и птицы стремятся с одной точки осматривать возможно большую площадь. Это особенно хорошо заметно при наблюдениях за питанием мухоловок и горихвосток (рис. 3).

За весь период работ, когда птицы-«наблюдатели» ловили перемещающихся насекомых, нами было зарегистрировано более 1,3 тыс. встреч с мухоловкой-пеструшкой, серой мухоловкой и мухоловкой-белошейкой. При возможности выбора мест кормежки и равномерном распределении кормовых объектов всегда отдавалось предпочтение присадам, позволяющим осматривать возможно большее пространство. В таких случаях ствол дерева или ветви оказывались лишенными корма предметами. Они препятствовали осмотру воздушного пространства, в котором появлялись летающие насекомые.

При добыче в кронах деревьев малоподвижных беспозвоночных эта закономерность менее выражена, так как распределение кормящихся птиц определяется удобством передвижения по тем или иным ветвям. В то же время при недостатке пищи и неравномерном ее распределении наблюдаются кормежки в местах ее концентрации даже в случае неудобства их осмотра [Thorpe W. N., 1954; Alcock J., 1973].

Использование подобных малохарактерных мест кормежки или способов кормодобыывания наблюдается при повышенной потребности в корме. Так, в березовых колках Красноярской лесостепи при высокой численности клопов-щитников, концентрировавшихся на терминальных листьях тонких свисающих ветвей, эти насекомые использовались для ловли добычи большой синицей. Обследуя ветви и хватая насекомых, эти птицы трепетали в воздухе на одном месте. Такой способ добычи корма применялся только в период выкармливания птенцов. В другое время основным местом кормежки служили удобные для ловли добычи внутренние части крон.

Таким образом, полнота использования потенциально пригодной для кормодобыывания поверхности питания изменялась в зависимости от потребности птиц в пище.

В холодное время года при дефиците кормов, когда на добычу одного кормового объекта пухляки затрачивали до полутора-двух минут, четко выражено стремление к осмотру с одной точки воз-

Интенсивность использования контрольного корма (пушариев мух) на ветвях подроста в зависимости от густоты его произрастания

Места прикрепления семян	Размещено, шт.	Время наблюдений	Интенсивность изъятия, % в сут.
--------------------------	----------------	------------------	---------------------------------

Красноярская лесостепь, подрост сосны

Густая куртина подроста, более 30 экз. на 100 м ² (на опушке в месте концентрации птиц)	250	Ноябрь — январь	17—35
Однородный древостой с подростом средней густоты (5—7 экз. на 100 м ²).	150	Декабрь	2,1—4,8
На единичном подросте в том же древостое (менее 1 экз. на 100 м ²)	200	»	0,3—0,7

Нижнее Приангарье, подрост осины

В густых куртинах подроста в низкоствольном древостое	150	Октябрь	8,5—16,0
На единичном подросте в том же древостое	150	»	0,4—1,0

можно большей поверхности питания. Это может быть проиллюстрировано данными о скорости изъятия контрольного корма, расположенного в разных местах (табл. 1).

Очевидно, в густых куртинах с одной точки птицы осматривают большее количество ветвей. Это обстоятельство делает такие места кормежки предпочтительными и обуславливает повышение скорости изъятия корма. То что в зимнее время в обычных ситуациях синицы отыскивают не непосредственно корм, часто мало-заметный, а свидетельствующие о возможном его присутствии сигналы (поврежденные ветви, сухие листья и т. п.), не меняет существа дела.

В какой-то мере более густые куртины привлекают птиц и своими высокими защитными свойствами. Однако под пологом древостоя это вряд ли может иметь решающее значение. Так, в конце зимы, когда начинает вытаивать попавший на снег корм (семена и беспозвоночные), синицы регулярно используют единичные экземпляры подроста для осмотра с них поверхности снега.

В течение всего года изменяется поверхность питания птиц-кронников и возможность обнаружения находящихся там кормовых объектов. Крупные закономерные сдвиги, связанные с фенологическими явлениями, вызывают соответствующие ежегодно повторяющиеся реакции перелетов (рис. 4).

Зимой после установления глубокого снежного покрова почти единственной поверхностью питания птиц-кронников становятся ветви и стволы. Имеющихся там беспозвоночных, как правило, трудно обнаружить, и птицы их отыскивают, осматривая с близкого расстояния наиболее характерные укрытия. Исключения

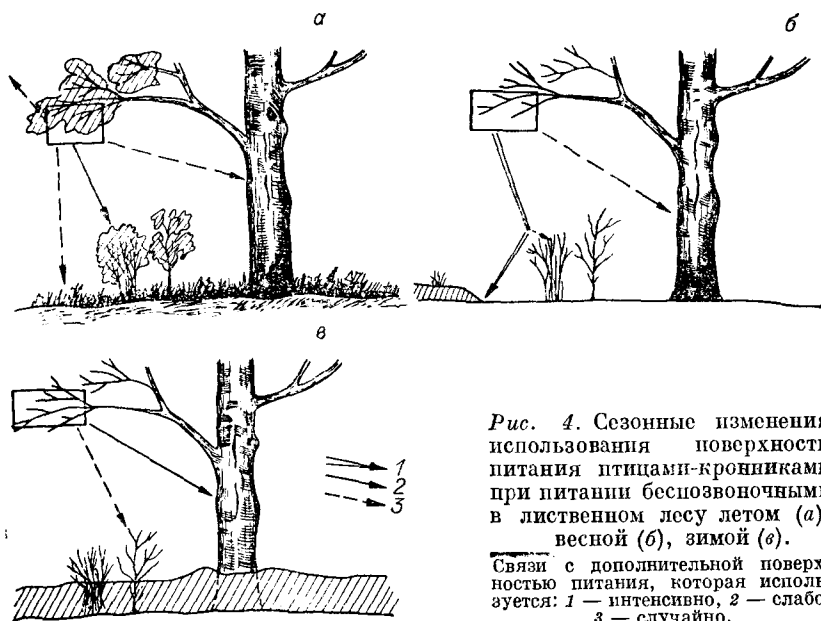


Рис. 4. Сезонные изменения использования поверхности питания птицами-кронниками при питании беспозвоночными в лиственном лесу летом (а), весной (б), зимой (в).

Связи с дополнительной поверхностью питания, которая используется: 1 — интенсивно, 2 — слабо, 3 — случайно.

составляют гусеницы, зимующие в паутинных гнездах, прочные коконы, прикрепленные к концам тонких ветвей, опушенные яйцекладки. Фактором, ограничивающим потребление этих кормов, служат надежные защитные приспособления, реализация которых невозможна без повышения заметности.

В начале весны, когда почва еще покрыта снегом, интенсивно используется хорошо заметный вытаивающий корм. После появления проталин здесь находятся основные места кормежки, причем отыскивают там птицы как беспозвоночных, так и семена. Беспозвоночные в это время малоподвижны и визуализация их осуществляется с небольшого порядка 20—30 см, расстояния. С началом вегетации совпадает увеличение подвижности и заметности добычи, многие насекомые и пауки в это время покидают укрытия и ведут открытый образ жизни. По мере развития живого напочвенного покрова повышаются его защитные свойства для беспозвоночных, и птицы-кронники все реже используют поверхность почвы, кормясь почти исключительно на ветвях.

В течение лета и вплоть до первых заморозков кроны деревьев и кустарников остаются основным местом кормодобывания. Много насекомых при теплой погоде птицы ловят в воздухе. Осенью мертвый напочвенный покров используется слабо. Это объясняется увеличением количества свежееопавшей листвы, которая сильно затрудняет отыскивание пищи.

В хвойных лесах закономерности несколько иные. Прежде всего там не происходит такого резкого, как в лиственных насаж-

дений, сокращения поверхности питания в кронах, хотя количество беспозвоночных сильно уменьшается. Кроме того, не только весной, но и осенью мертвый напочвенный покров регулярно используется кронниками как место кормежки. Особенно относится это к посадкам из теневыносливых темнохвойных пород, где травянистая растительность развита слабо.

Таким образом, возможность обнаружения птицами того или иного количества беспозвоночных зависит от многих факторов. Помимо наиболее очевидной связи возможности обнаружения добычи с ее заметностью, в узком смысле слова, существенное значение имеют ситуационные обстоятельства: удобство передвижения в процессе кормодобыwania, величина поверхности питания, доступной для осмотра с одной точки.

Эти ситуационные обстоятельства приводят к тому, что в лесу всегда имеется более или менее значительная поверхность, которая, несмотря на наличие на ней беспозвоночных, нерегулярно осматривается птицами.

Как же может быть осуществлена количественная характеристика параметра α ? Его прямая оценка пока нереальна, т. е. нельзя сказать, какое количество кормовых объектов в некотором объеме среды обнаружено птицами, а какое — пропущено. Однако возможно получить показатель, характеризующий вероятность обнаружения основных кормов в объеме среды V за время τ .

Этот показатель равен

$$n'_\tau = \frac{4\pi R^3}{3Vt_R},$$

для одной особи или для M видов из m особей:

$$n'_{\tau,m} = \frac{\sum_{i=1}^m \frac{4}{3} \pi R_i^3 \frac{\tau}{t_{R,i}} m_i}{V_\tau}, \text{ или } n'_{\tau,m} = \frac{\sum_{i=1}^m 4\pi R_i^3 \tau m_i}{3V_\tau t_{R,i}}, \quad (3)$$

где $n'_{\tau,m}$ — вероятная доля обнаруженного потребителями корма в объеме среды V_τ ; V_τ — объем среды, в которой в течение времени τ протекает кормодобывающая деятельность птиц; t_R — время, за которое одна особь, находясь в одной точке, обследует сферу с радиусом R ; R — среднее расстояние броска за добычей; τ — длительность кормодобывающей деятельности. Время, затрачиваемое на перемещение от одной точки до другой, не учитывается. Таким образом, показатель $n'_{\tau,m}$ представляет собой отношение обследованного птицами за время τ объема среды к общему ее объему. Эта формула пригодна для оценки вероятности обнаружения основных кормов, так как именно они определяют параметры t_R и R .

Для получения конкретных данных, характеризующих перечисленные переменные, нужны материалы по учету численности

птиц и их видовому составу, расстоянию бросков за добычей и скорости обследования среды. Сведения об ее объеме, или поверхности, могут быть взяты из литературы по биологической продуктивности лесов [Поздняков Л. К. и др., 1969; Протопопов В. В., 1975].

Данные о видовом составе и численности насекомоядных птиц имеются для большей части лесных формаций. Расстояние, с которого птицы обнаруживают разные кормовые объекты, устанавливается при прямых визуальных наблюдениях, равно как и величина t_R . На основании литературных данных и собственных наблюдений, получены материалы о вероятности обнаружения (использования) птицами корма на разных элементах биотопа. Они рассматриваются при анализе биоценотического значения птиц (см. гл. VII).

Доступность обнаруженного корма. Трактруется широко и также понимается как пригодность, экологическая целесообразность использования тех или иных кормовых объектов. Зависит от двух групп факторов: состояния охотящейся птицы, которое определяет попытку захвата обнаруженного корма и влияет на вероятность успеха этой попытки; свойств добычи и конкретной экологической обстановки, от которой зависит вероятность ускользания атакованного объекта. Эти факторы связаны между собой. Птицы быстро запоминают малодоступные виды жертв и те ситуации, при которых вероятность захвата корма незначительна. В таких случаях обычно не предпринимается попыток овладения легко ускользающей добычей.

Общеизвестно, что птицы предпочитают знакомый корм [Лэк Д., 1957; Tinbergen L., 1960; Allen J., 1974; Muller H. C., 1974]. Образ «знакомого корма» формируется на основании достаточно широкой генерализации [Rabinowich V., 1968, 1969; Corringer R. F., 1969; Lea R. G., Turner J. R., 1972]. Кроме того, способность различать мимикрирующих насекомых свидетельствует о высоком уровне дифференцировки сходных сигналов [Fry C. H., 1969]. Как дифференцировка, так и генерализация определяются их биологической целесообразностью. Птицы-орнитофаги, жертвы которых не обладают присущими ядовитым насекомым свойствами, охотно преследуют добычу, отличающуюся от обычных жертв [Pielowski Z., 1959]. По нашим наблюдениям, пробные клевки незнакомых объектов — обычное явление, которое наблюдается не только у молодых, но и у взрослых особей. Исходя из общебиологических соображений, можно допустить, что уровень генерализации определенных сигналов, как несомненно кормовых, зависит от частоты ошибок и их последствий. Например, Н. Тинберген (1970) указывает на значительную генерализацию опыта при использовании птицами привлекательной добычи — гусениц пядениц. В результате подобной генерализации птицы клевали даже веточки, похожие на гусениц. По нашим наблюдениям, трясогузки чаще клевали имитирующие гусениц полоски

пластилина с темной «головой», чем пластилиновые шарики такого же цвета. С другой стороны, летом дятлы одинаково охотно поедали как целых, так и деформированных жуков (с оторванными надкрыльями, головой и т. п.).

Под Красноярском в период лета ивовой волнянки мы отметили два случая «нападения» домовых воробьев на белые перья, размеры которых были сопоставимы с размерами бабочек. Птицы, захватив в клюв перо, ударяли им о землю точно так же, как это делали, обрабатывая волнянок, которых ели только с оторванными крыльями. В этом случае генерализация была особенно значительной.

Очевидно, захват в клюв таких индифферентных объектов, как веточки, пластилин или перья, серьезных неприятностей птице причинить не может. Иная картина наблюдается при попытках нападения на хорошо защищенных жертв, в частности жалящих насекомых. В таких случаях биологическое значение правильной дифференцировки существенно возрастает.

Ранее мы уже отмечали, что птицы стремятся к максимальному повышению эффективности кормодобывания. Оно достигается как при попытках захвата всех обнаруженных кормовых объектов, так и при избирательном потреблении знакомого корма. Предпочтение того или иного способа кормодобывания зависит от уровня специализации птиц и эффективности защитных реакций жертв. Чем она выше, тем труднее добывать менее специализированным видам пернатых таких беспозвоночных. В последнем случае попытки захвата труднодоступного корма привели бы к непроизводительным затратам сил и времени. Эти общие соображения помогают понять происхождение тех условнорефлекторных и ассоциативных связей, которые управляют поведением птиц в процессе кормодобывания. Конкретными же данными о мотивационном состоянии охотящихся особей мы обычно не располагаем.

Несомненно, очень голодные птицы пытаются захватить менее пригодные в пищу или малодоступные корма. Кроме того, недостаточный опыт молодых особей также обуславливает более частые попытки таких захватов [Владышевский Д. В., 1975]. Поскольку состояние птицы обычно неизвестно, о нем приходится судить по косвенным признакам. Характерно в этом отношении следующее наблюдение. На Карпатах во второй половине августа — начале сентября горные коньки регулярно кормились у верхней границы леса вокруг животноводческих построек. В составе кормов взрослых и молодых птиц непрелюбимые корма — личинки щавелевого листоеда — встречались в разном количестве (табл. 2).

Как жуки, так и личинки имелись в избытке: в сумме тех и других до 180 экз/м².

Трудно предположить, чтобы молодые птицы не были знакомы с качеством такого массового корма. Скорее всего его использование было вынужденным в связи с меньшей приспособленностью

Т а б л и ц а 2

Частота встреч личинок и жуков щавелевого листоеда в желудках горного конька

Птицы	Просмотрено желудков, шт.	Встречено жуков		Встречено личинок	
		в одном желудке, шт.	желудков с жуками, %	в одном желудке, шт.	желудков с личинками, %
Взрослые . .	15	1,2	71	0,7	53
Молодые . . .	27	2,7	100	1,8	94

молодых особей к добыче более привлекательных, но менее доступных насекомых.

Подобные явления распространены широко. В Нижнем Приангарье неурожай кедровых орехов обусловил поедание кедровками жалающих перепончатокрылых, мышевидных грызунов, семян травянистых растений. В Беловежской пушче при засухе резко возросло поедание бекасами и дупелями детрита, на Карпатах при неурожае семян бука и ели синицы использовали менее привлекательные для них семена трав [Владышевский Д. В., 1974]. Следовательно, некоторые кормовые объекты, встречающиеся в желудках птиц даже в значительном количестве, могут быть отнесены к вынужденным кормам. В экологической литературе описан ряд таких явлений [Лэк Д., 1957; Наумов Н. П., 1963].

Часто причины более интенсивной добычи той или иной пищи достаточно очевидны, например поедание птицами массовых доступных насекомых — веснянок, ручейников, хрущей. Чаше объяснить предпочтительное использование того или иного корма можно только предположительно. Так, в современной литературе распространено представление о выборочном поедании более крупной добычи. Этой точки зрения придерживается Л. Тинберген [Tinbergen L., 1960]. Однако в природе, как справедливо отмечает Т. Рояма [Royama T., 1970], насекомоядные птицы редко сталкиваются с проблемой выбора, поскольку в поле их зрения обычно оказывается не более одного кормового объекта.

В ряде случаев обнаруженный корм, несмотря на то, что он служит основным, животные-потребители не пытаются захватить. Это явление редко имеет место у насекомоядных птиц. Его чаще можно наблюдать у видов-эврифагов при избыточной кормовой базе, когда поедаются наиболее привлекательные корма. Выбор того или иного объекта в этом случае определяется многими причинами (биохимическим свойством корма, аппетентным состоянием птицы, защитными свойствами мест кормежки). Отвергание кормов чаще всего определяется их низкой пищевой ценностью, причем в это понятие включается и наличие токсических соединений.

Интенсивность использования корма в разных частях кроны

Место расположения корма	Кормовой объект	Размещено объектов, шт.	Сроки наблюдений	Размер изъятия, % в сут.	Потребитель
<i>Красноярская лесостепь</i>					
Неохвоенные части сосны	Куколки муравьев	150	Сентябрь	6,8—18,2	Пухляк, большая синица
Охвоенные части ветвей	Тот же	150	»	0,8—3,6	Те же
Толстые ветви березы в 1—2 м от ствола	Пупарии мух	200	Июль — август	5,7—10,3	Большая синица, пухляк, поползень
Концы тонких ветвей на тех же деревьях	Тот же	150	Тот же	0,9—1,3	Большая синица, пухляк
Толстые ветви березы в 1—2 м от ствола	Клоны-щитники	100	Июль	3,9—5,8	Большая синица, поползень
Концы тонких ветвей	Тот же	100	»	0,1—0,4	Синицы
Толстые ветви березы	Семена сосны	150	Ноябрь — январь	4,2—12,1	
Концы тонких ветвей	Тот же	150	Тот же	0,0—0,1	?

Нижнее Приангарье

Неохвоенные ветви пихты на подросте	Куколки муравьев	150	Июль — август	4,0—6,6	Синицы
Охвоенные ветви пихты на подросте	Тот же	150	Тот же	0,7—1,2	»

Отличается от этих явлений механическая труднодоступность, она распространена очень широко и обусловлена разными причинами:

1. Свойством субстрата, населенного потенциальными жертвами. Для специализированных потребителей малодоступны беспозвоночные, обитающие под корой, в древесине, в галлах и т. п.

2. Наличием защитных оболочек у коконов, гусениц в паутинных гнездах, чехликах и т. п. Общественные насекомые (муравьи, осы, пчелы) активно защищают своих личинок и куколок, которые доступны лишь специализированным потребителям.

3. Ситуационными факторами, к которым относится местоположение кормовых объектов. Например, контрольные корма, помещенные на концы ветвей или среди густой хвои, менее доступны для птиц, чем те же объекты на голых толстых ветвях (табл. 3).

В данном случае пониженная доступность корма связана с неудобством обследования тонких свисающих ветвей или охвоен-

Вероятность ускользания различных насекомых при нападении из них птиц

Вид птиц	Вид или группа насекомых	Условия охоты	Вероятность ускользания, %
Белая трясогузка, молодые птицы	Черный пихтовый усач	Нападение на пролетающих жуков	100
Белая трясогузка	Мухи-саркофаги	Скопление мух по 30—80 экз/м ²	97—99
Серая мухоловка, горихвостка-лысушка	Различные летающие насекомые	В лесу среди растений	30—50
Большая синица, пухляк, московка, зяблик	Нелетающие и плохолетающие насекомые и их личинки	Те же	10—15
Белозобый дрозд, рябинник	Нелетающие, непрывающие насекомые и их личинки	На поверхности почвы с редкой растительностью	5—10
Трясогузка, свиристель	Веснянки, ручейники	Летающие насекомые	0,0

Примечание. Стопроцентное ускользание черного пихтового усача обусловлено ошибками молодых птиц, для которых эта добыча недоступна.

ных побегов, высокой вероятностью ускользания имеющейся там добычи.

Беспозвоночные постоянно перемещаются с одних частей растений на другие и становятся то более, то менее доступны птицам. Обычно эти перемещения происходят таким образом, чтобы минимизировать опасность нападения со стороны пернатых [Шаров А. Г., 1953; Рафес П. М., 1968].

К другой категории относится доступность, измеряемая вероятностью ускользания атакованной добычи. Это явление более изучено для хищников. Гораздо меньше данных имеется об ускользании добычи насекомоядных птиц. По нашим наблюдениям, этот показатель очень изменчив и в общем виде может быть охарактеризован следующим образом (табл. 4).

Большая часть мух в естественной обстановке ускользает, и отдельные их экземпляры оказываются добычей птиц лишь при особо благоприятных условиях охоты. Например, при скоплении большого количества насекомых на ограниченной площади.

При похолоданиях, подавляющих активность беспозвоночных, доступными оказываются все виды с локомоторными защитными реакциями. Фактором, лимитирующим их поедание, в этом случае становится заметность.

Трудно оценить вероятность ускользания насекомых, подвергающихся нападению в кроне дерева на значительной высоте. Такая защитная реакция, как падение, обычно оказывается успешной, поскольку птицы редко пытаются поймать падающую добычу. При некоторых экологических ситуациях это явление использу-

ется для кормодобывания, например при «отряхивании» хрущей врановыми птицами. Под Красноярском мы наблюдали сороку, которая трясла низкорослый подрост осины, ухватившись клювом за нижнюю ветку. После нескольких рывков птица подбирала упавший корм. Массовый характер там же носило «отряхивание» клопов-щитников домовыми воробьями. Эти птицы кормились вдоль опушек с огородом, вдоль дорожек, где обследовали нижние свисающие ветви берез и подбирали с земли упавших насекомых. Характерно, что воробьи отдавали хорошо выраженное предпочтение тем деревьям, ветви которых находились над обнаженной почвой и упавшие клопы были более заметны.

В целом общей эволюционно сложившейся закономерностью является высокое совершенство локомоторных реакций у беспозвоночных, долгое время живущих на доступной птицам поверхности питания и не имеющих биохимической или морфологической защиты.

Другие параметры, определяющие условия питания птиц. При питании беспозвоночными на ветвях деревьев и кустарников показатели α и β очень изменчивы, что затрудняет оценку трофической обстановки. В таких случаях, особенно при разнообразной кормовой базе, более надежной характеристикой условий питания служит общее обилие кормовых объектов $\left(\frac{N}{V_t}\right)$. Используя

его для оценки трофической обстановки в древостоях с разным количеством беспозвоночных, удалось получить довольно четкую зависимость численности птиц от богатства энтомофауны [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974; Владышевский Д. В., 1974].

Для оценки условий питания важное значение имеют представления Н. И. Калабухова (1946) об энергобалансе животных. В последнее время неоднократно обращалось внимание на широкое распространение ситуаций, при которых добытый корм не компенсирует энергозатрат на кормодобывание [Шварц С. С., 1967; Юргенсон П. Б., 1973; Абатуров Б. Д., 1975]. Количественная характеристика таких ситуаций представляет значительные трудности. Ряд соответствующих примеров, относящихся к птицам и копытным, приведен во II части.

При прочих равных условиях отрицательный баланс кормодобывающей деятельности может быть вызван как высокой дисперсностью распределения беспозвоночных по поверхности питания, так и большим расстоянием между местами кормежки. Чем больше в единице объема удобных для кормежки птиц необлиственных ветвей, тем интенсивнее используются имеющиеся на них корма (см. табл. 1).

Условия питания зависят от такого специфического явления как соотношение обилия кормовых объектов и ложных пищевых сигналов. На проверку последних животные вынуждены тратить много времени и энергии. Источником таких сигналов служат объекты, утратившие пищевую ценность, — скелеты насекомых,

Использование беспозвоночных в разное время года в зависимости от обилия ложных сигналов

Кормовой объект	Место размещения	Размещено объектов, шт	Использование, % в сут-ки	Сроки наблюдений
Пупарии мух-саркофагов	Стволы березы	100	2,7—8,8	Ноябрь
Семсна сосны	» »	200	3,1—12,0	»
Жуки-щелкуны, по размерам и окраске сходные с пупариями	» »	100	0,3—0,7	»
Другие охотно поедавшиеся летом жуки (долгоносики, короеды)	» »	150	0,4—0,6	»
Поврежденные (без голов, надкрылий и т. п.) усачи рода <i>Strongalia</i>	Стволы сосны и осины	100	5,9—8,7	Июнь-июль
Те же усачи, целые	То же	100	2,8—5,6	Те же

пустые яйцекладки, коконы, из которых вышли имаго и т. п. Безрезультатные попытки использования такого «корма» ведут к постепенному угасанию условнорефлекторной связи с ним как пищевым сигналом. Закономерности, управляющие этим процессом в естественной обстановке, проиллюстрированы табл. 5. Незначительная интенсивность использования жуков в холодное время года объясняется затормаживанием условнорефлекторной связи с ними как кормовыми объектами. Это вызвано миграцией живых насекомых в укрытия и увеличением относительной частоты встреч открыто расположенных остатков добычи пауков — хитиновых скелетов, которые не представляют кормовой ценности. По-видимому, птицы в конце концов совершенно перестают на них реагировать, так как к весне сохраняется значительное количество таких «кормовых объектов» — до 0,1—0,2 шт. на 10 пог. м стволов. В то же время такой привлекательный корм, как пупарии мух, при их открытом размещении на стволах в течение зимы использовался полностью. Этот корм пауками не используется и с остатками их добычи, очевидно, не ассоциирует. Летом, когда основная масса жуков представлена годными в пищу особями, даже поврежденные насекомые использовались так же интенсивно, как и целые.

В начале зимы птицы затрачивали некоторое время на «переобучение», в результате которого ряд внешних раздражителей теряет значение кормовых сигналов. В данном случае это не заняло много времени в жизни пернатых, поскольку рассматриваемое явление носит четко выраженный сезонный характер. По отношению к другим кормам, в частности, беспозвоночным, закончившим репродуктивный цикл, имеет место несколько иное положение. Насекомые в отличие от других животных после откладки яиц сохраняют минимальное количество питательных веществ

и неохотно поедаются птицами. Однако отличить такие экземпляры от полноценных, по-видимому, гораздо сложнее, чем использованных пауками насекомых от живых беспозвоночных.

* *

*

Ветви деревьев и кустарников, принципиально отличаясь как места кормодобывания от других элементов биотопа, сами характеризуются значительной неоднородностью. В результате птицы поедают беспозвоночных, находящихся в местах, неудобных для кормежки птиц, в небольшом количестве. Увеличение интенсивности использования этого корма происходит при повышенной потребности птиц в пище.

Зависимость заметности от доступности в эволюционном плане является «викарирующим» свойством. Жертвы, которые могут быть легко обнаружены потребителями, для них малодоступны. Обратная зависимость, т. е. повышение заметности при пониженной доступности, необязательна.

Обе переменные варьируют в больших пределах, их значение меняется от 1 до 0 и снижается при увеличении времени, в течение которого беспозвоночные могут использоваться птицами.

Изменение условий питания в кронах деревьев и на других ярусах растительности вызывает сезонные и ситуационные смены мест кормежки у птиц-кронников. Для последних это имеет большое положительное значение, так как облегчает переживание малокормных периодов.

ПОТРЕБЛЕНИЕ В КРОНАХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ СЕМЯН И СОЧНЫХ ПЛОДОВ

Семена, находящиеся в кронах деревьев, обычно собраны в соплодия, у анемохорных видов снабжены придатками, после созревания приобретают буроватую окраску, часто остаются на ветвях после опадения листьев. В результате этот корм отличается высокой заметностью. Защитными приспособлениями против поедания позвоночными у семян служат придатки и оболочки в отдельных случаях — сочная мякоть плодов.

Перечисленные обстоятельства определяют роль параметров, входящих в приведенную ранее формулу (1, 2). Заметность семян не является фактором, ограничивающим их потребление на деревьях и кустарниках. В то же время доступность играет важную роль.

Доступность. Значение этого фактора определяется приспособленностью животных к питанию семенами. Прочные оболочки, окружающие семена, могут разрушаться специализированными видами, особенно многочисленными в тропических лесах [Cor-

пер Е. Л., 1954; Воронов А. Г., 1966; и др. Широко известны приспособления к питанию семенами у клестов, кедровки, большого пестрого дятла, поползня, белки и др. Для пернатых наиболее доступны кедровые орехи, семена бука, ели, лиственницы. Совершенно недоступны для специализированных потребителей находящиеся в шишках семена сосны. Твердой оболочкой окружены семена граба. У ряда широколиственных пород (липы, кленов, ясени, ильмовых) оболочки семян сравнительно тонкие и поэтому легко могут быть разрушены многими животными. Тополя, ивы, березы плодоносят часто и обильно. Их мелкие семена или вовсе не имеют потребителей среди позвоночных, или используются в небольшом количестве. Тонкие защитные оболочки вокруг этих семян не могут служить надежной защитой от птиц и млекопитающих. Препятствуют потреблению этих кормовых объектов их мелкие размеры и трудность отделения эндосперма от придатков. В других случаях эффективность механической защиты семян против позвоночных также варьирует в больших пределах. Важную роль она играет для немногих пород — сосны, граба, маньчжурского ореха. По-видимому, прочность оболочек возрастает на южной периферии ареала многих деревьев, где многочисленны позвоночные-полифаги. Последние могли бы использовать значительное количество зачатков при отсутствии у них защитных приспособлений и достаточной питательности.

Поедая семена, птицы часто оставляют нетронутыми окружающие их оболочки и придатки. Эти оболочки сохраняют сигнальное значение и подвергаются осмотру. После потребления основной массы зачатков непроизводительные затраты времени на проверку таких ложных сигналов значительно возрастают. Мы наблюдали это явление при питании синиц буковыми «орешками», осмотре еловых шишек, из которых уже извлечены семена. Последние в большом количестве бывают пустыми из-за повреждений насекомыми или по другим причинам [Заборовский Е. П., 1962]. В результате возможность использования сохранившихся целых семян резко снижается.

У многих анемохорных пород зачатки прочно срослись с придатками и их сложно отделить неспециализированным потребителем (врановым, голубям, тетеревиным). Заглатывание семян вместе с крылатками наблюдается редко. Эта особенность строения, по-видимому, имеет защитное значение и наблюдается у пород с ранними сроками опадения семян. Если между опадением и прорастанием проходит немного времени, что характерно для сосны, зачатки отделяются от придатков очень скоро, в течение 1—2 дней. Это также имеет определенное адаптивное значение, так как крылатки способствуют «зависанию» семян в подстилке.

По нашим наблюдениям, птицы, питающиеся семенами ягодных растений, неохотно добывают зачатки из более крупных плодов с толстым слоем мякоти. Особенно выражена эта закономерность в холодное время года, когда смерзшаяся мякоть с трудом

поддается разрушению. Так, снегири выклевывали семена яблок при диаметре яблок до 10 мм и почти не использовали их при увеличении размеров плодов более 18 мм.

Ускользание зачатков по сравнению с механической или ситуационной труднодоступностью имеет гораздо меньшее значение. Наблюдается ускользание при разрушении или сотрясении соплодий кормящимися птицами, в результате чего семена высыпаются. Птицы, как правило, подбирают их только со снега, где этот корм хорошо заметен. На снег птицы перемещаются с низкорослых, высотой до 1—2 м кустов, но не из крон деревьев верхнего яруса. Таким образом, птицы-кронники в дальнейшем почти не используют семена, вытряхиваемые в процессе кормежки, или тераемые шишки.

Другой путь ускользания заключается в потере, выскальзывании семян с гладкой оболочкой. Теряют семена и птицы, и млекопитающие редко. Гораздо чаще потерянными оказываются шишки или сочные плоды.

Другие параметры. Среди других параметров наибольшее значение имеет обилие семян в кронах деревьев, что и определяет условия питания специализированных птиц-семяеда. Периодичность плодоношения и факторы, влияющие на его обилие, рассмотрены многими авторами [Заборовский Е. П., 1962]. Меньше данных опубликовано о сроках опадения семян, сильно варьирующих у одних и тех же пород [Новиков Г. А., 1959].

Количество этого корма в кронах быстро возрастает в конце лета. Повышение его доступности для неспециализированных потребителей связано с растрескиванием окружающих зачатки оболочек. У бука и кедровых сосен это происходит осенью, варьируя в зависимости от местных условий, у сосны обыкновенной — весной. Сокращение запасов идет по-разному и определяется темпом опадения и его сроками. Долго сохраняются в кронах семена ели, граба, сосны. При ограниченных урожаях животные-потребители быстро растаскивают привлекательные корма — орехи кедра, буковые орешки, желуди, и среди причин, определяющих обилие семян, этот фактор приобретает решающее значение.

Общей закономерностью является повышение урожаев в насаждениях старших возрастов, выспших классов бонитета.

Использование сочных плодов. Эти корма по своим свойствам во многом сходны с семенами. И те и другие в кронах деревьев хорошо заметны и почти не способны к ускользанию. Основное отличие заключается в отсутствии у сочных плодов приспособлений, направленных против поедания позвоночными. С другой стороны, различия в размерах, биохимическом составе, консистенции обуславливают разную пригодность этого корма для потребителей. Его избирательное использование иллюстрируют на примере птиц следующие данные (табл. 6).

Приведенная таблица может быть дополнена обширными литературными данными об использовании птицами ягод [Птицы

Предпочтение птицами различных видов сочных плодов

Кормовые растения	Предпочитаемость данного корма, баллы	Места наблюдений
Можжевельник	Свиристель (4), рябинник (2), деляба (2), тетерев (3)	Брестская обл., сосняк-беломошник
»	Тетерев (4), свиристель (3), деляба (3 весной), рябинник (2)	Карпаты, субальпийский луг
Тисс ягодный	Рябинник (5), певчий и черный дрозды (4), свиристель (5), сойка (4)	г. Львов, ботанический сад
Яблоня	Свиристель (4), рябинник (4), сойка (2), ворона (3)	Окрестности Красноярска
Бирская Груша лесная	В кронах потребление плодов отмечено	Киевская обл., широколиственные леса
Рябина	Свиристель (5), все виды дроздов (5), рябчик (4), сойка (3)	Карпаты, Прикарпатье, повсеместно
»	Рябчик (5), все дрозды, кроме пестрого (5—4), свиристель (4), сойка (3), большая горлица (3), кукушка (2)	Нижнее Приангарье, повсеместно
Черемуха	Все дрозды (5—4), свиристель (4), рябчик (2)	Карпаты, субальпийский пояс
»	Все дрозды кроме пестрого (4—3), рябчик (3), свиристель (2), большая горлица (2)	Нижнее Приангарье, поймы рек
Боярышник	Все дрозды (5—4), свиристель (4), сойка (3), сорока (2), седой дятел (2)	Киевская обл., широколиственные леса
Амурский бархат	Свиристель (5), рябинник (4), седой дятел (4), сойка (2)	Окрестности Киева, дендропарк
Бузина красная	Все птицы, в питании которых отмечены ягоды, более охотно — мелкие воробьиные	Киевская обл., широколиственные и смешанные леса
Бузина бирская	То же	Нижнее Приангарье
Снежноягодник белый	Поедание ягод не отмечено	Парки Киева и его окрестности
Черешня	Скворец (5), сорока (4), сойка (4), ворона (2)	Прикарпатье, лиственные леса
Омела	Свиристель (5), деляба (2)	Киевская обл., повсеместно

Советского Союза, 1954; Möhring G., 1957; Образцов Б. В., 1961; Прокофьева И. В., 1963; Владышевский Д. В., 1964; Нечаев А. П., Нечаева В. А., 1969; Borowski S., 1966; Olney P., 1966]. Анализ этих материалов свидетельствует о следующих закономерностях потребления сочных плодов (или подобных им образований у голосемянных).

1. Наиболее разнообразные ягодные корма используют специализированные плодоядные птицы, в частности свиристель. Он поедает все перечисленные в таблице виды ⁴. Наибольшая изби-

⁴ Отсутствие свиристеля среди потребителей черешни и груши объясняется ранними сроками опадения ее плодов, задолго до прилета этих птиц.

Таблица 7

Использование птицами ягод, размещенных в разных местах. Нижнее Приангарье

Ягоды	Всего размеще- но, шт.	Использование, % в сутки	
		на толстых ветвях	на концах тонких ветвей
Бузины сибирской	1120	34—100	0,0—4,8
Красной смороди- ны	540	48—70	0,0—3,9
Брусники	610	18—47	0,0—2,2

рательность отмечена при питании ягодами неспециализированных птиц. Так, в составе кормов седого дятла зарегистрировано два вида ягод, большого пестрого дятла и серой мухоловки — только красная бузина.

К предпочитаемым птицами кормам относятся ягоды рябины, бузины, боярышника, к неохотно поедаемым — снежноягодник, можжевельник, омела. Из видов, не упомянутых в таблице, — кизильник, бересклеты, крыжовник. Как правило, птицы не едят замерзшие до консистенции льда ягоды красной смородины, калины.

Использование сочных плодов отчасти зависит от механических свойств ветвей на плодоносящих деревьях. По наблюдениям А. П. и В. А. Нечаевых (1969), интенсивное потребление плодов аралиевых связано с удобством передвижения птиц по прочным побегам этого растения. Нами в условиях полевого эксперимента получены данные, подтверждающие важность механических свойств субстрата, на котором находятся плоды (табл. 7).

Наблюдения проводились в год неурожая ягод, когда имевшиеся в природе запасы этого корма были использованы на 60—80% (во второй половине августа 1971 г.).

Удобство кормодобывания, определяя последовательность поедания плодов, не оказывало определяющего влияния на общий уровень его потребления. При дефиците этих кормов они были использованы даже при размещении в самых неудобных для кормодобывания местах.

ПОТРЕБЛЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, НАХОДЯЩИХСЯ НА СТВОЛАХ, ПОД КОРОЙ, В ДРЕВЕСИНЕ

Птицы и реже млекопитающие собирают корм с поверхности стволов и толстых сучьев, а также из-под коры и древесины. Условия питания на стволах и толстых сучьях определяются теми же

Таблица 8

Интенсивность использования дятлами личинок усачей в Нижнем Приангарье в зависимости от плотности заселения стволов, %

Порода	Место наблюдений	Плотность заселения стволов	
		1—4 на 0,1м ²	10 и более на 0,1м ²
Пихта	Пойменное елово-пихтовое насаждение	41	51
»	Водораздельный пихтач	56	60
»	Усыхающая после поражения шелкопрядом темнохвойная тайга разнообразного породного состава	20	43
Ель	Различные участки темнохвойной тайги	32	35

факторами, что и в других частях крои деревьев. Основные отличия заключаются в следующем.

Заметность. В отличие от кронников, которые могут осматривать поверхность питания с самого разного расстояния и, оптимизируя его, обеспечивать тем самым наиболее высокую эффективность кормодобывания, древолазы вынуждены обследовать поверхность стволов и толстых ветвей с небольшого постоянного расстояния, определяемого сантиметрами. Это обеспечивает обнаружение всего имеющегося в полосе обследования корма независимо от его заметности. Например, в Нижнем Приангарье в теплое время года большие пестрые дятлы с одинаковой скоростью ($4,2 \pm 0,3\%$ в сутки) изымали со стволов сосны и осины как пупарии мух-саркофагов, так и усачей рода *Strongalia*. Пупарии были бурого цвета и их размеры в 2,7—3,8 раза уступали величине усачей. Несущественными были различия также в скорости изъятия семян разной заметности. У семян с целыми крылатками: 12,6—24,6% изъятия в сутки, укороченными вдвое: 5,5—26,5 и лишенных крылаток: 3,0—21,7% в сутки. Опыт проводился поздней осенью в местах концентрации птиц под Красноярском. Следовательно, для представителей рассматриваемой группы пернатых размеры и контрастность открыто расположенных кормовых объектов не имеют такого большого значения, как для птиц-кронников. Это положение нельзя распространять на вероятнос ь обнаружения кормов, расположенных скрытно под корой, в древесине, под лишайниками и т. п.

Механизм обнаружения некоторых скрытно расположенных объектов с помощью «выстукивания» не вполне ясен. По материалам наших наблюдений, интенсивность изъятия желтой личинок усачей рода *Monochamus* мало зависела от плотности населения последними стволов пихты и ели (табл. 8).

Таблица 9

Изъятие дятлами личинок усачей рода *Monochamus* на различных древесных породах и разных частях дерева, Нижнее Приангарье

Порода	Обследовано деревьев	Изъято за период развития, %	
		со стволов	с ветвей
Пихта . . .	393	57	—
Ель . . .	87	31	—
Кедр . . .	86	30	0,6
Сосна . . .	145	28	3,4

Приведенные цифры указывают лишь на тенденцию увеличения интенсивности использования личинок усачей на стволах с более высокой плотностью заселения.

Доступность. Доступность беспозвоночных, добываемых на стволах птицами-древодолазами, определяется двумя группами факторов: удобством передвижения по поверхности питания и местом распо-

ложения добычи. Сохраняет свое значение биохимическая защита. Роль активного ускользания несколько снижается, поскольку основная масса встречающихся на стволах беспозвоночных сравнительно малоподвижна и после обнаружения птицами становится их добычей.

Удобство кормежки на стволах деревьев прежде всего зависит от свойств коры. Если она гладкая, скользкая, не только менее приспособленные к кормежке на стволах синицы, но даже специализированные виды (поползень, пищуха) обследуют такие деревья неохотно. Особенно заметно это по отношению к верхней части стволов сосны, покрытых тонкой, легко отслаивающейся корой. Так, при хронометраже кормодобывающей деятельности поползней отмечено, что в 185 случаях птицы кормились в нижней части дерева и только в 18 — в верхней. Соотношение между суммарным временем кормежки на верхних и нижних участках ствола было такого же порядка — соответственно 92 и 8%.

Зимой почти для всех птиц недоступны нижние закрытые снегом части стволов. В глубокоснежных районах с низкорослыми насаждениями это уменьшает поверхность питания древодолозов на 15—20%. Снижение доступности кормов и ухудшение условий передвижения происходит при гололедице, ведущей к обмерзанию деревьев. Естественно, что расположенные под снегом или слоем льда кормовые объекты почти недостижимы. Чередование оттепелей и заморозков, снегопадов и ветров, сдувающих кучту, ведет к изменению величины доступной птицам поверхности питания.

Для дятлов, питающихся насекомыми-ксилофагами, определяющее значение имеют место расположения добычи и прочность окружающей ее коры и древесины. Почти недоступны для этих птиц личинки в стволах твердолиственных пород (при отсутствии гнилей). Прочность древесины имеет важное значение даже при кормежке на близких по механическим свойствам хвойных породах (табл. 9).

Максимальное изъятие отмечено на пихте, древесина которой отличается наименьшей твердостью (Ванин С. Н., 1949). Ее стволы разрушаются дятлами особенно сильно. При анализе распределения расклеванных ходов на различных частях ствола и на разных деревьях отмечено почти полное отсутствие следов кормежки птиц у основания сучков, на свильеватых стволах и в подобных местах с более прочной древесиной. Низкий процент изъятия личинок на ветвях объясняется скорее всего неудобством их обследования таким крупным дятлом, как желна, — основной потребитель этого корма.

Обилие корма по сравнению с другими параметрами, определяющими условия питания, имеет особенно большое значение. Беспозвоночных, находящихся на поверхности стволов, поедают как специализированные птицы-древолазы, так и некоторые кронники. Из-под коры и древесины добывают пищу почти исключительно дятлы. В отличие от кронников древолазы являются более специализированными птицами. Условия их питания определяются не столько общей производительностью лесных формаций, сколько количеством специфических кормовых объектов и их доступностью. Так, используя в качестве показателя трофической обстановки численность и биомассу этих птиц, можно отметить следующую закономерность. На Карпатах в перестойном буковом древостое на 100 га было отмечено среднегодовая плотность населения дятлов, питающихся насекомыми-ксилофагами, равная 1,7 экз. (222 г). В расположенном рядом еловом древостое такого же возраста — 2,7 экз. (531 г.). По литературным данным [Равкин Ю. С., Лукьянова И. В., 1976], и нашим наблюдениям [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1976], в лесах Сибири в темнохвойной тайге численность этих птиц гораздо выше, чем в мелколиственных лесах. В этих случаях различная плотность населения дятлов определялась разным количеством доступных кормов. В случаях, когда доступность последних не менялась, между их обилием и численностью этих птиц была прямая зависимость [Владышевский Д. В., 1974, 1975].

Другая особенность беспозвоночных, обитающих под корой и в древесине, — слабо выраженные сезонные изменения степени заселения субстрата. Поэтому среди древолазов почти нет перелетных форм.

* *

*

Стволы деревьев являются одним из наиболее стабильных по условиям питания элементов биотопа, где регулярно кормится небольшая группа специализированных насекомоядных птиц. Флуктуации их кормовой базы зависят от численности насекомых-ксилофагов. При благоприятной трофической обстановке видовое разнообразие птиц-потребителей этого корма возрастает, главным

образом за счет мелких воробьиных. В целом нагрузка на эту поверхность питания довольно значительна и стабильна, в отличие от крон деревьев там гораздо меньше труднодоступных для птиц участков.

ПОТРЕБЛЕНИЕ СЕМЯН НА СТВОЛАХ И ТОЛСТЫХ ВЕТВЯХ

Со стволов и толстых ветвей птицы изымают почти исключительно запасенные ими семена, которые прячут в щели коры и под лишайники. Это явление хорошо известно и подробно рассмотрено П. А. Свириденко (1965). Кроме того, толстые ветви и стволы служат местом расклевывания или разгрызания шишек, орехов, желудей и т. п. Добывают их животные в кронах или на земле. Нередко поедание такого корма может осуществляться лишь на ветвях или стволах определенного диаметра и строения.

Основную массу семян на стволы и сучья заносят гаички, москвки, поползни. Возможность обнаружения и последующего поедания этих запасов варьирует в больших пределах. В широколиственных лесах Украины поползни прячут семена в щели коры. Там этот корм хорошо заметен и темп его использования высок. Так, при плотности зимнего населения поползней 28—33 экз/100 га в опыте скорость использования предпочитаемого корма — семян подсолнечника — составляла 13,7% в сут. (Киевская область).

Под Краснороском в смешанных насаждениях при зимней численности этих птиц 2—4 и гаичек 16—18 экз/100 га скорость изъятия помещенных в щелях и на коре берез семян сосны составила $8 \pm 1,9\%$ в сутки. В чистых березняках, где численность птиц была гораздо меньше, этот показатель колебался от 1,5 до 2,4% в сутки.

Гаички и москвки в отличие от поползней прячут семена под лишайники или засовывают их глубоко в щели коры. Обнаружить этот корм значительно сложнее и используется он медленнее, чем запасы поползней. Так, в 1959 г. на Карпатах в районе Черногоры был полный неурожай семян бука и ели. При отсутствии этого корма поползни были лишены возможности делать запасы, поскольку семена трав для этих птиц малодоступны. Запасали семена травянистых растений (шалфея клейкого, пикульника, недотроги) почти исключительно болотные гаички. В течение всей зимы эти запасы кроме самих гаичек использовали поползни и пищухи. Характерно, что даже в феврале, когда запасенные семена казалось должны были бы иссякнуть, частота их встреч в желудках упомянутых птиц оставалась высокой, и по объему они составляли до 80% всего содержимого.

В целом же трофическая обстановка для птиц была неблагоприятной, о чем свидетельствует значительный спад их численности [Владышевский Д. В., 1974].

Под Красноярском при имитации таких скрытно расположенных запасов — семян сосны, которые были размещены экспериментатором глубоко в щелях коры или под лишайниками, скорость изъятия корма была незначительная — 0,12% в сут, т. е. почти в 60 раз ниже, чем открыто расположенных объектов.

Механические свойства стволов и ветвей оказывают большое влияние на возможность запасаения и поедания добытых в других местах семян и плодов. Так, поползни предпочитают прятать семена граба в коре кленов и ильмовых. Гладкая кора граба, как и кора старых дубов с широкими и глубокими трещинами, для этой цели была малопригодна. Только орехи лещины эти птицы расклевывали главным образом в коре дуба. Большие пестрые дятлы шишки сосны в Приангарье долбили почти исключительно на «кузницах», устроенных в толстых, сухих сучьях. Подходящие для этой цели места в девственных лесах имелись в избытке. В то же время шишки ели эти птицы расклевывали только на лиственницах, используя многочисленные естественные «кузницы» — широкие и глубокие трещины в коре этого дерева. На участках, где отсутствовали лиственницы, не было и расклеванных еловых шишек. Эта закономерность носит региональный характер. В других местах дятлы расклевывали еловые и сосновые шишки на «кузницах», сделанных в одних и тех же площадках.

Вне связи с деятельностью птиц на стволы и ветви попадает незначительное количество семян. Происходит это при их естественном опадении. Семена хвойных пород быстро используются птицами или выдуваются ветром. Во всяком случае спустя 1 — 1,5 мес после окончания опадения этот корм на ветвях и стволах мы не находили. Максимальное его количество не превышало десятка застрявших семечек на одно дерево.

Таким образом, стволы и толстые сучья играют важную роль как место использования семян, добытых на других элементах биотопа. Самостоятельно они не являются источником пищи позвоночных-семяедов.

ГЛАВА II

УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ В НАПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ И НА ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ

Почва, мертвый напочвенный покров, травянистая растительность, кустарнички, подрост и подлесок характеризуются многочисленным населением позвоночных, среди которого преобладают млекопитающие. По численности и биомассе господствуют позвоночные-фитофаги, которые наряду с вегетативными частями растений в значительном количестве потребляют семена и сочные плоды. Беспозвоночными питаются главным образом мелкие воробы-

ные, а из млекопитающих — насекомоядные (ежи, кроты, землеройки). Многочисленны хищники.

Характерное отличие условий питания позвоночных-наземников заключается в гораздо меньшей, чем у обитателей верхнего яруса, растянутости поверхности питания. Это приводит к сокращению энергозатрат на ее обследование, что в свою очередь позволяет обитающим на поверхности почвы позвоночным использовать относительно менее калорийные корма. Кроме того, в районах с холодным климатом зимняя жизнь мелких зверьков протекает под снегом, где температурный режим благоприятнее, чем в верхних ярусах растительности. В снегу почуют и укрываются от морозов некоторые птицы [Формозов А. Н., 1946; Зонов Г. Г., 1967]. Противоположное значение имеет снег для многих хищников и копытных, часто становясь лимитирующим фактором.

Другой особенностью условий питания в лесах животных-наземников является чрезвычайная неоднородность пространственной структуры местообитаний. Не только разные лесные формации, но и отдельные типы леса различаются по развитию напочвенного покрова, подроста и подлеска. Это оказывает решающее влияние на господствующих по численности и биомассе мелких млекопитающих. Для них экологическая обстановка определяется обилием и характером распределения по местам обитания таких элементов, как отдельные ветровальные деревья, единичные густые кусты, куртины густой травянистой растительности и т. п. Для крупных животных значение таких единичных элементов биотопа несущественно и не определяет экологическую обстановку.

Кроме перечисленных особенностей возможность использования позвоночными имеющегося на поверхности почвы животного и растительного корма зависит от других более частных обстоятельств. Они рассматриваются при анализе условий питания основными группами кормов — беспозвоночными, семенами и сочными плодами, вегетативными частями растений.

ПОТРЕБЛЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Характеризуя условия обитания почвенных животных, М. С. Гиляров (1949), Ю. И. Чернов (1975) и др. подчеркивают, что почва и мертвый напочвенный покров отличаются максимальным количеством органического вещества в единице объема. Кроме того, в ней гораздо стабильнее другие параметры экологической обстановки, чем в верхних ярусах растительности. Вследствие этих благоприятных обстоятельств педобионты стали наиболее многочисленной группой животных, на долю которых приходится до 95% общей зоомассы [Чернов Ю. И., 1975]. В абсолютных величинах масса почвенных беспозвоночных составляет в наиболее производительных типах дубрав 80 — 100 г/м² [Чер-

нов Ю. И., 1975; Злотин Р. Н., Ходашева К. С., 1974]¹. В средне-таежных ельниках этот показатель снижается до 25 г/м² [Чернов Ю. И., 1975], в сосновых лесах Нижнего Приангарья, без учета крупных жуков, он составлял около 1 г/м² [Дмитриенко В. К. и др., 1974]. Близкую величину для северной тайги приводит И. В. Кудряшова (1977) — 0,7—1,5 г/м².

Определяющими обилие педобионтов факторами обычно являются масса органического вещества и климат. Эти факторы относительно малоизменчивы, в связи с чем численность обитающих в почве беспозвоночных довольно устойчива. Ее колебания на 1—2 порядка меньше, чем многократные изменения количества гусениц при повышении обилия насекомых-филлофагов.

Высокая численность почвенных беспозвоночных послужила биоценотической предпосылкой появления многочисленной группы насекомоядных позвоночных — землероек. Плотность их населения при благоприятных условиях — в черновой тайге Западного Саяна — достигает сотен на 1 га [Соколов Г. А. и др., 1974]. При менее благоприятных условиях — в сосново-мелколиственных лесах, лесостепных дубравах, широколиственных лесах Западной Европы — определяется десятками на 1 га [Jalden D. V., 1974; Королькова Г. Е., 1975]. Помимо землероек, обитающих в живом и мертвом напочвенном покрове, беспозвоночных едят и другие млекопитающие (барсук и другие куньи, кабан, медведи, мелкие грызуны). Однако для большинства зверей эти корма второстепенны.

Численность и биомасса птиц, питающихся беспозвоночными на поверхности почвы, часто оказывается гораздо меньшей, чем насекомоядных млекопитающих (табл. 10).

Приведенные данные не могут претендовать на высокую точность, они лишь дают представление о порядке величин. Сопоставляя эти показатели, следует иметь в виду, что землеройки потребляют (округленно) количество пищи в 1,5 раза превышающее вес их тела. Птицы-наземники — равное или уступающее весу тела. Кроме того, последние в отличие от землероек кормятся на поверхности почвы только в бесснежный период. Таким образом, беспозвоночные-педобионты в холодное время года доступны исключительно мелким зверькам, ведущим подснежный образ жизни. Они в такой же мере свойственны лесной подстилке, как птицы — верхнему ярусу леса.

Использование позвоночными находящихся в почве и подстилке животных кормов определяется теми же факторами, что и условия питания кронников — возможностью обнаружения кормовых объектов, их доступностью и обилием.

В отличие от верхних ярусов леса на поверхности почвы скапливается большое количество мертвых растительных остатков,

¹ Гораздо меньшие цифры для дубрав Центрально-Черноземного заповедника приводит И. В. Кудряшова (1975) от 19,2 до 20,0 г/м².

Обилие насекомоядных птиц-наземников и землероек в разных регионах

Места наблюдений	Землеройки	Птицы	Источник
Лесостепные дубравы (для землероек — наибольшие показатели)	$\frac{1200}{9,96}$	$\frac{408}{22,4}$	Королькова, 1963, 1975
Сосново-березовые леса, Козульский район Красноярский край	$\frac{6000}{49,6}$	$\frac{227}{18,2}$	Птицы — по Р. Л. Намову (1968), землеройки — по Л. П. Никифорову, (1968)
Темнохвойная тайга, там же	10 000—20 000	160	Тот же
Черневая тайга Западного Саяна	$\frac{83-166}{14\ 400}$ $\frac{119,5}{1,6}$	$\frac{3,2}{57}$	Землеройки — по Г. А. Соколову и др. (1974), птицы — собственные данные

П р и м е ч а н и е. Биомасса землероек взята по весу обыкновенной бурозубки. В числителе указана численность экз/100 га, в знаменателе — биомасса, кг/100 га.

развивается мощный моховой покров, а в ряде типов леса — и густой травянистый. Все это затрудняет передвижение мелких птиц и млекопитающих, снижает возможность обнаружения беспозвоночных. Так, птицы при кормежке на земле обычно находят пищевые объекты в полосе, шириной 10—20 см, и лишь при ловле подвижных беспозвоночных этот показатель увеличивается до нескольких десятков сантиметров². Установить, на каком расстоянии обнаруживают птицы и звери кормовые объекты, находящиеся в лесной подстилке, затруднительно. Для дроздов оно обычно составляет 10—15, иногда 30—35 см. Кошки и овсянки, обследуя поверхность почвы, выбирают участки с наиболее удобным для передвижения субстратом, где собирают корм в узкой 10–15-сантиметровой полосе.

Кормодобывающая деятельность землероек описана Н. В. Тупиковой (1949), по материалам которой главную роль в обнаружении зверьками корма играет осязание. Ширина обследуемой ими полосы составляет около сантиметра. На основании литературных данных М. Кудуле (1964) сообщает о несколько большем расстоянии обнаружения корма — до 2 см. Небольшая ширина этой полосы компенсируется чрезвычайной подвижностью зверьков, с которой связан их напряженный энергобаланс. Положительным он оказывается лишь при обильной и устойчивой кормовой базе. Птицы-наземники, которые в теплое время года, кормятся почти исключительно на поверхности почвы, также предъявляют по-

² Птицы-наблюдатели, специализирующиеся на ловле движущейся добычи, замечают ее на гораздо большем расстоянии — до 3—4 м. Однако кормятся эти птицы, как правило, вне леса на открытых участках.

вышенные требования к условиям питания, что связано с выкармливанием птенцов. Поэтому у пернатых, как и у землероек, энергобаланс кормодобывающей деятельности становится отрицательным при относительно высоком уровне остаточного количества корма. К тому же последний часто бывает труднодоступен из-за вызываемых периодическими засухами миграций беспозвоночных-педобионтов в нижние горизонты почвы. В результате они испытывают меньшее отрицательное воздействие со стороны позвоночных, чем насекомые, обитающие на растительности.

Ускользание почвообитающих беспозвоночных в теплое время года происходит довольно часто. Так, дрозды (белозобый, белобровик, певчий, чернозобый) в 55—73% случаев осуществляли безрезультатные попытки извлечения добычи из почвы и лесной подстилки.

Другой фактор, влияющий на условия питания насекомоядных позвоночных на поверхности почвы, это интенсивное воздействие на них плотоядных хищников. Если в верхнем ярусе растительности постоянно кормится только 4 вида хищных птиц (три вида ястребов и ястребиная сова) и очень редко добывают корм соболь и куница, то с поверхности почвы основную массу добычи берут все виды сов, коршуны, сарычи, подорлики и другие хищные птицы и почти все звери. Хотя жертвами хищников чаще всего оказываются растительоядные животные главным образом млекопитающие, заметное отрицательное воздействие испытывают и другие группы. О его масштабах дают представление обширные литературные материалы [Гептнер В. Г. и др., 1967]. В частности, Ю. Б. Пукинский (1977), ссылаясь на зарубежные источники, сообщает о поедании совами большого количества землероек, которые составляли до 24% рациона. По нашим наблюдениям, дрозды предъявляют довольно высокие требования к защитным свойствам мест кормежки и затрачивают много времени на обеспечение безопасности [Владышевский Д. В., 1975]. В результате у видов-наземников остается меньше времени на добывание корма и удовлетворять потребности в пище они могут при более высоком уровне ее обилия.

ПОТРЕБЛЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ

Основную массу позвоночных их враги добывают на поверхности почвы. Эта трофическая связь является частной формой хищничества, которая принципиально не отличается от питания беспозвоночными. Четко прослеживается увеличение эффективности защитных реакций у позвоночных при переходе от сравнительно примитивных быстро размножающихся форм к крупным с большой продолжительностью жизни. Последние часто не имеют естественных врагов.

При питании взрослыми позвоночными хищные птицы, особенно орнитофаги, очень легко обнаруживают потенциальных

жертв, и этот фактор не является лимитирующим условия кормодобывания. Характерны в этом отношении наблюдения за перепелятниками, охотящимися на свиристелей. По наблюдениям в окрестностях Киева, возле стаек этих птиц в 40—50% случаев сидели ястреба, обычно на расстоянии 50—70 м. Они предпринимали короткие, на несколько метров, перемещения в сторону добычи. Затем следовало долгое до 20 мин выжидание и атака. Основное время тратилось на выжидание удобной для нападения ситуации.

То, что хищники-орнитофаги почти все время видят или слышат своих потенциальных жертв, несомненно. Однако для успешного нападения им нужны специфические и скорее всего не очень часто встречающиеся условия [Лэк Д., 1957; Morse D. H., 1963; Bengston S.-A., 1975]. По нашим данным, птицы при нападении на них чеглоков ускользали в 84% и перепелятников — в 78% случаев [Владышевский Д. В., 1974, 1975]. У обыкновенной пустельги лишь один случай из восьми попыток нападения на птиц закончился удачей.

При охоте на молодых зверей и птиц или разорении гнезд одиночно гнездящихся видов определяющее значение приобретает вероятность обнаружения добычи. В отличие от беспозвоночных, для которых основной оборонительной реакцией против позвоночных служит ускользание или биохимическая защита, крупные млекопитающие и птицы нередко борются с хищником. Нападают на врагов колониальные виды пернатых. Кроме того, птицам и в меньшей степени млекопитающим свойственно демаскирующее хищника поведение — так называемое «окрикивание», а при благоприятной для потенциальных жертв ситуации — и активное преследование. Например, нападение днем на сов, преследование ястребов на открытых участках. В то же время ястреба в лесу, чеглока или сапсана на открытом месте птицы, как правило, не атакуют. Перечисленные обстоятельства усложняют кормодобывающую деятельность хищников, но вряд ли вносят в нее принципиально новые черты.

Крупные птицы и звери с широким направлением трофических приспособлений нападают на молодняк, гнезда или взрослых птиц и зверей при неблагоприятных для последних условиях [Карасева Е. В. и др., 1957; Данилов Д. Н., 1959; Наумов Н. П., 1963; Balster D. e. a., 1968]. По своей сущности это явление не отличается от питания птиц-эврифагов другими животными, доступность которых по каким-то причинам оказывается повышенной.

ПОТРЕБЛЕНИЕ СЕМЯН И СОЧНЫХ ПЛОДОВ

Семена как корма позвоночных разделяются на две большие категории — опавшие и находящиеся на растениях напочвенного покрова. Потребление этого корма с поверхности почвы и лесной

Дальность обнаружения семян птицами на растениях и на поверхности почвы

Вид птиц	Место наблюдений	Семена	Дальность обнаружения, м	
			на растениях	на земле
Чечетка	Красноярская лесостепь	Сорных растений	Десятки метров	0,1—0,2
Большой пестрый дятел	Киевская область	Граба	4—7	0,1—0,2
Пухляк	Приангарье	Ольховника	2—5	0,1
		Сосна	4—8	0,1—0,2

подстилки регулируется иными закономерностями по сравнению с использованием его в верхних ярусах растительности. Обусловлено это следующими причинами. Во-первых, повышенной доступностью крупных семян деревьев после их опадения. На поверхности почвы желуди и орехи используют многочисленные млекопитающие, легко разрушающие защитные оболочки. Во-вторых, невозможностью ускользания опавших семян.

С другой стороны, среди мертвого напочвенного покрова существенно снижается заметность этого корма (табл. 11).

Разумеется, на растениях птицы обнаруживают не сами семена, а свидетельствующие о их наличии пищевые сигналы. В некоторых случаях трудно сказать, что именно вызывает перемещение кормящихся птиц, так как в качестве пищевых сигналов могут выступать разные внешние раздражители. Поэтому при проведении наблюдений учитывались только прямые перемещения от одного соплодия к другому.

Для других видов мелких воробьиных птиц были получены данные, близкие приведенным в таблице. На почве особенно незначительна дистанция обнаружения мелких семян трав — иногда в пределах 5 см. До 1—1,5 м возрастает дальность обнаружения крупных семян хвойных пород при использовании присад — ветвей, стеблей трав и т. п., с которых осматривается поверхность лесной подстилки. Однако удобные присады имеются не всегда. Они часто располагаются на участках с развитой травянистой растительностью, среди которой семена незаметны. В результате такой способ кормодобывания имеет ограниченное распространение, для типичных наземников он нехарактерен.

У ряда древесных пород опадение семян происходит постепенно, иногда в течение всей зимы. Поэтому в районах с глубоким снежным покровом опавшие семена оказываются погребенными в его толще. Там этот корм ограниченно доступен только грызунам (в среднем используется в два раза менее интенсивно, чем с поверхности мертвого напочвенного покрова). В период снеготаяния и после его окончания семена становятся более доступными.

Длительность этого периода повышенной доступности значительна в районах с мягкими зимами. В Сибири она меньше: под Красноярском, в Приангарье около полутора-двух месяцев.

Зимой падающие на поверхность снега семена хорошо заметны и доступны всем птицам, которые вообще могут потреблять этот корм. Однако период повышенной заметности и доступности не велик — до очередного снегопада. Иногда в лесах и на пограничных с ними открытых участках складывается обстановка, особенно благоприятная для птиц-семяеядов. Так, на Карпатах весной опадение семян горной сосны происходит до окончания снеготаяния. Этот хорошо заметный на поверхности снега корм используют не только специализированные зерноядные птицы (чечетки, чижи), но и белозобые дрозды, горные коньки. Весной орешки бука, в большом количестве вытаивавшие из-под снега, поедали рябчики, зяблики, поползни и другие птицы.

В Нижнем Приангарье весной местом концентрации семян является прибрежная полоса льда. Там ежегодно наблюдались кормежки многочисленных чечеток, различных овсянок, чижей и других зерноядных птиц.

Возможность потребления позвоночными семян, попавших на участки с разным напочвенным покровом, существенно различается. В Нижнем Приангарье в прибрежных сосняках сразу же после образования крупных проталин семена сосны, находящиеся открыто на лесной подстилке, животные изымали со скоростью от 0,3 до 8,0% в сутки (в среднем $3,4 \pm 0,86\%$). Закрытые сверху листьями и доступные только грызунам зачатки потреблялись не так быстро: 0,3—1,7% (в среднем $1,2 \pm 0,25\%$ в сутки). Семена, расклеенные открыто на стволах упавших деревьев, исчезали в течение нескольких дней (18—24% изъятия в сутки). На расстоянии 10 км от берега Ангары, где пролет птиц был гораздо менее интенсивным, скорость изъятия открыто расположенных семян составила весной 0,6—1,2% в сутки, а на захламленных участках, где постоянно обитали мышевидные грызуны, этот показатель возрастал до 1,1—3,9% в сутки. В каждом варианте опыта размещалось по 100—200 семян.

Таким образом, условия, способствующие потреблению семян птицами и мелкими млекопитающими, различны. Первые интенсивно используют эту пищу при возможности визуализации: зимой на поверхности снега, где семена хорошо заметны на большом расстоянии, осенью — при обилии этого корма, весной — благодаря легкости обнаружения на уплотненной лесной подстилке, по которой удобно передвигаться. В целом же опавшие семена являются характерной пищей лишь немногих видов птиц: овсянок, голубей, лесных завирушек. Однако только завирушки относятся к типично лесным формам.

Основными потребителями опавших семян являются млекопитающие, о чем, в частности, свидетельствуют материалы абсолютных учетов их численности [Никифоров Л. П., 1963; и др.].

Огромные почвенные запасы этого корма, достигающие 1,5 тыс. шт. на 1 м² [Рысин Л. П., Рысина Г. П., 1965; Альбицкая И. А., 1967], казалось бы, могут с избытком обеспечить животных-потребителей. Однако использование этих запасов избирательно и в первую очередь выедаются семена хвойных пород. Наиболее очевидная причина неравномерного потребления — разная пищевая ценность семян, которые у травянистых растений мелкие с трудно отделяемыми оболочками, у хвойных же пород относительно крупные с эндоспермом, богатым жиром. Другим важным фактором является скорее всего неодинаковая возможность обнаружения этих кормовых объектов. Так, грызуны охотно выедают из ягод мелкие семена, где этот корм легко обнаружить. К тому же внутри плодов семена располагаются агрегированно, что облегчает их использование. Почвенные запасы зачатков тех же растений (малины, черники, костяники) весьма значительны [Карпов Г. П., 1969]. Однако интенсивность использования этого корма из подстилки невелика. Объясняется незначительное изъятие скорее всего дисперсным распределением семян. К сожалению, кормодобывающая деятельность семяедаов изучена слабо, особенно в отношении оценки значимости отдельных анализаторов.

Скрытый образ жизни мелких млекопитающих затрудняет проведение прямых визуальных наблюдений за поведением. Недостаток и разнокачественность фактического материала о кормодобывающей деятельности мышевидных грызунов послужили причиной дискуссионного обсуждения роли обонятельного рецептора при отыскивании ими пищи. В результате исследований ряда авторов получены следующие данные. П. А. Свириденко (1951а) отмечает, что успешность отыскивания грызунами заделанных в почву семян подсолнечника зависит от видовой принадлежности зверьков. На глубине до 3 см почти все виды этот корм находят хорошо. Наибольшая дальность обнаружения отмечена для желтогорлой мыши — до 25 см. По наблюдениям Н. Ю. Ченцовой (1952), к пищевым пилюлям на поверхности почвы желтогорлые мыши сворачивали с расстояния 3—5 см. Быстро находили грызуны пищу на глубине 0,5 см, желудки обнаруживали на глубине 3 см. При увеличении глубины заделки до 5 см частота обнаружения корма резко сокращалась. Б. Ю. Фалькенштейн (1952) считает, что при глубине заделки 2 см и более мыши и полевки не могут отыскивать корм по запаху. Сходной точки зрения придерживается И. П. Ершова (1952), полагая, что для отыскивания пищи первостепенное значение имеет реакция на место и состояние субстрата. Следует отметить, что последние два автора использовали методы, отличающиеся от более близких к естественным условиям опытов П. А. Свириденко. По этому поводу Н. И. Ларина (1952) отметила, что у полевок, кормящихся в светлое время суток, ведущее значение может иметь зрительный анализатор, а у лесных мышей — обонятельный. А. Г. Полугаева (1954), отмечая бесспорность полученных П. А. Свириденко

данных, обращает внимание на большое значение направленности поиска разных кормовых объектов. Привычные корма животные находят гораздо быстрее, чем незнакомые.

Несомненно, возможность обнаружения семян с обонятельного рецептора зависит от большого числа факторов: пахучести корма, направленности поиска, проницаемости для запаха того субстрата, в котором находятся объекты, температуры и связанной с ней силы запаха, направления и силы ветра, а также ряда других причин. Учесть или усреднить все эти факторы можно при проведении точных экспериментов или на массовом материале. Сложность подобных исследований очевидна.

Нами был проведен опыт по определению скорости изъятия орехов кедра и семян сосны. И те и другие обладают высокой пищевой ценностью и мышевидные грызуны при обнаружении этого корма в норме его поедают. В пихтово-кедровом древостое под снегом на стеблях травянистых растений было размещено 260 штук названных кормовых объектов (методику см. на рис. 1). Скорость их изъятия составила для орехов 1,2% и для семян сосны 0,4 — 0,5% в сут. Опыт длился 1,5 мес. Очевидно, более крупные орехи зверьки обнаруживали гораздо чаще.

У белки высокая эффективность отыскивания корма с помощью обоняния несомненна. По наблюдениям А. Н. Формозова (1976), запасенные кедровой орехи эти зверьки находили при глубине снега до 0,5 м. Н. Ф. Реймерс (1956) называет несколько меньший показатель — глубину снега в 35—40 см. По-видимому, различная пищевая ценность семян и разные их размеры обусловили направленный поиск лишь наиболее предпочитаемых зачатков — кедровых орехов, буковых орешков, желудей, орехов лещины и различных видов *Juglans* и в меньшей степени семян других хвойных и широколиственных пород и отдельных видов травянистых растений. У большей части трав и мелколиственных пород семена использовались тогда, когда зверьки «натыкались» на них в процессе кормодобывания. Перечисленными обстоятельствами скорее всего объясняется незначительная интенсивность использования этого корма и накопление больших его запасов в подстилке.

В нижних ярусах растительности на стеблях трав и кустарников в течение длительного времени после созревания остается небольшое количество семян и основная масса сочных плодов. Последние долго сохраняют свои свойства и используются не менее интенсивно, чем на ветвях деревьев и кустарников. Отличия заключаются в четко выраженной сезонной доступности и несколько ином составе потребителей (табл. 12).

Позвоночные неохотно едят ягоды многих трав — вороньего глаза, майника двулистного, ландыша, купены лекарственной и др. Приведенные данные свидетельствуют о сходстве механизмов, определяющих использование ягод в кроне и на почве. Четко выделяется группа предпочитаемых и неохотно поедаемых видов,

**Предпочитаемость различных сочных плодов при питании ими позвоночных
в нижних ярусах растительности и на поверхности почвы**

Плодовое растение	Предпочитаемость кормов отдельными потребителями, балл	Места наблюдений
Яблоня	Свиристель (4), кабан (4), барсук (2), лисица (2)	Прикарпатье, широколиственные леса
Груша	Лисица (3), барсук (3)	Киевская обл., различные посадки
Шиповник	Свиристель (2) Глухарь (3), рябчик (2), барсук (2)	То же Нижнее Приангарье
Малина лесная	Дрозды (4), славки (4), рябчик (3), лесная завирушка (3), снегирь (2), медведь (4), лесная куница (5), барсук (3), лисица (2)	Карпаты, зарастающие вырубки
» »	Дрозды (3), рябчик (3), славки (3), медведь (4), барсук (4)	Нижнее Приангарье
Волчник обыкновенный	Певчий дрозд (1), рябчик (1)	Карпаты, разные посадки
»	Темнозобый дрозд (1), рябчик (1)	Нижнее Приангарье
Черника	Все потребители ягод (4—5)	Во всех пунктах наблюдений
Брусника	Все потребители ягод (3—5)	То же
Толокнянка	Дрозд Наумана (3), оливковый дрозд (3), рябинник (2), свиристель (2)	Центральная Якутия
Арктоус красноплодный	Дрозд Наумана (3), оливковый дрозд (3), рябинник (2), свиристель (2)	Центральная Якутия
Паслен сладкогорький	Свиристель (2)	Беловежская пуща Приангарье

Примечание. Места наблюдений характеризуются только их географическим положением в случаях, когда использование сочных плодов наблюдалось во всех сообществах с соответствующими видами растений.

использование более специализированными плодоядными формами более широкого набора ягодных кормов.

Механическим препятствием в использовании ягод служат снег и густая травянистая растительность. Например, в Приангарье на зарастающих шелкопрядниках потребление малины определялось местом расположения плодоносящих растений. Если они возвышались над основным травостоем, ягоды использовались на 7—10%. Если же ветки или кипрей полностью скрывали ягоды, использование их было единичным.

Сезонные изменения обилия ягод во многих районах характеризуются двумя пиками увеличения обилия: максимальным — осенью и меньшим — весной, после вытаявания плодов из-под снега. При ограниченном количестве этого корма весной он используется сразу же после вытаявания, иногда — в течение не-

Питание лесных птиц семенами в южной части Красноярского края

Вид	Растения, семена которых служат основным кормом	
	Сорняки	“Дикие” виды
Снегирь	Конопля сорная, марь белая, крапива жгучая, лебеда раскидистая, сурепка	Гравилат аленский, василек скабиозолистный
Чечетка обыкновенная	Конопля сорная, марь белая, крапива жгучая	Тимофеевка луговая
Овсянка обыкновенная	Конопля сорная, марь белая, крапива жгучая, щетинник зеленый и сизый, ежовник «Петушье просо», пырей ползучий	»
Воробей полевой	Конопля сорная, марь белая, пикульник двунадрезанный, горец птичий, щетинник зеленый и сизый, ежовник, лебеда раскидистая, горец шероховатый	Не отмечено

скольких дней (по наблюдениям в Приангарье и на Карпатах). В других случаях сохраняется в течение месяцев (Центральная Якутия, горные лиственничные леса Тувы и Хакасии).

Сохранение на стеблях трав или низкорослых кустарников неопавших семян гораздо менее характерное явление. Эти семена независимо от места их расположения используют специализированные потребители. Из птиц к ним относятся овсянки, которые, как уже отмечалось, предпочитают открытый ландшафт. Среди типично лесных видов этот корм регулярно используют снегири, чечетки, чижи и некоторые другие. Однако все эти птицы поедают также семена древесных пород, которые обычно составляют основу рациона.

Потребление неопавших семян травянистых растений зависит от многих факторов. Заметность определяющего значения обычно не имеет, так как семена с соплодиями легко поддаются визуализации (см. табл. 11). С другой стороны, мелкие размеры и особенности морфологического строения делают этот корм доступным лишь для специализированных потребителей. Как по литературным данным [Иваненко И. Д., 1936], так и по нашим наблюдениям [Владышевский Д. В., 1975], немногие виды растений, обычно образующие примесь к основному травостой, имеют семена, доступные для неспециализированных видов. Наиболее охотно используются семена сорняков (табл. 13).

Сходное предпочтение семенам сорняков отдавали и другие зерноядные птицы — коноплянка, длиннохвостый снегирь, канареечный вьюрок, обыкновенная и кольчатая горлицы, юрок. Наблюдалось это во всех пунктах работ. Количество «диких» растений,

Таблица 14

Особенность добывания корма чечетками при разном обилии семян сорных растений. Окрестности Красноярска

Кормовое растение	Средняя продолжительность кормежки на 1 растении, с	Число посещений без кормежки, %	Примечание
Марь белая (осень)	18—87	—	Предпочитаемый корм
Аксирис (зима)	23—118	—	Непредпочитаемый корм
Марь белая (весна)	2—7	68	

семенами которых регулярно кормятся многие зерноядные птицы, относительно невелико. Это прежде всего представители семейства мотыльковых, гречишных, некоторых розоцветных, сложноцветных, осок, гераней. Семена злаков, лилейных, коричниковых, зонтичных или не имеют потребителей среди пернатых, или используются немногими специализированными видами (овсянки, щеголы). Наконец, среди живого напочвенного покрова широко распространены папоротники, которые не являются источником корма зерноядных птиц.

При добыче семян из соплодий успешность кормодобывания зависит от состояния запасов этих кормов. На расстоянии 1—2 м, а у многих растений даже сантиметров полные соплодия не отличаются от пустых. Последние являются ложными сигналами, на проверку которых затрачивается много времени и энергии. Например, в марте 1976 г., после того как основная масса семян осыпалась или была съедена, поведение кормящихся чечеток изменилось (табл. 14).

Осенью и в первую половину зимы чечетки были многочисленны — до 30—50 шт/100 га. Весной их численность сократилась до нескольких особей на ту же площадь.

Проверку ложных сигналов можно трактовать как хорошо известные «пробы и ошибки». Только в более распространенных ситуациях птицы «проверяют» новые сигналы, руководствуясь ассоциативными связями. В случае подкрепления такого сигнала безусловным раздражителем происходит формирование новой временной связи. При обследовании соплодий птицы имеют дело с хорошо известными им сигналами, отсутствие подкрепления в этом случае ведет к затормаживанию условнорефлекторной связи. Этот процесс протекает долго, так как спустя некоторое время действие торможения прекращается и связь восстанавливается.

Ускользание семян травянистых растений происходит часто, особенно в бесснежный период. Семена, упавшие на поверхность снега, птицы обычно подбирают. Иногда отряхивание зачатков

приобретает значение самостоятельного способа кормодобывания [Harrison C. J., 1962].

Таким образом, потребление позвоночными семян в нижних ярусах растительности регулируется следующими факторами.

При расположении семян в соплодиях на стеблях трав	Благоприятствует потреблению	Препятствует потреблению
	Высокая заметность пищевых сигналов	Защищенность семян. Неудобство передвижения по тонким стеблям. Обилие ложных сигналов при появлении большого числа пустых соплодий
При расположении семян на поверхности почвы или лесной подстилки	Достаточная заметность. Удобство передвижения по поверхности питания	Защищенность семян. Часто — низкие защитные свойства мест кормежки
При расположении в толще лесной подстилки	Высокие защитные свойства для мелких зверьков	Трудность обнаружения семян. Сложность передвижения зимой в промерзшей подстилке

Ведущее значение в кормодобывающей деятельности птиц-семяедов зрительного рецептора не вызывает сомнений. Зимой пернатым принадлежит главная роль в потреблении семян, остающихся в соплодиях над поверхностью снега. Такие соплодия, особенно в районах с мягкими зимами, используют мелкие млекопитающие. Основные же запасы зачатков сосредоточиваются среди мертвого напочвенного покрова и в верхних слоях почвы. Там условия питания мелких зверьков, помимо видоспецифических свойств опавших семян, определяются состоянием снежного покрова, обилием и характером распределения опада. Последний существенно влияет на возможности передвижения животных под снегом.

ПОТРЕБЛЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ЧАСТЕЙ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ КОПЫТНЫХ И ЗАЙЦЕВ)

Характерная для леса особенность — распределение массы первичных продуцентов в большом объеме оказывает определяющее влияние на условия питания позвоночных, использующих вегетативные части растений. Потребителям этого корма присуща характерная черта — сложный пищеварительный аппарат с большим желудком и длинным кишечником. Это увеличивает общий вес фитофагов, ограничивает их подвижность в вертикальной плоскости. Прерывистое распределение поверхности питания в верхнем ярусе растительности снижает доступность имеющихся там кормов для относительно крупных животных. Перечисленные обстоятельства скорее всего и послужили главной причиной

отсутствия в наших лесах зверей-кронников, питающихся вегетативными частями растений.

Больше предпосылок для потребления этого корма в кронах деревьев имеется у птиц. Однако и среди них количество специализированных фитофагов невелико. Представлены они главным образом тетеревиными, которые гораздо более уязвимы для действия неблагоприятных факторов, чем виды с другим питанием. Следствием пониженной устойчивости являются большие колебания численности.

По-видимому, те малопитательные растительные корма, на добычу которых животные вынуждены затрачивать много энергии, не обеспечивают положительный энергобаланс кормодобывания. Примеры таких экологических ситуаций рассмотрены Н. И. Волковым (1970) по отношению к тетеревиным. По нашим наблюдениям на Карпатах, рябчики при низкой температуре стремятся возможно больше времени проводить в снегу, что ограничивает возможности их кормодобывающей деятельности.

При питании на поверхности почвы, когда на перемещение от одного кормового растения к другому млекопитающие затрачивают гораздо меньше времени и энергии, эффективность кормодобывающей деятельности возрастает. Благоприятные условия питания привели к появлению многочисленной группы растительноядных видов, которые являются господствующей группой позвоночных в природных биотопах открытого ландшафта. Это особенно ярко выражено в высокопроизводительных степных фитоценозах.

В лесах травянистый покров, подрост, подлесок составляют незначительную часть надземной фитомассы [Поздняков Л. К. и др., 1969; Протопопов В. В., 1975; Гортинский Г. В. и др., 1975]. Кроме того, травянистая растительность под пологом древостоя характеризуется пониженной кормовой ценностью [Обозов Н. А., 1963; Куражковский Ю. Н., 1969]. Все это отрицательно сказывается на условиях питания растительноядных животных, прежде всего копытных. Неблагоприятные обстоятельства часто усиливаются глубоким снежным покровом, от которого зависит доступность кормов и энергозатраты на передвижение. Ряд исследований [Формозов А. Н., 1946; Насимович А. А., 1955] иллюстрирует степень влияния снега на условия питания многих позвоночных. Неблагоприятная трофическая обстановка объясняет бедность видового состава и общую низкую численность в лесах специализированных зверей-фитофагов.

Условия питания этой группы позвоночных в различных лесных формациях варьируют в больших пределах. Общей закономерностью является ухудшение трофической обстановки при высокой сомкнутости верхнего яруса и отмирании живого напочвенного покрова. В результате количество корма позвоночных-фитофагов уменьшается. В отличие от сомкнутости роль снежного покрова для разных видов неоднозначна и зависит от особенностей их образа жизни (рис. 5).

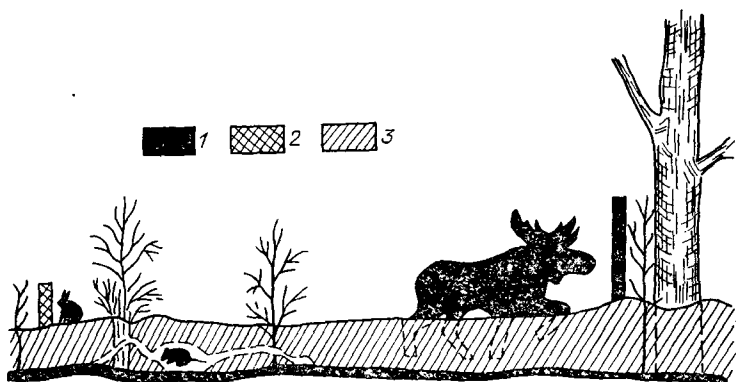


Рис. 5. Влияние глубины снега на условия питания растительной пищи млекопитающих.

1 — зона, доступная для лося; 2 — для зайцев; 3 — для мышевидных грызунов.

Увеличение высоты снежного покрова всегда отрицательно влияет на условия питания копытных. Улучшает трофическую обстановку для мышевидных грызунов, ведущих подснежный образ жизни³). В зависимости от конкретной экологической обстановки может оказывать как положительное, так и отрицательное влияние на условия питания зайца-беляка. Так, при максимальном обилии кормов для этого зверька в самых нижних ярусах растительности повышение глубины снега затрудняет кормодобывание. В густых молодняках, где нижние части стволиков уже начали очищаться от ветвей, количество побегов по мере увеличения высоты над землей возрастает. Увеличение глубины снега в этом случае повышает доступность корма для зайцев.

По сравнению с насекомоядными или хищными позвоночными у растительной пищи существенно изменяется значение двух параметров, определяющих условия питания. Варьирование таких показателей, как заметность и доступность, уменьшается. Ускользания добычи практически не случается. В редких случаях «ускользают» ветви или молодые деревца, пригнутые после обильных снегопадов: кормясь побегами таких деревьев, копытные отряхивают снег, стволики распрямляются и ветви «ускользают». В целом же кормность биотопов для рассматриваемой группы животных можно определять через абсолютное количество пригодных в пищу побегов и коры в доступном для потребителей ярусе, т. е.

$$n = f (N/SH) \quad (4)$$

³ Это положение не распространяется на районы с неустойчивым снежным покровом. Неоднократное стаивание в течение зимы выпадающего снега создает неблагоприятные условия для питания мелких грызунов.

В этом варианте формулы (I) n — вес съеденного корма; N — его абсолютный запас в доступном для животных ярусе высотой H на площади S . Как правило, наиболее важно определение запасов зимних кормов, которые и являются лимитирующим фактором.

Техническая сторона учетов поедаемой части побегов достаточно разработана и не составляет больших трудностей. Наиболее сложно определение запаса полноценного корма по отношению ко всей фитомассе. На это обстоятельство обращали внимание многие исследователи [Гептнер В. Г. и др., 1961; Гусынин И. А., 1962; Loukhart G. B., 1962; Pomarnacki L, 1966; Тимофеева Е. К., 1969; Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974; Падайга В. И., 1975; и др.]. Анализ имеющихся материалов свидетельствует о том, что «полноценный корм» понятие непостоянное. Одни и те же виды растений в зависимости от их развития, долевого участия в составе фитоценоза, степени адаптации зверей к данному рациону имеют для животных-потребителей разное значение. Поэтому нами в качестве показателя кормности используется вес фактически съеденного корма.

В местах с высокой плотностью копытных этот показатель правильное характеризует условия питания, чем абсолютный запас побегов и коры в нижнем ярусе.

У копытных характер связи между используемой частью и общим запасом потенциально доступных кормов зависит от глубины снежного покрова. Чем труднее передвигаться животным, тем большим должен быть тот запас кормов, который обеспечивает положительный энергобаланс кормодобывающей деятельности. Например, на Карпатах под пологом сомкнутого древостоя из ели с примесью пихты глубина снега была на 27—31 % меньше, чем в буковых лесах, и на одну треть меньше, чем на зарастающих вырубках. В темнохвойных древостоях олени потребляли $4,9 \pm 0,7$ кг/га кормов, или $60 \pm 6,0$ от их доступного запаса. В первом случае вес неиспользуемой части составил 5 кг/га, а во втором — 18 кг/га. На зарастающих вырубках вес неиспользуемого животными корма достигал 24 кг/га. Все учеты нами проводились на одних и тех же участках с постоянной численностью копытных.

К сожалению, количество подобных данных ограничено, в связи с чем трудно выразить в надежных цифровых показателях связь между запасом кормов, уровнем их использования и глубиной снега.

В Беловежской пуше, где глубина снега была гораздо меньшей, чем в горных лесах Карпат, этот фактор такого заметного влияния на использование кормов в различных угодьях не оказывал.

Крупные растительноядные млекопитающие в лесах часто сталкиваются с ситуацией, при которой добытый корм не компенсирует энергозатрат на кормодобывание. Подобное положение

**Запасы зимних кормов оленя и косули в основных типах лесных формаций
Беловежской пуши (спелые и перестойные древостои)**

Лесная формация	Использование кормов		Лесная формация	Использование кормов	
	кг/га	%		кг/га	%
Сосняки II—III классов бонитета, среднеполнотные	$23,2 \pm 1,6$	$78 \pm 3,5$	Смешанные древостои с преобладанием ели вышних бонитетов	$4,3 \pm 1,0$	$30 \pm 7,1$
Смешанные древостои с преобладанием ольхи, среднеполнотные, II класса бонитета	$6,6 \pm 1,8$	$38 \pm 4,0$	Ельники вышних бонитетов	$2,5 \pm 0,4$	$24 \pm 6,0$

особенно характерно для сплошных массивов ненарушенных лесов, в которых численность наиболее крупного растительного вида — лося была незначительна [Александрова И. В., Красовский Л. И., 1962]. Представление о том, насколько неравномерно распределены в таких лесах зимние корма, дают материалы, полученные в Беловежской пуше в 1967 — 1969 гг. (табл. 15).

Учеты проводились в период, когда кормность зимних пастбищ пуши стала основным фактором, лимитирующим численность оленя и косули [Владышевский Д. В., Кестер Б. В., 1965], так что приведенные показатели близки абсолютным запасам доступных кормов.

Важной особенностью условий питания под пологом сомкнутых насаждений является не только ограниченное количество древесно-веточных кормов, но и худшее их качество. Обусловлено это угнетением растений нижних ярусов, что вызывает снижение прироста. Плохо развитые побеги копытные используют неохотно. Это относится прежде всего к лиственным породам. Количественная характеристика различий в предпочитаемости разных побегов подробно рассматривается в отдельной работе, выполненной в Беловежской пуше и Карпатах [Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974]. Отмеченные закономерности также были подтверждены Г. М. Ельским в Приангарье [Ельский Г. М. и др., 1976].

Причины избирательного потребления более развитых побегов мало изучены. По нашим наблюдениям, между развитием побега, которое характеризуется диаметром основания, и толщиной поеди имеется корреляция от $+0,70$ до $+0,78$. Увеличение толщины поеди при питании на растениях с большим приростом происходит не беспредельно, а лишь до уровня, выше которого в съеденной части побега не оказывается слишком много малопитательной

Закономерности использования оленем побегов различного происхождения, Беловежская пуца

Порода	Диаметр основания съеденных побегов, мм	Содержание коры съеденной части побега, %
Осина (подрост)	$3,1 \pm 0,36$	$51 \pm 3,8$
Осина (из кроны)	$6,4 \pm 1,0$	$53 \pm 1,6$
Дуб (подрост)	$2,3 \pm 0,4$	$53 \pm 4,6$
Дуб (из кроны)	$4,7 \pm 0,6$	$51 \pm 2,5$
Рябина (подрост)	$2,6 \pm 0,3$	$55 \pm 2,0$
Ясень (подрост)	$4,1 \pm 0,7$	$49 \pm 3,0$
Ясень (из кроны)	$6,8 \pm 0,8$	$48 \pm 0,4$

древесины и мало — коры. Эту закономерность подтверждает табл. 16.

Приведенные данные свидетельствуют о довольно устойчивом показателе долевого участия коры в поедаемой части побега. Насколько иным это соотношение оказалось бы при одинаковой толщине побегов, свидетельствуют материалы (рис. 6).

При условии $D_a = D_b$ в побегах из кроны количество коры окажется на 19—22% большим, чем на подросте, т. е. в последнем случае при одинаковом диаметре поедей в пищеварительный тракт животных попадало бы значительно больше древесины. Это, скорее всего, главная причина потребления более тонких побегов на подросте. Механическая трудность перекусывания толстых побегов, по нашим наблюдениям, лишь в исключительных случаях препятствует их более полному использованию. Так, за весь период работ лишь на трех поваленных деревьях найдены следы зубов животных ниже поедей, т. е. имелись неудачные попытки перегрызания. В вольерах, где олени испытывали недостаток в веточных кормах, они полностью съедали не только весь годичный прирост, но и часть побегов прошлого года. Диаметр поедей в этом случае был в 1,5—2 раза выше соответствующих показателей для природных условий (Беловежская пуца).

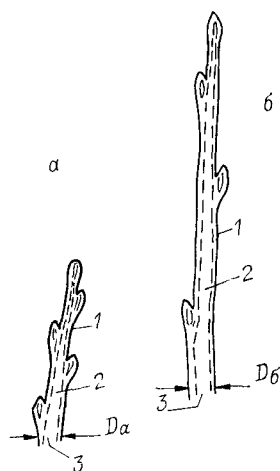


Рис. 6. Различия в строении побегов из кроны (а) и на подросте (б) при одинаковом диаметре основания.

1 — кора; 2 — древесина; 3 — диаметр поедей.

Использование основных древесно-веточных кормов копытными в Беловежской пуще в 1962 г.

Порода	Всего учтено экземпляров	Использование, %		
		На открытых участках	В средне-полнотных древостоях	В высоко-полнотных древостоях
Можжевельник	2389	87±4,7	64±3,1	55±3,2
Ясень	920	Нет данных	73±4,0	42±4,2
Рябина	1108	90±5,2	62±4,5	20±3,0
Ивы	1710	87±3,3	50±4,4	12±2,1
Бересклеты . . .	217	89±2,8	88±3,0	15±2,2
Граб	1280	46±3,0	34±2,4	22±2,0
Крушина ломкая	801	72±3,6	37±4,0	16±2,1

По отношению к хвойным породам прямой связи между толщиной объединенных побегов и их развитием не отмечено, так как потребление хвои определяется не столько содержанием питательных веществ (которое выше, чем у побегов лиственных пород), сколько наличием в разных растениях ядовитых соединений и соотносительным количеством их в рационе животных. Теоретическое обоснование этого явления сделано В. Фриландом и Д. Янсенем [Freeland N. Janzen D., 1974]. Оно полностью соответствует нашим наблюдениям в Беловежской пуще. Известно, что сосна, как и другие хвойные, не является предпочитаемым кормом оленей [Wroblewski K., 1927; Гептнер В. Г. и др., 1961]. Интенсивное использование соснового подроста, когда было повреждено до 75% всех побегов, мы наблюдали на участках с его количеством до 200 экз/га. При увеличении обилия подроста до 500 экз/га интенсивность обкусывания побегов понижалась до 25%.

В древостоях со сплошным еловым подростом единичные побеги были объединены не более чем на 5% всех его экземпляров. В ольшанниках на участках, где количество елового подроста определялось несколькими десятками на 1 га, интенсивность его использования была в десять раз выше.

Ранее уже отмечалось, что развитые побеги содержат относительно большее количество питательных веществ. При прочих равных условиях развитие побегов определяется освещенностью. Поэтому следует ожидать, что в низкополнотных насаждениях и на открытых участках использование древесно-веточных кормов будет выше, чем под пологом сомкнутых древостоев. Это предположение подтверждается исследованиями, проведенными в Беловежской пуще. Степень различий в использовании иллюстрирует табл. 17.

Использование сосны и ели, данные по которым не приводятся, определялось их обилием и не зависело от сомкнутости

верхнего яруса. Для лиственных пород различия, как правило, были весьма существенными.

Аналогичные закономерности отмечены на Карпатах, где в высокополнотных буковых лесах сильно угнетенный подрост лиственных пород почти не использовался. В то же время зимне-зеленые побеги ежевики и редкий подрост пихты были повреждены почти полностью. Девственным лесам, особенно высокопроизводительным древостоям высших классов бонитета, была свойственна высокая сомкнутость верхнего яруса [Цветков М. А., 1957; Кириков С. В., 1966]. Очевидно, что условия питания для копытных были неблагоприятны.

В нетронутых рубками лесах Нижнего Приангарья в течение 5 лет мы изучали распределение лося. Численность зимующих зверей зависела от глубины снежного покрова. Места зимовок ежегодно были одни и те же — участки темнохвойных древостоев и граничащие с ними зарастающие шелкопрядники (насаждения, усохшие в результате массового повреждения сибирским шелкопрядом). Последние характеризовались максимальными по сравнению с другими угодьями запасами зимних кормов: 30—50 кг/га и их использованием в пределах 50—65%. Расстояние между отдельными небольшими группами зимующих животных составляло 10—20 км.

Условия питания копытных улучшаются по мере разреживания верхнего яруса древостоя и происходящего благодаря этому развитию подраста и подлеска. Очень охотно используют копытные и зайцы кору на ветровале, буреломе и т. п. По данным А. Н. Зырянова (1975), сломанные ветви деревьев в заповеднике «Столбы» являются важным источником пищи марала. Разреживание верхнего яруса в спелых и перестойных древостоях — длительный естественный процесс, который сопровождается постепенным увеличением обилия доступных кормов копытных.

Улучшение условий их питания происходит также при экзогенных сукцессиях древостоев. Масштабы сукцессий особенно велики в хвойных лесах, которые часто выгорают или погибают вследствие массовых размножений вредных насекомых, в частности — сибирского шелкопряда. Эти сукцессии повышают гетерогенность лесных массивов и в целом улучшают экологическую обстановку для растительноядных позвоночных. Подробно вопрос о пространственной структуре лесов и определяющих ее факторах рассмотрен в гл. IV.

В целом условия питания крупных позвоночных-фитофагов в ненарушенных лесах следует считать неблагоприятными. Особенно относится это к многоснежным таежным районам. Ухудшение условий питания происходит по мере увеличения площадей отдельных лесных массивов. Так, П. П. Блузма (1975) показал, что плотность косули в небольших участках леса (до 100 га) была в 4—10 раз выше, чем при увеличении площади сверх 5 тыс. га. Повышение возрастной и природной гетерогенности

лесов, расчленение их открытыми участками улучшает экологическую обстановку. Такие благоприятные ее изменения связаны с деятельностью человека.

* *

*

На поверхности почвы, в лесной подстилке, живом напочвенном покрове условия питания большей части позвоночных благоприятны. Обусловлено это обилием органического вещества, которое служит источником пищи многочисленных беспозвоночных. На лесной подстилке и в верхних слоях почвы скапливается большое количество опадающих семян, а в ряде случаев — также сочных плодов. В холодное время года мертвый напочвенный покров служит местом зимовки основной массы беспозвоночных. В результате создается благоприятная трофическая обстановка для насекомоядных млекопитающих.

Звери, использующие вегетативные части растений, находят на поверхности почвы менее благоприятные условия питания. Обусловлено это угнетением нижних ярусов растительности сомкнутым верхним ярусом.

Из факторов, определяющих количество доступных кормов, ведущее значение у насекомоядных форм и семяедов имеет возможность обнаружения и доступность. Ускользание большого значения обычно не имеет. Условия питания крупными семенами (желудями, орехами) определяется обилием этих кормов. По отношению к крупным растительноядным млекопитающим количество кормов и их качество являются основными факторами, определяющими условия питания.

Г Л А В А III

ИЗМЕНЕНИЕ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ ПТИЦ И ЗВЕРЕЙ ВСЛЕДСТВИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ЛЕСОВ

Для современных лесов характерно прогрессирующее нарушение природной экологической обстановки. В результате изменяются условия питания птиц и млекопитающих, что в свою очередь влияет на степень их участия в биоценотических процессах. Эти явления рассматривались преимущественно с точки зрения оценки влияния антропогенных факторов на численность позвоночных [Формозов А. Н., 1937; Гладков Н. А., Рустамов А. К., 1965; 1966; Дроздов Н. Н., 1967, Фишер Д. и др., 1976]. Анализ литературных материалов, а также наблюдения автора свидетельствуют о качественных различиях между последствиями деятель-

ности человека в лесах и открытом ландшафте, используемом для сельскохозяйственного производства. При любых системах использования из леса берутся дикие растения и животные. Замещают их те же или другие дикие виды, которые приспособились в течение длительной коэволюции к совместному существованию. В лесных сообществах даже после их антропогенных сукцессий сохраняют свое значение те адаптации, которые появились у составляющих сообщества видов независимо от деятельности человека.

Совершенно иная ситуация складывается на сельскохозяйственных землях. У возделываемых растений и домашних животных благодаря направленным антропогенным воздействиям появились нужные человеку признаки. Последние снижают устойчивость культурных форм против неблагоприятных факторов. Одним из таких признаков является способность продуцировать большое количество высокопитательного органического вещества. Не меньшее значение имеет также пониженная способность к конкуренции с дикими видами. В результате сельскохозяйственные экосистемы могут существовать только при антропогенном контроле над протекающими там процессами. Особенно большое значение имеет искусственное удаление одних видов и сокращение численности других. Благодаря этим особенностям, а также ряду других обстоятельств, рассмотренных в отдельных работах [Фридерикс К., 1932; Тишлер В., 1971; Голованова Э. Н., 1975], между сельскохозяйственными экосистемами и лесными сообществами имеются принципиальные различия:

Оценка антропогенных воздействий с точки зрения их биоценотических последствий

В лесах

Замена естественных биогеоценотических связей и процессов направленными антропогенными воздействиями происходит эпизодически.

Антропогенные разрушения сообществ происходят через большие (десятилетия) промежутки времени.

Нарушается естественное количественное соотношение между природными компонентами сообществ.

В регуляции численности членов сообществ ведущее значение сохраняется за естественными экологическими факторами.

На сельскохозяйственных землях

Формирование экосистем определяется направленными антропогенными воздействиями, которые заменяют многие естественные процессы.

Разрушение одних экосистем и формирование других, как правило, происходит ежегодно.

Происходит замена диких средообразующих компонентов экосистемы культурными растениями и домашними животными.

Регуляция численности основных членов экосистемы определяется антропогенными воздействиями.

Сравнение леса и современного открытого ландшафта представляет интерес для объяснения особенностей их взаимного влияния. Ранее [Владышевский Д. В., 1975] мы отмечали, что орнитокомплексы лесов имеют мало общих видов с птичьим населением природных биотопов открытого ландшафта. Преобразование последнего сопровождалось существенными нарушениями

экологической обстановки и сделало поля удобным местом кормежки многих лесных и лесостепных птиц. Для млекопитающих экологическая значимость древесного яруса в целом меньшая и среди них много видов, обитающих как в лесах, так и в открытом ландшафте. Тем не менее для млекопитающих расчленение сплошных лесных массивов сельскохозяйственными угодьями имело большое значение. В дальнейшем оценивая влияние деятельности человека на условия питания лесных птиц и зверей, мы будем характеризовать его также с позиций возможности использования более пластичными видами кормовых ресурсов открытых биотопов.

Из приведенного выше сравнения вытекает общая оценка трофической обстановки в лесах, подвергающихся интенсивному хозяйственному освоению. На обилие тех или иных ресурсов, прежде всего кормовых, деятельность человека оказывает существенное влияние. Однако оно неспецифично, процессы, подобные тем, которые вызывают антропогенные факторы, происходили в лесах и раньше. У позвоночных имеются приспособления, позволяющие наиболее целесообразно реагировать на такие изменения условий питания.

Эти приспособления обычно утрачивают экологическое значение при разрушении лесных сообществ, исчезновении тех элементов местообитаний, среди которых протекала кормодобывающая деятельность животных. Например, сплошнолесосечные рубки ведут к полному разрушению древостоя и появлению нового фитоценоза. Для позвоночных-кронников такое изменение условий питания добычу корма делает невозможной. Адаптации к кормодобыванию в разрушенных местообитаниях у этих животных, как правило, не происходит, и в жизни формирующегося сообщества они не участвуют. Часто в результате антропогенных воздействий лишь изменяется обилие доступных кормов, что ведет к соответствующему уменьшению или увеличению численности животных-потребителей.

Среди различных форм антропогенных воздействий на лес наибольшее значение имеют рубки главного пользования и последующее лесокультурное возобновление. Они определяют облик растительности в промышленных лесах, в районах с высокой плотностью населения. О географическом распространении таких преобразованных насаждений дает представление рис. 7.

В настоящее время происходит непрерывное расширение площади лесов, включаемых в интенсивную эксплуатацию.

ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА НА УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ ПТИЦ В ВЕРХНИХ ЯРУСАХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Для животных, населяющих верхний ярус лесной растительности, значение рубок особенно велико. В настоящее время наиболее распространены сплошнолесосечные рубки, которые ведут

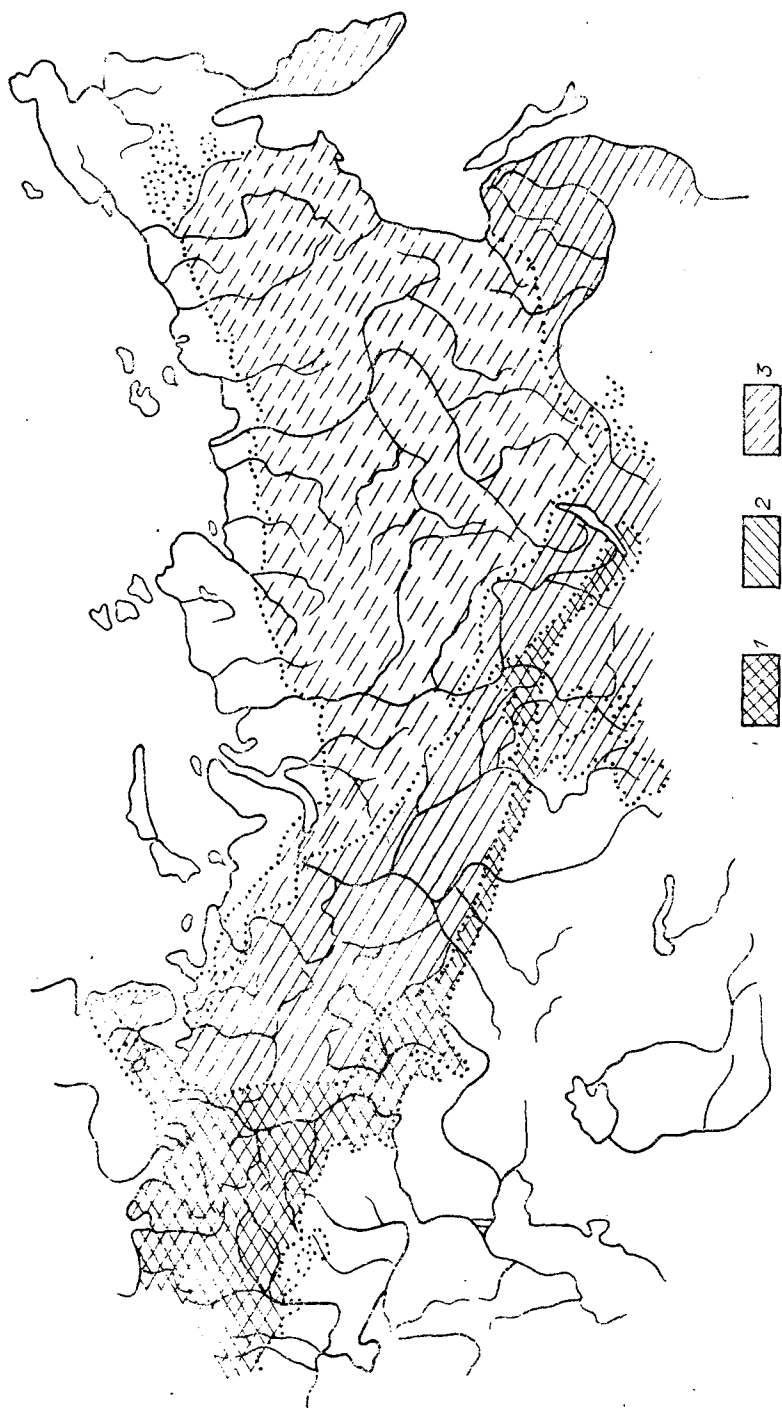


Рис. 7. Схематическое разделение лесов СССР по характеру их использования.

1 — природно-антропогенные леса густонаселенных районов страны; 2 — промышленные леса; 3 — слабо нарушенные леса северо-востока.

к разрушению лесных сообществ. К таким же последствиям приводят верховые пожары. При уничтожении всех деревьев сплошными рубками или пожарами не только исчезает поверхность питания, но и разрушается среда, в которой протекает жизнь позвоночных, населяющих верхний ярус леса. В том и другом случае животные исчезают полностью.

В смешанных насаждениях вследствие различной ценности разных древесных пород и отдельных деревьев, их неодинаковой устойчивости против огня после рубок и пожаров древостой частично сохраняется. Количество деревьев, выживших после пожара, варьирует в больших пределах — от нескольких до десятков процентов. Невырубленными в лесах Сибири, по данным П. М. Верхунова и С. С. Шанина (1961), остается около 10% деревьев верхнего яруса. Представлены они главным образом тонкомером и фаутными экземплярами. Специфической особенностью действия огня является преимущественное уничтожение тонкомерной части древостоя [Мелехов И. С., 1948]. Другое важное отличие пожаров — высокая скорость и большие масштабы разрушения растительности. При верховых пожарах и благоприятной для распространения огня погоде сплошь выгорают леса на огромных площадях.

Источников обсеменения, особенно из числа хвойных, в этом случае не остается, и восстановление насаждений происходит в течение длительного времени и со сменой пород. Иными оказываются последствия рубок, особенно в районах интенсивного лесного хозяйства. Там отдельные участки со спелыми древостоями находятся среди обширных насаждений младшего возраста. Поэтому лесосеки занимают небольшие площади и рубки не столько разрушают среду, сколько повышают мозаичность лесных массивов. При концентрированных рубках спелые насаждения вырубается на большой площади, однако и в этом случае для обеспечения естественного возобновления оставляются кулисы или отдельные экземпляры старых деревьев. Сохраняются также водоохранные и почвозащитные леса. Последствия рубок и пожаров можно разделить на две большие категории: непосредственные (прямые) и отсроченные.

Прямые последствия рубок и пожаров. Заключаются в изменении пространственной структуры лесов, появлении среди сплошных массивов вырубок, дорог, поселков. Это приводит к изменению условий питания как в оставшихся нетронутыми насаждениях, так и в подвергшихся различным видам рубок. Эти изменения могут быть выражены в виде нескольких вариантов (рис. 8).

Варианты *а* и *б* представляют собой сочетания полностью или частично вырубленных участков и сохранившихся насаждений любой конфигурации. В первом варианте изменение условий питания зависит от соотношения $\frac{S}{S_p}$ и $\frac{S - S'}{S_p''}$, поскольку вдоль

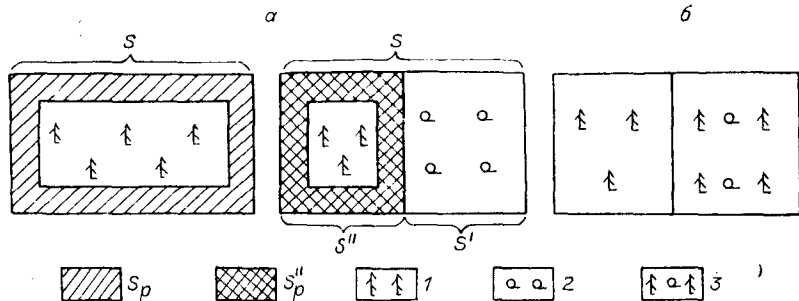


Рис. 8. Различные варианты разрушения верхнего яруса. Участки со сплошнолесосечными (а) и выборочными (б) рубками.

S — общая площадь лесного участка; S' — площадь вырубки; S_p — опушечная полоса насаждения до рубки; S_p'' — то же, после рубки. 1 — нетронутый древостой; 2 — сплошная вырубка; 3 — выборочная вырубка.

опушек условия питания благоприятнее, чем в центральной части насаждений. Оценить их в количественном отношении можно по численности кормящихся там птиц. По мере сокращения общей площади насаждений обычно уменьшается отношение $\frac{S - S'}{S_p''}$, т. е.

условия питания в оставшейся части древостоя становятся более благоприятными. В редких случаях, когда отношение $\frac{S}{S_p} : \frac{S - S'}{S_p''} =$

$= 1$, изменения условий питания не происходит (поскольку разрушенное местообитание во внимание не принимается). Обозначив изменение условий питания через ϵ и выразив его в процентах, получим $\epsilon = 100 - \frac{SS_p''}{S_p(S - S')} \cdot 100$.

Эта формула позволяет дать количественную характеристику следующей закономерности: чем выше протяженность опушки в сохранившемся насаждении, тем благоприятнее там становятся условия питания.

В варианте б изменения трофической обстановки определяются степенью изреживания древостоя. Рассмотрим эту ситуацию, используя в качестве показателя условий питания численность птиц-кронников. Ранее [Владышевский Д. В., 1975] отмечалось, что в древостоях с сомкнутостью близкой к единице численность птичьего населения ниже, чем в среднесомкнутых насаждениях. Только после снижения этого показателя до 0,5 дальнейшее изреживание приводит к сокращению численности птиц, населяющих верхние ярусы растительности.

Указанное явление прежде всего связано с различными условиями питания на деревьях, произрастающих в густых и разреженных насаждениях.

При высокой сомкнутости

Угнетение плодоношения

Преимущественное расположение ассимиляционного аппарата и населяющих его беспозвоночных в менее доступных птицам периферических частях кроны

Пониженная температура под пологом древостоя, что создает для беспозвоночных неблагоприятную обстановку и снижает их общую численность

Более высокая /защищенность кормящихся птиц

При низкой сомкнутости

Снижение защитных свойств местобитаний

Более обильное плодоношение

Хорошее прогревание кроны, повышенное количество листьев на их внутренних частях и обилие доступных птицам беспозвоночных

Хорошее развитие растительности под пологом древостоя, что благоприятствует беспозвоночным и повышает их общую численность.

В гнездовой период наибольшее обилие кронников было отмечено в низкополнотных многоярусных широколиственных лесах Киевской области. Там численность кормящихся птиц достигала 0,1 экз. на одно дерево верхнего яруса. При повышении сомкнутости до 0,7—0,8 этот показатель уменьшался почти вдвое. Использование деревьев верхнего яруса снижается при слабом развитии или отсутствии подроста и подлеска.

После окончания гнездового периода и особенно во время миграций возрастает интенсивность использования как низкополнотных насаждений, так и редины. Например, на редины за один учет в пересчете на 10 деревьев было встречено 0,09 насекомоядных и 0,82 зерноядных птицы. В низкополнотных насаждениях (сомкнутость 0,3—0,5) частота встреч составила соответственно 0,05 и 0,8 экз. птиц.

Наблюдения проводились на Карпатах у верхней границы букового леса. Очевидно, в кронах деревьев условия питания достаточно благоприятны как при сомкнутости 0,3—0,5, так и при более низких показателях. Однако в гнездовой период возможности использования кормов на редины ограничены.

Интенсивность кормежки птиц в низкополнотных насаждениях, на единичных деревьях и в изолированных куртинах в период послегнездовых кочевок и миграций зависит от конкретной пространственной обстановки. Деревья, как бы соединяющие отдельные насаждения, используются наиболее интенсивно. Такие же деревья, стоящие «на отшибе», птицы посещают гораздо реже. Помимо этого фактора важную роль играет состав птичьего населения. Многие птицы-кронники и некоторые древолазы (си-

ницы, славковые, корольки, кукушка, поползень, пищуха) — плохие летуны и избегают даже относительно небольших открытых участков шириной 100—200 м. Также относятся к открытому пространству летяга, белка, соя-полчок. Другие виды кронников и многие дятлы постоянно перемещаются на значительное расстояние, пересекая открытые участки. Именно такие виды наиболее охотно кормятся в кронах разреженно растущих деревьев.

Масштабы антропогенного снижения сомкнутости лесов были особенно велики в прошлом, когда широко практиковались подневольно-выборочные рубки. В настоящее время их экологическим аналогом стали добровольно-выборочные и постепенные рубки. Однако широкого распространения они не получили. В результате площади низкополнотных насаждений и редины сейчас сокращаются [Генсирук С. А., 1975].

Ранее мы отмечали, что эффективность кормодобывающей деятельности позвоночных определяется такими параметрами, как заметность, доступность и обилие корма. Существенное значение в ряде случаев имеет удобство передвижения по обследуемому субстрату. При антропогенном разрушении верхнего яруса значительных изменений роли этих параметров не произошло.

Отдаленные последствия рубок и пожаров. Для птиц и млекопитающих наиболее существенным последствием рубок и пожаров было изменение возрастного состава лесов. Рассмотрим влияние этих изменений на условия питания птиц, населяющих верхние ярусы растительности. В теплое время года основной пищей птиц-кронников служат насекомые, питающиеся зелеными частями растений. Обилие и доступность этих насекомых в первую очередь зависит от фитомассы и химического состава листвы, а также архитектоники крон деревьев разного возраста.

Численность птиц-кронников пропорциональна обилию доступных кормов. Однако учет последних в настоящее время — трудноосуществимая задача. Поэтому рассматривается зависимость между фитомассой зеленых частей растений и численностью птиц, кормящихся на ветвях (рис. 9)¹.

График составлен по материалам собственных наблюдений и данных о фитомассе, взятых из работ М. Я. Оскреткова (1956), А. А. Молчанова (1971), В. В. Смирнова (1971).

Очевидно, наибольшее положительное влияние на численность птиц-кронников нарастание фитомассы листвы и хвои оказывало в период, предшествующий смыканию насаждений, в нашем примере — в возрасте до 20 лет.

За время, предшествующее смыканию насаждений, плотность населения рассматриваемой группы птиц возросла от нуля до показателей, характеризующихся диаграммой на рисунке в левой части оси абсцисс. К сожалению, конкретных данных о нарастании фитомассы за этот период не имеется.

¹ Подробно вопрос о зависимости птиц от фитомассы рассмотрен в гл. IV.

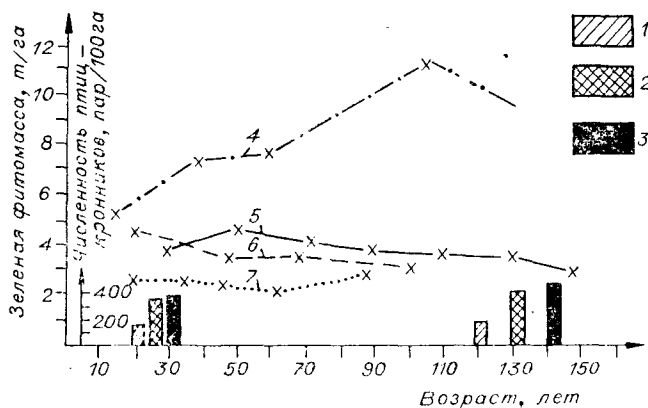


Рис. 9. Зависимость между численностью птиц и фитомассой зеленых частей растений в ельниках (1), сосняках (2), дубравах (3), березняках (4). (Данные о численности птиц в березняках разного возраста не имеется.)

Дальнейшее ее увеличение протекает по-разному. После смыкания почти не изменяется зеленая фитомасса у светолюбивых пород — сосны, березы, дуба и увеличивается с повышением возраста у теневыносливой ели. Последним обстоятельством может быть объяснено увеличение численности птиц, кормящихся в кронах более старых ельников. Очевидно, в насаждениях из светолюбивых пород рост численности птиц-кормильщиков связан с какими-то другими обстоятельствами. Логичным представляется следующее объяснение.

Детальный анализ условий питания птиц в кронах сосновых насаждений и обзор соответствующей литературы [Pearson D. L., 1971; Владышевский Д. В., 1975] свидетельствуют о пониженной доступности там корма вследствие преобладания охвоенных побегов. При повышении возраста как сосновых, так и лиственных насаждений увеличивается протяженность и толщина необлиственных ветвей. В таких местах удобно кормиться не только мелким, но и относительно крупным птицам. Все это ведет к существенному увеличению интенсивности изъятия корма (см. табл. 3). Поскольку его свойства в течение эксперимента не менялись, разницу в скорости использования можно объяснить предпочтительным обследованием толстых ветвей. По мере увеличения протяженности неохоенной части побегов возрастает не только удобство кормодобычания, но и количество кормов, так как в старых насаждениях для беспозвоночных складывается более благоприятная экологическая обстановка, и количество их увеличивается [Воронцов А. П., 1963]. Улучшение условий питания ведет к росту численности кормящихся птиц (см. рис. 9). Рассмотренное явление дополняет наши представления о причинах низкой численности пернатых в молодняках.

Изменение возрастной структуры лесов в сторону увеличения площадей под молодыми насаждениями особенно сильно ухудшило трофическую обстановку для зимующих птиц в таежной зоне, так как там в холодное время года они кормятся преимущественно семенами деревьев [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974]. Даже в районах с относительно мягкими зимами — в Киевской области, на Карпатах — в молодняках из-за нерегулярного и скудного плодоношения птицы находят мало пищи и их численность оказывается в 3—5 раза ниже, чем в древостоях старших возрастов.

Рубки и пожары способствуют не только широкому распространению молодых насаждений, но и изменению их породного состава. В хвойных лесах таежной зоны оно чаще всего идет в направлении смены на мелколиственные породы. Значение этих смен, как и в предыдущем случае, особенно велико для зимующих птиц. Развитие мелколиственных лесов вместо темнохвойных привело к резкому ухудшению условий питания обширной группы птиц-семяеда (за исключением нескольких видов, питающихся семенами березы).

Помимо перечисленных факторов отрицательно влияет на условия питания в кронах ряд других воздействий. Рубки ухода и применение гербицидов в сосняках ведут к уменьшению примеси мелколиственных пород, которые часто имеют более богатую и разнообразную фауну беспозвоночных, чем сосна. При санитарных рубках удаляются избыточные насекомыми больные деревья. Заготовка кедровых орехов непосредственно уменьшает запасы этого корма в кронах деревьев. Химические методы борьбы с вредными насекомыми приводят к массовой гибели беспозвоночных — кормовых объектов птиц. В пределах отдельных лесных массивов эти неблагоприятные воздействия нередко оказывают определяющее влияние на условия питания птиц-кронников. Однако в пределах обширных территорий роль этих факторов оказывается несопоставимой с той, которую играют рубки главного пользования и пожары. В целом изменения условий питания позвоночных-кронников, вызванные деятельностью человека, имеют для них отрицательное значение.

УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ В ТРАВЯНИСТО-КУСТАРНИКОВОМ ЯРУСЕ И НА ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ

Поверхность почвы, живой и мертвый напочвенный покров, подрост и подлесок являются местом добычи корма многих птиц и основной массы млекопитающих. Эти элементы биотипа часто используют и виды, населяющие кроны деревьев. Условия питания под пологом верхнего яруса связаны с развитием напочвенного покрова, подроста и подлеска. Их обилие варьирует в больших пределах, и если в древостоях сомкнутый верхний ярус име-

Использование птицами семян сосны, размещенных на ветвях подроста разной густоты. Красноярская лесостепь

Места размещения корма	Размеще- но семян, шт.	Густота подроста, шт/100 м ²	Период наблюдений	Используй- вание, % в сут
Подрост сосны, неохвоен- ные части ветвей	200	0,7—1,8	Ноябрь — декабрь	0,3—0,8
Там же	350	57—170	Тот же	10,4—35,7
Подрост осины под поло- гом мелколистственного на- саждения	150	2,7—4,9	Ноябрь — январь	0,2—0,6
Подрост на реднине	250	110—180	Тот же	12,3—29,8

ется почти всегда, то сомкнутость подроста, подлеска и т. п. может изменяться от нуля до показателей, близких к единице.

Верхним ярусам растительности как поверхности питания присущ ряд специфических свойств — прерывистость пространственного распределения, снижение механической прочности ветвей по мере удаления от ствола, преимущественное расположение хвои или листвы на терминальных частях побегов. Позвоночные, добывающие корм при передвижении по поверхности почвы, с такими закономерными изменениями свойств субстрата не сталкиваются. Наиболее удобные для передвижения мелких животных элементы напочвенного покрова — стволы упавших деревьев или лесная подстилка — чередуются с неудобными — высоким моховым покровом и густой травянистой растительностью, толстой подушкой из отмерших стеблей. Такие участки могут быть более или менее подходящими местами кормодобывания для одних видов и малоприспособленными для других. Мозаика напочвенного покрова чрезвычайно изменчива, и соответственно, условия питания на поверхности почвы у разных видов позвоночных сильно варьируют.

Например, при описании влияния пожаров и рубок на птиц-кروшников мы отмечали, что в низкополнотных насаждениях условия питания благоприятнее, чем на тех же породах при высокой сомкнутости. Противоположная картина имеет место по отношению к нижним ярусам растительности. Их слабое развитие, разреженное произрастание отдельных экземпляров обычно связано с высокой полнотой основного древостоя. Если редкостойные деревья отличаются мощными удобными для кормодобывания кронами, то встречающиеся в виде отдельных куртин или экземпляров куст рники и подрост часто сильно угнетены и как место кормежки птицами почти не используются. Это оказывает решающее влияние на интенсивность потребления имеющихся там кормов (см. табл. 1 и 18). На примере птиц в этих таблицах показана зависимость между интенсивностью использования кормов и развитием нижних ярусов растительности.

Интенсивность использования кормовых объектов (пупариев мух) в нижних ярусах растительности

Место размещения корма	Размещено пупариев, шт.	Использование, % в сутки	Период наблюдений	Вероятные потребители
<i>Нижнее Приангарье</i>				
Перестойный сосняк травянистый, на стеблях орляка на высоте 40—50 см	150	0,3—0,6	Июнь — июль	Садовая камышевка, таежный сверчок
В том же сосняке, в куртинах спиреи на высоте 40—50 см	100	1,9—4,7	Тот же	Те же
Зарастающая гарь, куртины густых кустарников, на ветвях на высоте 1,7—2,0 м	200	3,8—9,7	Июль	Садовая камышевка, сверчки, славки
На той же гари, на верхних частях стеблей веишника	100	0,2—0,8	»	Сверчки (?)
<i>Красноярская лесостепь</i>				
Несомкнувшиеся посадки сосны, на неохвоенных частях побегов на высоте 1,5—1,8 м	150	10,5—17,3	Август	Славки, пухляк, большая синица, московка
В тех же посадках, на верхних частях стеблей злаков	150	0,4—0,9	»	?

При прямых визуальных наблюдениях во всех пунктах работ отмечено предпочтение густых куртин как места кормежки синицами, славковыми, завирушками, крапивниками. Эти птицы, отыскивая пищу под пологом древостоя, как правило, держались на участках с наиболее развитым нижним ярусом.

Высокая сомкнутость основного древостоя далеко не единственная причина слабого развития подроста и подлеска. Тот и другой на зарастающих вырубках и гарях может быть разрежен вследствие подавления древесной и кустарниковой растительности травянистой. В этом случае видовой состав позвоночных и интенсивность использования ими кустарников и подроста иные, что иллюстрируют данные, приведенные в табл. 19.

Во всех случаях имело место гораздо более интенсивное поедание пупариев, находившихся на удобном для кормодобывания субстрате, — жестких стеблях растений. Особенно заметно предпочтение, отдаваемое птицами неохвоенным ветвям сосны. В то же время граничащие с кустарниками и подростом куртины травя-

листных растений создают необходимые для птиц условия и одновременно являются источником пищи. Перемещаясь среди трав, птицы задерживаются на удобном для кормодобыывания субстрате — ветвях кустарников и интенсивно используют имеющиеся там корма.

Антропогенные воздействия оказывают большое влияние на синузальную структуру растительности, обилие и размеры участков с мертвым покровом, обилие древесного опада и опада. Происходящие там изменения трофической обстановки рассматриваются для двух групп позвоночных — птиц и копытных. Для других млекопитающих имеется меньше данных, поэтому относящиеся к ним сведения носят фрагментарный характер.

Влияние антропогенных сукцессий лесной растительности на условия питания птиц. При антропогенных сукцессиях растительности на зарастающих вырубках и гарях часто складывается ситуация, при которой молодые деревца совместно с кустами и травами образуют сплошной покров. Когда такие участки занимают небольшие площади, на них происходит значительное снижение силы ветра, который отрицательно влияет на беспозвоночных. С другой стороны, температурный режим для них там также благоприятен. Все это улучшает условия питания пернатых, причем особенно заметное положительное влияние оказывают жесткостебельные растения. Связано это не только с удобством их обследования, но и с более богатой фауной насекомых-фитофагов на подросте, подлеске, крупнотравье, чем на злаках, которые представлены вейником. Современная система лесохозяйственных мероприятий направлена на быстрейшее облесение вырубок. Появление среди травянистых сообществ значительного количества молодых деревьев благоприятно сказывается на условиях питания птиц.

Для пернатых, передвигающихся по поверхности почвы, развитый травостой обычно служит помехой. Однако на вырубках он подвергается частичному разрушению при производстве лесных культур, трелевке, раскорчевке. На оголенных участках почвы птицы кормятся очень охотно. Например, на вырубке с трехлетними культурами (Прикарпатье) зарегистрировано 217 случаев поимки жуланом беспозвоночных. В 93 случаях добыча была поймана в воздухе, 21 раз — взята с участков, где покров не был нарушен, и 113 — с плужных борозд. Там же из 712 встреч с лесными коньками 423, или 58%, пришлось на птиц, вспугнутых с плужных борозд. В местах наблюдений последние занимали около 20% всей площади вырубок. Дистанция вспугивания с борозд и из травы была одинакова. Эта благоприятная для птиц трофическая обстановка сохраняется в течение летних месяцев. Осенью, когда происходит отмирание растительности, беспозвоночные мигрируют в лесную подстилку и верхний слой почвы, где становятся недоступными для пернатых (поскольку толстая «подушка» из отмерших стеблей препятствует кормодобыыванию,

а лишенной подстилки почвы беспозвоночные избегают). Неблагоприятные условия питания сохраняются до весны, и количество кормящихся на зарастающих вырубках и гарях насекомоядных птиц в холодное время года незначительно.

По-иному складывается обстановка для зерноядных видов, которые обычно находят среди развитой травянистой растительности достаточное количество сорняков с доступными семенами. Способствует появлению этих растений нарушение естественного почвенного покрова. По наблюдениям в Приангарье, в таких местах регулярно кормятся снегири, чечетки, осенью — овсянки. Интенсивность использования семян сильно варьирует. Они поедаются почти полностью у предпочитаемых видов — конопля сорной, мари белой, гравилата алепского, крапивы (на уровне 90—95% от доступной части урожая). У других сорняков этот показатель колеблется в пределах 40—60%. Почти полное изъятие предпочитаемых кормов свидетельствует о зависимости от них потребителей.

Большое количество пищи на вырубках и гарях, оставленных под естественное зарастание, находят плодоядные птицы. Обусловлено это значительным участием в травянисто-кустарничковых ассоциациях ягодных растений (малины, брусники, смородины, бузины и др.). На вырубках часто сохраняются деревья II—III ярусов — яблоня, груша, рябина, которые совместно с крупными кустарниками (боярышником, черемухой) образуют обильно плодоносящие куртины.

Развитие древесной растительности и ее смыкание вызывает угнетение травянистой. Начавшись, этот процесс протекает быстро и заканчивается в период формирования жердняка, когда существенно ухудшаются условия питания обитателей травянисто-кустарничкового яруса. Под пологом молодого насаждения складывается лесная обстановка. Однако на поверхности почвы отсутствуют характерные для спелых древостоев корма — опавшие семена деревьев. Только птицы, питающиеся беспозвоночными-педобионтами, находят там много пищи (дрозды, зарянка, соловьи). Рост и развитие древостоя сопровождается изреживанием верхнего яруса, и под его пологом формируется травянистый покров, подрост и подлесок. Обильнее и устойчивее становится плодоношение. Однако к возрасту рубки развитие этих компонентов и свойств леса еще далеко от кульминационного. Поэтому для обитающих в нижних ярусах птиц условия питания также оказываются далекими от оптимальных.

Таким образом, широкое распространение антропогенных сукцессий приводит к прогрессирующему сокращению площадей под древостоями, достигшими возраста перестойных. В то же время в насаждениях младших возрастов условия питания для птиц в целом неблагоприятны.

Влияние деятельности человека на условия питания копытных. Эта группа животных является чуть ли не единственной, для ко-

торой антропогенные преобразования лесов улучшили трофическую обстановку. Количественная сторона этих улучшений может быть проиллюстрирована следующими данными (табл. 20).

Наибольшие различия были получены в сосняках для лося — потребителя крупных, «тяжелых» побегов, которых особенно много в сосновых молодняках. На основании литературных данных Е. К. Тимофеева (1974) отмечает, что максимальные показатели кормности зарегистрированы в сосняках 11—15 лет — до 5 т/га. Косуля использует наиболее «тонкомерные» побеги, которые в значительном количестве имеются не только в молодняках, но и под пологом древостоев. Поэтому различия в кормности разных угодий для этого вида не столь велики. Олень занимает промежуточное положение.

Вызванные рубками или пожарами сукцессии часто происходят со сменой пород. Это может привести к замене привлекательных для копытных растений неохотно поедаемыми. В таких случаях, несмотря на увеличение общей массы побегов в доступной для животных зоне, улучшения условий питания не происходит. В частности, подобное явление наблюдалось в Печоро-Илычском заповеднике при смене сосняков березняками [Ланина Л. Б., 1959]. Однако подобные ситуации нехарактерны, на большинстве вырубок и гарей широко распространена осина — охотно поедаемая порода.

Для правильной оценки данных, приведенных в табл. 20, необходимо учитывать, что абсолютный запас потенциально доступного корма всегда больше той его части, которая используется животными. Это явление подробно рассмотрено в гл. II. Соотношение между общей и доступной частью кормов выражается формулой.

$$G = \frac{a - c}{b - c},$$

где G — различия кормности; a , b — запас корма в сравниваемых типах угодий, причем $a > b$; c — постоянная, обозначающая вес неиспользуемого при данной ситуации остатка. Из формулы следует, что показатель G всегда больше того, который был бы получен при сравнении абсолютных запасов.

Важной особенностью условий питания на вырубках является не только обилие кормов, но и высокая их привлекательность. В сомкнутых посадениях побеги на подросте и подлеске менее развиты, имеют меньший прирост, беднее питательными веществами. Животные используют такой корм неохотно (см. табл. 17).

При повышении сомкнутости верхнего яруса меньше всего снижается интенсивность использования хвойных пород, так как потребление хвои определяется не столько ее питательностью (которая выше, чем побегов лиственных пород), сколько содержанием ядовитых веществ и соотносительным количеством в рационе разных компонентов [Владышевский Д. В. 1967].

Запасы зимних кормов копытных на зарастающих вырубках (гарях) и в спелых лесах

Вид	Место наблюдений	Биотон	Запас, кг/га	Автор
Лось	Березинский заповедник	Сосновые молодняки Спелые сосняки Мелколиственные молодняки Мелколиственные спелые леса	2500 12—30 240 22—35	В. С. Романов и др., (1975)
»	Печоро-Ильчский заповедник	Гари и молодняки	830—3200	Л. Б. Ланina (1959)
Благородный олень	Закарпатская область	Темнохвойные леса Зарастающие вырубки с хвойными породами	940 64	Собственные данные
»	Литва	Спелые буковые леса Спелые темнохвойные леса Лиственные молодняки Лиственные насаждения старших возрастов	8—14 7—15 38±4,9 8,0±0,3	В. И. Падайга (1970)
Косуля	Правобережная Украина	Смешанные хвойно-лиственные молодняки Смешанные среднелотные леса до 70 лет Хвойные молодняки	38,0 23,1 22,0	А. В. Карпенко (1966) Г. М. Ельский (1976)
»	Приангарье	Спелые сосняки	4—10	

П р и м е ч а н и е. Данные разных авторов получены различными способами и сравнивать их нельзя. Однако в пределах одного места наблюдений приемы работ не менялись и сопоставлять запасы корма в молодняках и более старых насаждениях правомерно.

Условия питания зависят не только от обилия кормов, но и пригодности для кормодобывания тех или иных участков леса. Эта пригодность определяется двумя группами факторов. С одной стороны, защитными свойствами насаждений, т. е. степенью безопасности животных в случае нападения на них врагов, и с другой — частотой встреч с преследователями. Для видов, кормящихся в верхних ярусах растительности, кроны деревьев обычно служат укрытием. Поэтому использование их птицами и млекопитающими определяется количеством доступного корма, в то время как защитные свойства большого значения не имеют. На поверхности почвы, в нижних ярусах растительности роль защитности резко возрастает, особенно по отношению к растительноядным млекопитающим. Человек, добывая копытных, принципиально изменил характер связи между хищником (человеком) и жертвой. Для естественных врагов млекопитающих была характерна связь между обилием хищников и жертв. Интенсивность преследования, выраженная отношением частоты встреч с врагами к числу случаев нападений, была относительно постоянна.

В настоящее время зависимость между количеством охотников и численностью охотничьих животных отсутствует. Отношение частоты встреч с людьми, преследующими животных и относящихся к ним безразлично, чрезвычайно изменчиво. Все это существенно влияет на возможность использования копытными кормов в лесах с разным уровнем посещаемости. Например, на Карпатах олени почти не использовали в качестве кормежки наиболее заселенные людьми речные долины. В период исследований (1958—1969 гг.) эти звери не встречались даже в примыкающей к долинам полосе лесов на глубину до 1 км. Косули там наблюдались единично. Субальпийский пояс люди не посещали с сентября по июнь. Осенью, до установления глубокого снежного покрова, и весной там регулярно кормились косули. Однако с июня по август во время использования субальпийских лугов под выпас, олени там отсутствовали. Трудно также объяснить чем-либо иным, кроме отрицательного влияния беспокойства, почти полное отсутствие оленей в предгорных лесах Карпат. Повсюду вдоль дорог в окрестностях населенных пунктов встречались лишь единичные следы жизнедеятельности этих животных, а запасы древесно-веточных кормов оставались неиспользованными. В то же время на расстоянии 1—2 км вглубь леса использование побегов достигало 60—80%. Очевидно, в этих случаях встреча с человеком служила сигналом опасности, а антропогенный фактор беспокойства был главной причиной, ограничивающей осваиваемую животными территорию.

В Беловежской пуще в 1960—1965 гг. олени избегали периферийных участков лесных массивов, которые граничили с сельскохозяйственными угодьями и населенными пунктами. В центральных частях заповедника плотность этих животных была в 3—4 раза выше и использование ими кормов соответственно большим.

По мере роста численности зверей и увеличения частоты их встреч с людьми, машинами, мотоциклистами уменьшалась дистанция испугивания и бегства. Так, дистанция испугивания со 150—200 м в 1961 г. сократилась к 1968 г. до 50 м, т. е. произошло привыкание животных. Благодаря ему в 1965—1968 гг. олени заселили всю территорию лесного массива.

Наиболее очевидна зависимость скорости привыкания от интенсивности преследования. Так, в Приангарье за период наших работ (1970—1978 гг.) каких-либо изменений в оборонительных реакциях копытных отметить не удалось. Постоянное преследование животных и сейчас обуславливает отсутствие их в часто посещаемых людьми местах. Очевидно, что имеющиеся там корма остаются неиспользованными.

Другой отрицательный фактор — прямая защита растений человеком. Заключается она в применении решпелентов и в огораживании. Оба эти метода широко применяются в зарубежных охотничьих хозяйствах [Малиновский А. В., 1973]. В нашей стране такая защита осуществляется в ограниченных масштабах и не определяет условия питания.

Деятельность человека существенно повлияла на трофическую обстановку у других позвоночных. Для зайцев условия питания улучшились благодаря рубкам. Они привели к уменьшению размеров сплошных лесных массивов и появлению среди них открытых участков. Обильны доступные корма на зарастающих вырубках. Улучшению условий питания зайцев способствуют не только сплошные рубки, но и различные виды постепенных, включая рубки ухода. Они снижают сомкнутость верхнего яруса и улучшают световой режим под его пологом. Между увеличением кормов зверей-фитофагов и ростом освещенности под пологом древостоя имеется выраженная зависимость с коэффициентом корреляции $r = +0,65 \pm 0,6$ [Падайга В. И., 1971]. Расширение ареала русака в северном направлении стало классическим примером положительного влияния на этого зверька антропогенных изменений лесов (Груздев В. В., 1974).

Трофическая обстановка для мелких млекопитающих в результате деятельности человека ухудшилась. Грызуны, питающиеся семенами, а также землеройки в молодых насаждениях этого корма не находят. Кроме того, пищедобывательная деятельность мелких зверьков осложняется низкими защитными свойствами молодняков с мертвым покровом. Зимой там отсутствуют удобные для перемещения подснежные пустоты. При проведении рубок ухода и санитарных рубок выбираются отмирающие деревья, ветровал и бурелом. Это также усложняет условия питания, поскольку снижает защитные свойства местообитаний. В результате численность мышевидных грызунов в лесах с интенсивным ведением хозяйства оказывается ниже, чем в природных древостоях старших классов возраста [Петров, О. В., 1950; Керзина М. Н., 1956; Новиков Г. А., 1959].

ВЛИЯНИЕ НА УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСОВ

До сих пор, рассматривая условия питания птиц и зверей, мы лишь в общих чертах отмечали положительное значение гетерогенности лесных массивов. На примере позвоночных-наземников удобно рассмотреть это явление более подробно.

Условия питания в узком смысле слова определяются заметностью корма, его доступностью и количеством. Важное значение в ряде случаев имеет свойство обследуемого при кормодобывании субстрата. Однако возможность использования кормов зависит не только от перечисленных факторов. Например, на зарастающих вырубках позвоночные на одят большое количество ягод, в то же время по своим защитным свойствам это место кормежки может не обеспечивать потребителей плодов местами для отдыха или ночевки. В таком случае на возможность использования этого корма будет влиять расстояние между укрытиями и плодоносящими растениями. Особенно неохотно на значительное (100—200 м) расстояние перелетают рябчики. Избегают также пересекать открытые участки черные дрозды, славки, лесные завирушки.

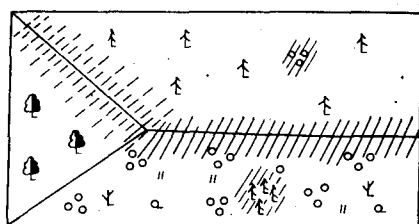
В зимнее время соболь в Западном Саяне, по наблюдениям А. И. Хлебникова (1977), кормился на рубках не далее 100 м от опушки. На Карпатах, по нашим наблюдениям, лесная куница охотилась на рубках в неширокой до 200 м полосе от опушки леса. На субальпийских лугах на такое же расстояние от леса удалялись пасущиеся козули. Такое частичное освоение богатых кормом, но недостаточно подходящих по другим свойствам растительных сообществ — обычное явление. Однако изучено оно очень слабо [Pinowski, J, 1959; Юргенсон П. Б., 1968a; Владышевский, Д. В., 1975; Хлебников А. И., 1977].

Широко распространены ситуации, при которых животные испытывают недостаток в биотопах с отдельными группами кормов. Например, в Нижнем Приангарье у рябчика отмечена следующая сезонная смена предпочитаемых биотопов и мест кормежки (рис. 10).

Весной птицы кормились в светлохвойных и мелколиственных лесах, где в избытке имелись сезонные корма — ветренница и другие эфемероиды. В конце лета концентрировались на границе между темнохвойной тайгой и ягодниками, а также в сихтовоеловых древостоях по дну распадков. В неурожайные годы широко осваивали глубинные участки темнохвойной тайги. Зимой кормились в березняках по опушкам с темнохвойными насаждениями, в смешанных молодняках. Во все сезоны наибольшая плотность рябчиков наблюдалась по опушкам, где условия питания были особенно благоприятными не только в связи с обилием корма, но и близостью укрытий. Главным фактором, определяющим

Рис. 10. Предпочтительные места кормежки у рябчика в Нижнем Приангарье.

1 — темнохвойная тайга; 2 — зарастающие шелкопрядники; 3 — березняки; 4 — места наибольшей концентрации птиц зимой; 5 — осенью.



структуру местообитаний и трофическую обстановку в этих условиях, была степень мозаичности, т.е. расчлененность темнохвойной тайги березняками и зарастающими шелкопрядниками.

В местах же преобладания последних — наличие участков пихтово-еловых древостоев. Оптимальный кормовой биотоп рябчика можно было бы представить как чередование нешироких 50—100-метровых полос березняков, шелкопрядников и темнохвойной тайги. Очевидно, рубки, особенно узколесосечные, ведут к благоприятствующему рябчику расчленению сплошных лесных массивов.

Другой пример, относящийся к лесной кунице — характерному обитателю старолесья и специализированному хищнику, также свидетельствует о существовании некоторой наиболее желательной степени гетерогенности местообитаний. На Карпатах,

Таблица 21

Питание куницы на Карпатах. Лесоохотничье хозяйство «Осмолада» и «Советские Карпаты», 112 данных, 1966—1968 гг.

Корма	Встречаемость	Доля остатков корма от объема экскрементов
		%
Ягоды (малина, черника)	54,5	80—100
Насекомые	51,8	3—25
в том числе: геотрупы	38,4	3—20
жужелицы	27,7	1—5
Мышевидные грызуны	22,4	7—65
Ящерицы	9,8	5—15
Полчек	4,5	
Воробьиные птицы	4,5	
Рябчик	2,7	
Белка	1,8	
Зяц-русак	0,9	
Косуля	0,9	

Примечание. В двух случаях осенние экскременты состояли из осадков ос.

где проводились наши наблюдения, в рационе куницы значительное место занимают ягоды. Под пологом господствующих еловых и буковых древостоев ягодные растения почти не встречаются, и основную массу этого корма куницы находят на вырубках. В рационе зверьков он занимает значительное место (табл. 21).

Логично предположить, что появление антропогенных биотопов — зарастающих вырубок, изобилующих ягодными растениями, благоприятно сказывается на условиях питания этих зверьков. В то же время им для удовлетворения своих потребностей

нужно сравнительно немного ягодных кормов. Обилие последних на вырубках достигает сотен килограмм на гектар [Владышевский Д. В., Мойсеева В. З., 1968], а использование — 5—10% [Владышевский Д. В., 1964]. Очевидно, что даже небольшие по площади ягодники, составляющие ничтожную часть участка обитания куницы, могут полностью обеспечить зверьков этим кормом.

Таким образом, по отношению к отдельным видам и экологически близким группам животных в каждом конкретном случае существуют свои оптимальные сочетания растительных формаций с разными кормовыми и защитными свойствами

В естественных условиях «оптимальной мозаичности», как правило, не бывает. Основная масса позвоночных всегда испытывает недостаток в тех или иных биотопах или их элементах. Судя по наблюдениям в ненарушенных лесах Приангарья, такими дефицитными биотопами в таежной полосе до начала рубок чаще всего оказывались открытые участки или насаждения менее распространенных пород. Одним из основных последствий лесоэксплуатации и сельскохозяйственного освоения вырубленных участков было увеличение расчлененности сплошных лесных массивов. Это в целом значительно улучшило условия питания многих позвоночных. Количественная характеристика увеличения протяженности опушек в измененных человеком лесах приведена в IV гл.

Изменение условий питания на граничащих с лесом открытых участках. Возможность использования примыкающих к насаждениям открытых участков обуславливается не только близостью укрытий, но и теми изменениями, которые произошли на сельскохозяйственных землях. Значение антропогенных преобразований открытых ландшафтов рассмотрено в отдельной работе [Владышевский Д. В., 1975]. Для млекопитающих изменение условий питания имело несколько иное значение. Оно детально изучено по отношению к мелким грызунам [Максимов А. А., 1964; Башенина Н. В., 1977]. Использование посевов зерновых бурундуком отмечал В. И. Телегин (1969). Мы наблюдали кормежки этих зверьков под скошенными валками ржи в Нижнем Приангарье. Крупные растительноядные звери могут поедать весьма привлекательные для них культурные растения далеко не всегда. Превращение обрабатываемых земель в пастбища для диких копытных недопустимо по экономическим соображениям. Это обстоятельство не учитывалось в период восстановления их численности. Сейчас же деятельность некоторых видов, в частности кабана, начала наносить ощутимый ущерб (Евтушевский Н. Н., 1973; Разумовский Б. И., Гунчак Н. С., 1973; Соломатин А. О., 1975; Тимофеева Е. К., 1975]. Кроме того, на полях гораздо сильнее, чем в лесах, проявляется отрицательное действие фактора беспокойства. В настоящее время чаще других копытных сельскохозяйственные угодья посещают косуля и кабан.

Не причиняют существенного ущерба посевам звери средней

Т а б л и ц а 22

Питание лисицы в лесохозяйственных хозяйствах «Осмолода» и «Советские Карпаты», верхняя граница леса, 1966—1967 гг.

Корм	Зима, 65 данных		Лето, 79 данных	
	В сколь- ких экскре- ментах отме- чено, шт.	Встречае- мость, %	В сколь- ких экскре- ментах, шт.	Встречае- мость, %
Мелкие грызуны	31	47,6	32	40,5
Кухонные отходы, па- дадь домашних жи- вотных	29	44,6	8	10,1
Дикие копытные, вклю- чая падаль	19	29,2	8	10,1
Ящерицы	11	16,9	3	3,8
Заяц-русак	7	10,8	2	2,5
Насекомые	6	9,2	40	50,7
Травянистые растения	4	6,2	—	—
Рябчик	3	4,6	—	—
Другие птицы	3	4,6	3	3,8
Ягоды	—	—	69	87,3
Прочие ,	7	10,8	11	13,9

* Антропогенные корма.

величины (русак, лисица) и мероприятия против использования ими полей не проводятся. В то же время условия питания упомянутых видов улучшаются, если рядом с лесом находятся обрабатываемые земли и населенные пункты. Рассмотрим механизм этого явления на примере лисицы.

Наблюдения проводились на Карпатах и в Прикарпатье. Антропогенные изменения условий питания были четко выражены в Прикарпатье и гораздо слабее — на Карпатах у верхней границы леса и на субальпийских лугах. Там горные пастбища использовались только для отгонного животноводства. При средней численности мышевидных грызунов (4—5 зверьков на 100 ловушко-суток) питание лисицы у верхней границы леса было следующим (табл. 22).

Кроме кухонных отходов и падали домашних животных благодаря деятельности человека, вероятно, увеличилось количество доступных насекомых — жуков-навозников, развивающихся в помете крупного рогатого скота. Остальные кормовые объекты были явно «дикого» происхождения, только часть русаков могла быть представлена зверьками из петель, расставленных браконьерами (ружейная охота на зайцев в хозяйствах не производилась). Значительный процент падали объясняется регулярными кормежками лис на медвежьей приваде — трупах лошадей. В хозяйстве «Советские Карпаты», где привада не выкладывалась, падаль

Питание лисицы в Прикарпатье. Зима, 1967—1968 гг.

Корм	В сезон охоты, 305 данных		После сезона, 467 данных	
	В сколь- ких экскремен- тах отме- чено, шт.	Встречае- мость, %.	В сколь- ких экскремен- тах отме- чено, шт.	Встречае- мость, %
Кухонные отходы, па- даль **	114	37,4	200	42,8
Мелкие грызуны	81	26,6	148	31,7
Сахарная свекла **	41	13,4	39	8,4
Заяц-русак *	41	13,4	5	1,1
Домашние птицы **	27	8,9	42	9,0
Ондатра *	25	8,2	41	8,8
Серая крыса *	14	4,6	17	3,6
Рыба *	13	4,3	15	3,2
Дикие птицы	12	3,9	12	2,6
Мелкие воробьиные	9	2,9	18	3,9
Врановые *	6	2,0	3	0,6
Прочие	35	11,5	37	7,9

* — «дикие» корма, доступность которых возросла благодаря дея-
тельности человека; ** — антропогенные корма.

в пище лисицы встречалась единично. В целом антропогенные корма играли весьма существенную роль.

В Прикарпатье сбор экскрементов проводился по опушкам с полями, по дамбам вокруг карповых прудов. Численность грызунов в период наблюдений была очень низкая, весной даже в характерных стадиях переживания часто не было следов жизнедеятельности этих зверьков. Состав пищи лисицы, особенно зимой, отличался преобладанием кормов антропогенного происхождения (табл. 23).

Причины увеличения доступности «диких» кормов различны. Ондатра и рыба после спуска воды в прудах оказались в бедственном положении. Эти животные скопились в отводных каналах, по берегам которых регулярно охотилась лисица. Русаки в сезон охоты стали доступны благодаря появлению подранков. Об интенсивности преследования этих зверьков в районе наблюдений свидетельствуют следующие данные. В открытые для охоты дни количество слышимых выстрелов колебалось при очень плохой погоде от 12 до 22 и при хорошей — до полутора-двух сотен. В то же время ни нам, ни опрошенным охотникам чужих подранков добывать не приходилось. Несомненно, все они становились жертвами хищников, прежде всего лисицы. Врановые также становились ее добычей благодаря отстрелу птиц охотниками. Общая встречаемость антропогенных кормов в составе экскрементов достигала 81 %. Эта пища, обилие и доступность которой была

гораздо постоянное, чем мелких грызунов, определяла условия питания лисицы и обеспечивала высокий уровень ее численности.

Другие хищники находят в измененных человеком открытых биотопах как животные, так и растительные корма. Широко известно поедание медведем и волком домашних животных. Хищники-полифаги используют плоды культурных растений. Важную роль антропогенные корма играют в питании волка, для других видов определяющего значения они не имеют (Наумов Н. П., 1967).

Таким образом, благодаря сельскохозяйственному производству в биотопах открытого ландшафта появилась устойчивая пищевая база для хищников-полифагов. Высокая доступность имеющихся там кормов обусловлена слабым развитием у них защитных приспособлений, отсутствием зависимости между процветанием «жертв» и их использованием дикими животными.

Другие формы антропогенных воздействий на условия питания. По сравнению с рассмотренными имеют меньшее значение. Для насекомоядных птиц и землероек, питающихся беспозвоночными-педобионтами, ухудшают условия питания мелиоративные работы, ведущие к понижению уровня грунтовых вод. Выпасаемый в лесу скот является прямым конкурентом диких копытных, присутствие возле стад собак ведет к повышенному воздействию фактора беспокойства. Сбор ягод ухудшает кормовую базу плодоядных животных. Заготовки орехов уменьшают количество этого корма не только в кронах, но и на почве.

На условия питания мелких млекопитающих существенное отрицательное влияние оказывают рубки промежуточного пользования и санитарный уход за лесом, благодаря чему резко сокращается количество ветровала и бурелома. Его важное для многих животных значение мы уже отмечали. Обилие валежа в девственных лесах велико. По нашим данным, в пихтово-еловых древостоях Нижнего Приангарья на 1 га количество упавших стволов с нижним диаметром от 24 см и выше колебалось от 12 до 41. Для Западного Саяна А. И. Хлебников (1977) на основании обработки обширных лесоустроительных материалов приводит запас валежника до 20 шт/га (общая длина упавших стволов превышает 1 км). Исчезновение или резкое снижение обилия этих элементов биотопа отрицательно сказывается на условиях питания почти всех лесных млекопитающих (кроме копытных), а также многих птиц-наземников.

Из других антропогенных изменений положительное значение имеет устройство лесовозных и скотопрогонных дорог, троп, на которых корм отличается повышенной заметностью и доступностью. Насколько охотнее кормятся птицы на участках с искусственно угнетенным или разрушенным травостоем, свидетельствуют следующие данные (табл. 24).

Благоприятные условия кормодобывания способствуют интенсивному использованию пищевых объектов на дорогах, тро-

Т а б л и ц а 24

Степень предпочтения некоторыми птицами участков, лишенных травянистой растительности

Место наблюдений	Вид	Степень предпочтения
Широколиственный лес, Киевская область	Скворец	38,3
	Зарянка	8,2
	Певчий дрозд	7,2
	Обыкновенный соловей	4,9
Буковый лес, Карпаты	Поползень	19,2
	Белозобый дрозд	17,8
	Певчий дрозд	10,6
	Зарянка	9,8
Березняк травянистый, Красноярская лесостепь	Рябинник	27,6
	Большая синица	В густой траве не кормит- ся
	Пухляк	

П р и м е ч а н и е. Степень предпочтения определялась как отношение числа встреч кормящихся птиц на 1 га на дорожках и среди естественного травянистого покрова.

пах и в т. п. местах. Особенно охотно там птицы кормятся после дождя или обильной росы, когда передвижение по траве вызывает намокание перьев.

Беглые низовые пожары, при которых выгорает ветошь травянистых растений, повышают доступность и заметность кормов на поверхности почвы, что улучшает условия питания птиц-наземников. В частности, охотнее других видов на выгоревших участках кормятся дрозды.

Регрессию травянистой растительности вызывают разные формы деятельности человека. Для птиц, кормящихся на поверхности почвы, это имеет в целом положительное значение. Может быть приведен ряд более частных примеров изменений условий питания позвоночных в результате антропогенных воздействий. Они играют существенную роль на ограниченных площадях, но не изменяют описанной выше общей картины.

Г Л А В А IV

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОТ ОСОБЕННОСТЕЙ ФИТОЦЕНОЗА

В главах I и II были рассмотрены факторы, регулирующие размер потребления отдельных групп кормов в зависимости от особенностей последних. Другим основным параметром, влияющим на

размер использования, является численность животных потребителей. Этот показатель определяется многими обстоятельствами, включая и трофическую обстановку. Все они в той или иной степени представляют собой функцию от свойств растительных сообществ — запаса фитомассы, ее особенностей и состава, характера пространственного распределения. Логично предположить, что при ситуациях, когда трофический фактор является лимитирующим, позвоночные жестко конкурируют из-за пищевых ресурсов условия кормодобывания резко ухудшаются.

Приведенный ранее анализ условий питания показал, что обилие кормов зависит от многих факторов. Исходя из общебиологических закономерностей, следует допустить связь этого показателя с количеством ассимилированной солнечной энергии или запасом фитомассы. В этом случае участие животных в биоценоотическом процессе будет возрастать по мере увеличения их количества в единице объема фитоценоза.

В настоящей главе на примере птиц рассматривается связь между особенностями растительных сообществ и численностью позвоночных.

Помимо свойств местообитаний большое влияние на плотность населения птиц оказывают внутрипопуляционные регуляторные механизмы. Поэтому ниже кратко проанализировано соотношение между ними и значением факторов среды.

Внутрипопуляционные механизмы регуляции численности. Реальность этой формы внутрипопуляционных отношений не вызывает сомнений. Они четко прослеживаются у птиц при высокой плотности их населения [Лэк Д., 1957; Уильямсон М., 1975].

В качестве основного фактора, препятствующего неограниченному росту численности позвоночных при отсутствии врагов и избыточном обилии пищи и укрытий, принято считать внутрипопуляционные отношения. У птиц они обычно проявляются в различных формах территориального поведения. Логично предположить, что при далеких от максимальных показателях плотности популяций определяющее значение в ограничении численности имеет обилие ресурсов. Обширные данные свидетельствуют о зависимости между размером охраняемой территории и качеством местообитаний, а также — очень высокой плотности популяции в случаях, когда она ограничивается территориальными отношениями [см. обзоры Лэка Д., 1957; Наумова Н. П., 1963, а также отдельные работы: Huhle J., 1962; Галушин В. М., Голодушко Б. З., 1963; Henze, 1968; Shoener T. W., 1968; Sousern H. N., 1970; Holms R. T., 1971; Zimmerman J. L., 1971; Catchpole C. K., 1972; Pielowski Z., Wasilewski A., 1972].

К. Н. Благосклонов (1967) экспериментально доказал, что далеко не вся территория леса делится на гнездовые участки даже при высокой плотности птичьего населения. Такой же точки зрения придерживается А. С. Мальчевский (1959), Е. Шредер [Schröder E., 1964].

По нашим наблюдениям, в Нижнем Приангарье длина охраняемой перевозчиками береговой полосы колебалась от 60 до 500 м и зависела от ее качества как биотопа: ширины и степени увлажнения отметили. Птицы стремятся занимать участки «с избытком», и на них имеется корма больше, чем нужно для размножения или зимовки. В частности, о такой ситуации и говорит Р. Стефанский [Stefanski R. A., 1967], описывая, как гаички в период постройки гнезда охраняли участок площадью 2,2—2,3 га.

При подобных ситуациях создается впечатление, что территориальные отношения играют главную роль в регуляции численности. Это послужило причиной появления соответствующих публикаций [Armstrong E., 1964; Knaption R., Krebs J., 1974]. Другими авторами было показано, что у ряда видов птиц повышение плотности гнездования ведет к снижению успешности размножения [Dhondt A. A., 1971; Balen J. H., 1973; Henni C. J., e. a., 1973; Ryder J. P., 1975], что объясняется нехваткой пищевых ресурсов.

Большая часть исследований, посвященных изучению территориальных отношений, проводилась в районах с благоприятной экологической обстановкой, где плотность населения птиц особенно высока. На обширных площадях северных и горных лесов постоянно наблюдаются популяции, гнездящиеся разобщенно. Например, на Карпатах в буковых лесах вдаль от опушек общая численность птиц колебалась в пределах 150—200 пар/100 га. В этом случае между отдельными парами или их небольшими группами имелись значительные по площади неохруаемые участки. В Нижнем Приангарье сплошь были заняты биотопы у береговых птиц — перевозчика и белой трясогузки, а из лесных видов — у большого пестрого дятла (плотность гнездования в лучших местах обитания — до 70 пар/100 га), лесного конька (до 30—40 пар/100 га) и, вероятно, садовой камышевки, заселявшей почти все куртины густых кустарников.

Большое значение территориальные отношения могут иметь в антропогенных биотопах, где вследствие обилия пищи формируются популяции с повышенной плотностью населения. Однако в этих условиях некоторые виды птиц значительно сокращают площади индивидуальных участков. Например, в парках Берлина плотность гнездования большого пестрого дятла составляла 4,8—5,1 пары/га [Matthäs U., Schröder H., 1972], что в несколько раз выше соответствующих показателей для «лесных» популяций. О большом варьировании размеров индивидуальных участков синантропных птиц сообщает В. М. Галушин (1962). По данным Ф. Турчека [Turcek F., 1963], «городская» популяция черного дрозда характеризуется плотностью до 260 пар/100 га, что в 2—2,5 раза выше соответствующего показателя для «лесных» поселений. Многообразие и сложность территориализма на примере большого пестрого дятла проиллюстрировал Г. Н. Симкин (1977).

Все сказанное позволяет дать следующую оценку значения территориальных отношений у птиц. В любой популяции особи бла-

годаря этой особенности поведения распределяются по местообитаниям пропорционально их качеству. Случаи, при которых более полному использованию пернатыми природных ресурсов препятствовали бы территориальные отношения — сравнительно редки. Предотвращая перенаселение, эта форма внутривидовых отношений способствует поддержанию общей численности вида на более высоком уровне.

Территориализм не всегда связан с репродуктивным циклом. Еще П. Кондер [Conder P., 1949] отмечал, что существуют разные типы охраняемой территории. Так, зимой ее назначение — обеспечение пищей зимующих особей, что в период гнездования у многих выводковых птиц приводит к разреженному распределению гнезд, что снижает вероятность их гибели от хищников.

С другой стороны, территориальное поведение, как и другие приспособления, относительно целесообразно. Так, при охране «избыточной» территории происходит неоптимальное использование ресурсов. Существенное отрицательное значение имеет затрата большого количества времени и сил на охрану семейных или индивидуальных участков [Stefanski R. A., 1967; Holioak D., 1974].

Зависимость численности птиц от особенностей растительности. Классическая характеристика численности птиц в парах (особях) на единицу площади малоприменяема при биоценологических исследованиях. Жизнедеятельность этой группы позвоночных протекает не на плоскости, а в объеме, обычно равном SH , где S — площадь, занятая древостоем, а H — его средняя высота¹). Однако использование только показателя SH дало бы очень приблизительную характеристику заселения птицами среды, так как насыщенность ее фитомассой может быть самой различной. Поэтому учет последней представляется необходимым.

Зарубежными, преимущественно американскими, исследователями проведено детальное изучение зависимости между структурой растительности (распределением фитомассы по ярусам), с одной стороны, и с другой — видовым составом и численностью птиц. Обширная библиография по этому вопросу приведена в статье Дж. Карра [Karr J., 1971]. В нашей стране точка зрения на определяющую роль фитоценоза особенно широко распространена в охотоведении [Данилов Д. Н. и др., 1966].

К сожалению, современный уровень изученности лесов позволяет охарактеризовать зависимость между их птичьим населением и фитомассой лишь в общих чертах. В отечественных публикациях, посвященных анализу закономерностей распределения птиц [Гладков Н. А., 1957; Новиков Г. А., 1960], основное внимание уделяется географическим факторам. Характерна в этом отношении работа Ю. Г. Пузаченко (1967), который отметил связь между общей численностью гнездящихся птиц и продолжительностью

¹ Птицы-воздухорей осваивают гораздо больший объем, однако в жизни леса важной роли они не играют.

безморозного периода. Причем достоверные различия наблюдаются при разности продолжительности этого периода в один месяц. Сопоставление составленной на основании Климатической карты СССР картосхемы распределения птиц с продуктивностью растительности в разных регионах указывает на весьма частое расхождение между этими показателями. Автор объясняет это несовпадением изотерм с географическими широтами, от которых зависит радиационный климат. Последний в свою очередь определяет производительность фитоценозов. На обилие гнездящихся птиц решающее влияние оказывает численность насекомых. Богатство энтомофауны в большей мере определяется продолжительностью безморозного периода, чем производительностью растительных сообществ. В этом случае степень развития растительности на численность птиц влияет лишь опосредованно².

Рассматривая особенности распределения птиц, Дж. Карр [Karr J., 1971, 1975] отметил, что одним обстоятельством объяснить его вряд ли возможно. Это утверждение нам представляется бесспорным. В разных растительных формациях, как лесных, так и степных, численность пернатых определяется разными ведущими факторами. Часть их была рассмотрена нами ранее (Владышевский Д. В., 1974; Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974). Новые литературные материалы и собственные наблюдения позволяют дополнить прежние представления.

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ФИТОМАССОЙ И ЧИСЛЕННОСТЬЮ ПТИЦ

Запас фитомассы прямо или опосредованно характеризует кормовую базу консументов разных трофических уровней. Разумеется, такая характеристика весьма ориентировочна, однако она позволяет выявить принципиальные различия между разными экосистемами и затем более дифференцированно подойти не только к оценке значения фитомассы в целом, но и разных ее категорий (зеленой фитомассы, мортмассы и т. п.).

На высокогорных лугах Тянь-Шаня Р. И. Злотиным (1975) отмечена связь между фито- и зоомассой. Полученная им кривая зависимости носит S-образный характер. Нами отмечена прямая связь между фитомассой и численностью воробьиных птиц при переходе от менее развитых травянистых сообществ к более развитым, а затем — к зарослям кустарников (табл. 25).

Показатели надземной фитомассы (здесь и далее — в абсолютном сухом весе) взяты по данным Л. Е. Родина (1975) для пустынных

² Данные о производительности фитоценозов сейчас имеются для основных растительных группировок Земли [Родин Л. Е., Базилович Н. И., 1965; Ресурсы биосферы, 1975; Уткин А. И., 1975], что позволяет проанализировать связь между этими показателями и численностью птиц, используя обширные материалы по учетам последних.

Численность воробьиных птиц в основных горных биотопах южной части хр. Танну-Ола (Тува) и на Карпатах

Биотоп	Надземная фитомасса, ц/га	Особей/10 га	Биомасса, г/10 га
<i>Танну-Ола</i>			
Опустыненные участки	8	4,0	80,2
Каменные степи	16	12,7	254,1
Кустарниковые зарос- ли (караганинки)	80	108,3	1944,0
Низкобошкетные лист- венничники с рододен- дровым подлеском	180—260	25,6	387,8
<i>Карпаты (Черногора)</i>			
Субальпийский луг	23—34	5,6	68,2
Криволесье (заросли зеленой ольхи)	735	30,3	280,4
Ельники II—III клас- сов бонитета	3025	21,1	192,3

сообществ, по материалам Л. К. Позднякова и др. (1969) — для лиственных лесов и К. А. Малиновского (1975) — для Карпат.

В Туве были обычны крупные хищники — беркут, мохноногий курганник, черный коршун, реже — балобан, сапсан, дербник. У куриных, в частности у ранее многочисленного кеклика, наблюдалась глубокая депрессия. В наиболее производительных травянистых фитоценозах встречался журавль-красавка, куропатки. Все эти птицы испытывают антропогенное воздействие и в материалы учетов не включены.

Как в Туве, так и на Карпатах было отмечено значительное увеличение численности птиц в кустарниковых зарослях. Это явление характерно для открытого ландшафта, в частности, оно было описано И. А. Долгушиным (1960) для степей Казахстана. В обоих пунктах работ при переходе от травянистых ассоциаций к древесным исчезала зависимость численности птиц от фитомассы. Максимальной численностью птиц характеризовались заросли кустарников.

На пустошных лугах юга Белоруссии, в Прикарпатье на истощенных пастбищах по склонам холмов мы наблюдали ту же закономерность: по мере увеличения проективного покрытия до 0,4—0,6 и высоты травостоя до 20—30 см обилие птиц возрастало. Существенное увеличение плотности населения наблюдалось при переходе от травянистых ассоциаций к кустарниковым [Владышевский Д. В., 1975].

Очевидно, в сравнительно простых сообществах открытого ландшафта численность птиц определяется принципиально иными параметрами по сравнению с более сложными лесными сообщества-

Обилие птиц в древостоях и биотопах открытого ландшафта,
тыс. особей/100 га, июль

Места наблюдений	Древостой	Биотопы открытого ландшафта
Лесостепная зона Украины	4—5	До 1
Широколиственные леса		
Пограничные с ними сенокосы на вырубках и по склонам балок	2—3	0,6—0,7
Белоруссия (Беловежская пуща)		
Ольховые и смешанные леса		
Сенокосы на прилегающих участках поймы	0,4—0,6	0,3—0,4
Нижнее Приангарье		
Смешанные осиново-сосновые леса		
Невозобновившиеся гари и брошенные сенокосы		

ми. Основная причина этого — разная ценность древесины и зеленой фитомассы как источника пищи птиц и зверей. Существенное значение имеет уже рассмотренная особенность пространственной структуры лесов (растянутость «пленки жизни»). Кроме того, в некоторых типах леса часть отпада и опада исключается из биологического круговорота, образуя торф. Накапливающееся таким образом органическое вещество не участвует в последующих трансформациях и не способствует повышению обилия консументов. Это отрицательно сказывается на условиях питания птиц и их численности. В результате последняя может быть ниже в сообществах с большей фитомассой. Например, в сфагновых сосняках фитомасса зеленых частей растений, включая травы, составляет 151 ц/га [Родин Л. Е., Базилевич Н. И., 1965], а численность птиц колеблется в пределах 40—50 пар на 100 га [Ивантер Э. В., 1969; Козлов В. П., Кузьменко В. Я., 1977]. В луговых степях и на остепненных лугах вес зеленых частей растений, по данным тех же авторов, меньше: 20—80 ц/га, а численность птиц достигает 270—380 пар/100 га [Дучиц В. Н., 1961; Владышевский Д. В., 1975]. В этом плане интересно сравнение численности птиц в расположенных рядом биотопах открытого ландшафта и древостоях при близких показателях увлажнения и плодородия почвы (табл. 26).

При сравнении экосистем леса и открытого ландшафта наибольшие различия в сторону более высокой плотности птичьего населения были получены в лесостепной зоне Украины. В Центральной Якутии обилие птиц на открытых участках оказалось несколько выше, чем в древостоях. На Елогуе (63° с. ш.) открытые участки также были населены пернатыми с большей плотностью, чем тайга [Рогачева Э. В., 1962]. Эти данные, как и изложенные ранее материалы, представляют интерес для расшифровки связей между фитомассой, ее свойствами и численностью птиц.

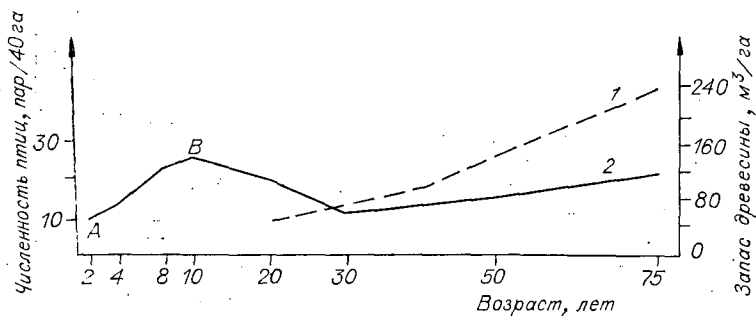


Рис. 11. Изменение численности птиц и фитомаcсы в сосняках по мере их роста.

1 — гнездящиеся птицы; 2 — объем древесины, по таблицам хода роста сосновых насаждений. (В работе Л. К. Позднякова и др. (1969) показана тесная связь между объемом древесины и фитомаcсой других фракций дерева).

Приведенные ранее примеры иллюстрировали влияние на население птиц различного пространственного распределения фитомаcсы в растительных сообществах разной продуктивности. Однако такая же ситуация может иметь место в пределах ограниченной площади с одинаковыми лесорастительными условиями. Характерно в этом отношении наблюдение Ф. Диршке [Dirschke F., 1974], данные которого могут быть представлены в виде следующей кривой (рис. 11).

Этот график характеризует динамику численности птиц в насаждении, произрастающем на сухих малоплодородных почвах. После сплошнолесосечных рубок восстановление растительности там происходит медленно, что позволяет уловить соответствующее начальному периоду зарастания увеличение обилия птиц (отрезок АВ). В большинстве случаев на почвах средней и высокой производительности на второй-третий год после рубки развивается сплошной растительный покров и создается положение, характерное для точки «В».

Зависимость между развитием лесной растительности и обилием птиц нами была прослежена в ряде пунктов страны. В Киевской области в суборевах сосняках 1—1а классов бонитета, разного возраста и на расположенных рядом зарастающих вырубках с такими же производительными почвами ассимиляционный аппарат фитоценоза все время характеризовался максимальным развитием. В этих биотопах изменение численности птиц, населяющих кроны и травянисто-кустарниковый ярус, описывает следующая схема (рис. 12).

Как в первом (рис. 11), так и во втором случае первоначальное увеличение фитомаcсы на свежих рубках ведет к увеличению численности птиц. После смыкания растительности главную роль начинает играть ее состав и характер пространственного распре-

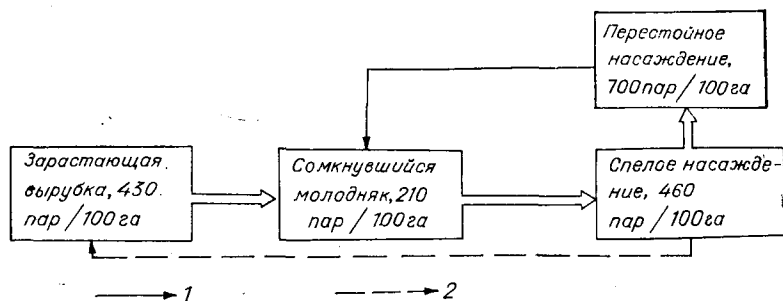


Рис. 12. Изменения численности птиц, обитающих на ветвях и стволах в сосновых насаждениях.

1 — при естественных; 2 — при антропогенных сукцессиях.

деления. Именно эти обстоятельства и определяют особенности птичьего населения. Так, на зарастающих вырубках благоприятная экологическая обстановка обусловлена высокой концентрацией зеленых частей растений в единице объема. В жердняках фитомасса рассредоточена гораздо сильнее, кроме того, она отличается исключительной однородностью, что является важным отрицательным фактором. В спелых лесах хотя и повышается рассредоточенность фитомассы, но одновременно увеличивается ее разнообразие. В результате численность рассматриваемой группы птиц возрастает.

Общая численность птичьего населения при подобных сопоставлениях различается не столь значительно [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974]. Все же ни надземная, ни зеленая фитомасса сами по себе не могут служить надежным показателем емкости местообитаний. Эти параметры характеризуют условия существования пернатых в узких пределах, преимущественно в малопродуктивных растительных экосистемах открытого ландшафта, когда увеличение фитомассы не ведет к заметному изменению ее свойств и структуры.

ВЛИЯНИЕ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПТИЦ КЛАССА БОНИТЕТА ДРЕВОСТОЯ

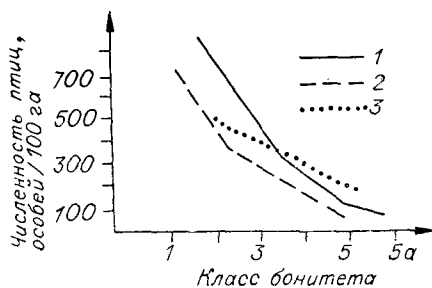
Эмпирические данные свидетельствуют о связи между численностью птиц и классом бонитета древостоя (рис. 13).

Для составления графиков были использованы кроме собственных наблюдений данные о классах бонитета лесов соответствующих регионов и материалы по учету численности гнездящихся птиц [Второв П. П., Дроздов Н. Н., 1960; Птушенко Е. С., Иноземцев А. А., 1968; Бутьев В. Т., 1969; Симкин Г. Н., 1974].

Увеличение общей численности птичьего населения в древостоях более высоких бонитетов отмечено также другими авторами

Рис. 13. Зависимость между численностью птиц и классом бонитета древостоя.

1 — сосновые леса центра и севера европейской части СССР; 2 — сосновые леса Белоруссии и Украины; 3 — ельники Пермской области.



[Дубинин Н. П., Торопанова Т. А., 1960; Волкова М. С., 1969; Королькова Г. Е., 1975].

С лесоводственной точки зрения основной характеристикой класса бонитета служит производительность древостоя, т. е. показатель, уже рассмотренный при сравнении фитомассы и численности птиц в разных растительных формациях. Проанализируем его еще раз с несколько иных позиций. Из приведенных ранее материалов следует, что рост фитомассы ведет к увеличению численности птиц в случаях, когда обилие разреженной растительности увеличивается без существенного изменения занятого ею объема. Качество зеленой фитомассы как корма животных при этом существенно не меняется, в то же время она становится более доступной благодаря сокращению расстояния между отдельными растениями. Это имеет большое положительное значение для беспозвоночных-фитофагов [Рафес П. М., 1968]. Увеличение их обилия ведет к пропорциональному росту численности насекомоядных птиц.

Низкобонитетным насаждениям свойственны низкие полноты. При повышении класса бонитета увеличивается сомкнутость и высота древостоя. В результате происходит рост фитомассы. Значение этого явления для птиц оказывается положительным не во всех случаях и определяется конкретной экологической ситуацией. Так, благоприятствует птицам увеличение фитомассы в разреженных древостоях или при развитии нижних ярусов растительности, когда повышается вертикальная сомкнутость. Отрицательным, как уже упоминалось, является увеличение сомкнутости верхнего яруса больше 0,65—0,75.

Такие показатели сомкнутости (полноты) отмечены в наиболее производительных лесах. Так, на Карпатах средняя полнота насаждений составляет 0,75, в Украинском Полесье — 0,72, в Белоруссии падает до 0,64, Пермской области — 0,61 и еще больше снижается в низкобонитетных лесах Северо-Востока страны. Для большей части лесов не только низкой, но даже средней производительности характерны показатели сомкнутости до 0,7. Поэтому происходящее по мере повышения класса бонитета увеличение сомкнутости, как правило, способствует росту численности птичьего населения.

В сложных насаждениях положительное значение увеличения фитомассы за счет развития нижних ярусов растительности объясняется описанным ранее явлением (см. табл. 1,18) — редкий под-

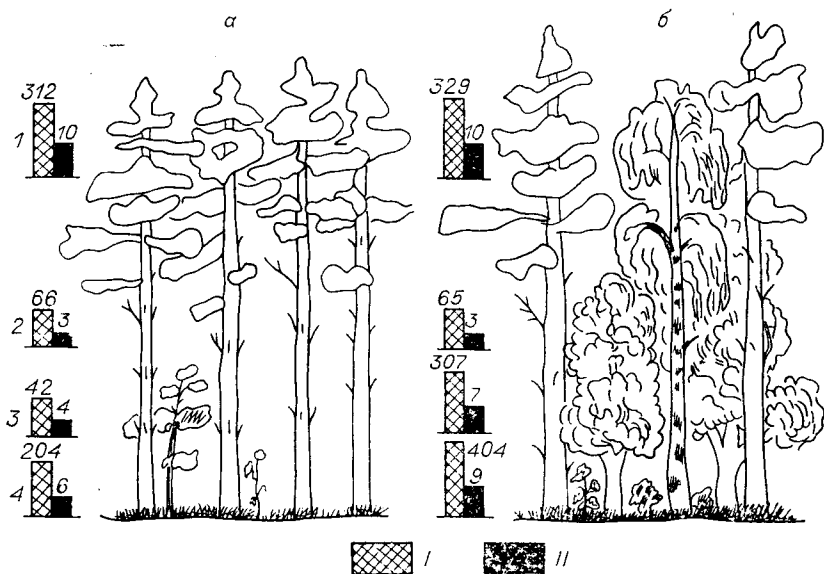


Рис. 14. Увеличение численности птиц по мере повышения сложности ярусного строения древостоя в сосновых (а) и смешанных многоярусных насаждениях.

1 — численность (I) и число видов (II) птиц-кروшников; 2 — то же, для древотолзов; 3 — то же, для обитателей травянисто-кустарникового яруса; 4 — то же, для птиц-наземников.

рост птицами как место кормодобывания почти не используется. Поэтому увеличение его густоты и вертикальной сомкнутости существенно улучшает условия питания птиц. Характеристика лесов разных классов бонитета [Леса СССР, 1966а, б, 1969] свидетельствует о положительном влиянии этого показателя на увеличение сложности ярусного строения. Поэтому в последнем случае также происходит изменение свойств лесных сообществ в сторону, благоприятствующую птицам. Количественный аспект этого явления иллюстрирует рис. 14, данные для которого получены в Киевской области.

Повышение вертикальной и горизонтальной сомкнутости в насаждениях высших классов бонитета — лишь один из факторов, положительно влияющих на птичье население. Помимо него важную роль играют другие обстоятельства.

1. Увеличение растительного опада и благоприятные для беспозвоночных педобионтов изменения его состава. Повышение класса бонитета древостоя сопровождается увеличением ежегодного опада и отпада. Сформированная за счет его лесная подстилка имеет более многочисленное население педобионтов. В хвойных лесах положительную роль играет примесь широколиственных пород, опад которых значительно улучшает экологическую

Класс бонитета, зеленая фитомасса и численность птиц в сосновых древостоях

Класс бонитета	Фитомасса, ц/га	Численность птиц, особей/100 га	Авторы, районы работ
V—IV	26—33	47—51	Рогачева Э. В., 1962, среднее течение Енисея
	42,9—10,2		
III	40—51	240	Рогачева Э. В., 1962, там же
	20—29		
II—I	34—77	604	Наши данные, Нижнее Приангарье
	9—31		
V	28	40—50	Наши данные, Беловежская пуца
	Нет данных		
III	32	187—232	То же
	0,7		
I—Ia	35—78	1300—1600	»
	0,3		

П р и м е ч а н и е. Фитомасса для Приенисейской тайги — по данным Л. К. Позднякова (1975), для Беловежской пуши — по А. П. Утенковой (1974); в числителе — зеленая фитомасса крон, в знаменателе — напочвенного покрова.

обстановку для почвообитающих беспозвоночных. Все это благоприятно влияет на численность птиц, кормящихся на поверхности почвы. Таким образом, в лесах в отличие от биотопов открытого ландшафта увеличение мортмассы имеет положительное значение для птиц. Исключения наблюдаются при процессах торфообразования

2. Увеличение плодоношения. Древостои высших классов бонитета плодоносят чаще и обильнее, чем менее производительные насаждения. Значение ягод и семян достаточно известно, увеличение обилия этих кормов положительно сказывается на птицах, что особенно заметно в холодное время года.

Таким образом, при повышении класса бонитета древостоя в нем происходит улучшение условий питания. Одновременно увеличивается обилие укрытий. Все эти благоприятствующие птицам обстоятельства приводят к тому, что численность их при повышении класса бонитета увеличивается быстрее, чем происходит рост зеленой фитомассы. В количественном отношении этот процесс может быть проиллюстрирован следующими данными (табл. 27).

Численность птичьего населения при переходе от древостоев V—IV классов бонитета в II—I увеличилась примерно в 10 раз, а зеленая фитомасса — в два раза. Причем эта закономерность отмечена не только при сравнении удаленных друг от друга лесов

(расстояние от устья Елогуя, где проводила исследования Э. В. Рогачева, до устья Ангары 700 км), но и в пределах одного лесного массива (Беловежская пуца).

Еловые леса также образуют ряд хорошо выраженных близких по составу древостоев разной производительности. Данные об их фитомассе сведены Г. Б. Гортинским и др. (1975). В ельниках Va—V классов бонитета фитомасса зеленых частей крон составляет 7,3—9,5 ц/га, а II класса (при одинаковых показателях полноты) — 16,7 ц/га. Для напочвенного покрова эти показатели равны соответственно 1,34—1,40 и 1,46 ц/га, т.е. почти не различаются. Численность птиц по мере перехода от менее производительных к более производительным типам леса менялась, по М. С. Волковой (1969), от 1,4 до 2,9 пары/га. Различия такого же порядка отмечает Г. Н. Симкин (1974).

В ельниках, как и древостоях из других теневыносливых пород, увеличение зеленой фитомассы не сопровождается повышением ее разнообразия, т. е. качество ее как источника пищи не изменяется. Поэтому зависимость между рассматриваемыми показателями оказывается близкой к линейной. Для других лесных формаций (лиственничников, кедровников) данные о фитомассе и численности птиц разобщены, так что сделать какие-либо выводы на основании их анализа затруднительно.

ЗАВИСИМОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ ПТИЦ ОТ ВОЗРАСТА НАСАЖДЕНИЙ

Следующий важный показатель, от которого зависит численность птиц, — возраст древостоя. Как и класс бонитета, он оказывает большое влияние на запас общей фитомассы. При ситуациях, когда молодые деревья находятся в одном ярусе с травянистой растительностью, зависимость численности от этого показателя описывается уже упоминавшейся S-образной кривой. Рост деревьев, формирование и развитие крон приводит к угнетению травянистой растительности, т. е. происходит замена одной ассимилирующей поверхности другой. Одновременно начинается пространственная дифференцировка древостоя и травянистого яруса. Этот процесс совпадает с началом появления древесного опада и отпада. В результате под пологом молодняка формируется слой лесной подстилки с типичным комплексом беспозвоночных-педобионтов. ими питаются ряд птиц, которые и заселяют сомкнувшееся насаждение.

Орнитокомплексы зарастающих вырубок состоят из представителей двух основных экологических групп — обитателей травянисто-кустарникового яруса и небольшого числа типичных наземников, свойственных экосистемам открытого ландшафта (серая куропатка, тетерев, перепел, коростель, овсянки). Развитие молодого насаждения сопровождается вытеснением травянистой и кус-

Изменение видового состава и численности птиц в лишайниковой группе типов леса (Беловежская пуца)

Вид	Плотность гнездова- ния, пар/10 га	Вид	Плотность гнездования, пар/10 га
-----	---	-----	--

Вырубка с единичным возобновлением сосны, березы. Редко кусты можжевельника. Покров — овсяница овечья, лишайники, чабрец. Проективное покрытие 0,1—0,2

Полевой конек	2,3—3,7	Лесной конек	0,3—0,8
Лесной жаворонок	1,1—2,3	Полевой жаворопок	0,1—0,2
		В среднем	3,6—6,5

Старые успешно возобновившиеся сосной вырубки с подлеском из можжевельника, на открытых участках вейник, вереск, чабрец

Лесной конек	2,3—3,4	Зеленушка	0,3—0,7
Полевой конек	1,4—3,2	Обыкновенная овсянка	0,3—0,9
Зяблик	0,7—2,6	Коноплянка	0,2—0,5
Серая славка	0,8—1,5	Зарянка	0,2—0,3
Певчий дрозд	0,8—0,9	Горлица	0,2—0,3
Жулан	0,9—1,4	Тетерев	0,2—0,3
Лесной жаворонок	0,9—2,3	Деряба	0,1—0,2
Серая мухоловка	0,6—1,0	Вяхирь	0,1—0,2
Пеночка-теньковка	0,4—0,9	Чернолобый сорокопуд	0,1—0,2
Пеночка-трещотка	0,3—0,8		
		В среднем	12,3—22,0

тарниковой растительности, одновременно происходят существенные изменения птичьего населения. Его состав и численность определяются конкретными ситуациями, которые можно объединить в следующие типы.

1. Лесовосстановление на бедных сухих почвах. Рассматривается на материалах, полученных в Беловежской пуще и Украинском Полесье. Характерно для лишайниковых групп типов леса, которые отличаются слабым развитием растительности и напочвенного покрова. Данные об изменениях видового состава и численности птиц по мере зарастания вырубок в этих типах леса представлены в табл. 28.

Видовой состав и численность птиц на зарастающих вырубках были очень неоднородны, заметно возрастая у границ с более производительными растительными сообществами, в частности — пойменными лугами. Во всех случаях четко прослеживается зависимость между абсолютной численностью птиц и развитием растительности. Следовательно, в данном случае имеет место та же закономерность, что и при сравнении травянистых сообществ с кустарниковыми в Туве и на Карпатах (см. табл. 25). Слабое развитие

Численность гнездящихся птиц в различных

В и д	Карпаты				Сос	
	Зарастаю-щие вы-руб-ки	Сметан-ные жер-дняки	Горные буковые леса	Горные еловые леса	Зарастающие вырубки	
1	2	3	4	5	6	
Глухарь	0,1—0,4	—	0,1—2	—	—	
Рябчик	0,5—1	2—7	1—2	2—6	—	
Клинтух	—	—	—	—	—	
Вахирь	—	0,4—0,6	0,2—0,3	0,3—0,5	—	
Горлица	—	—	—	—	2—4	
Кукушка	0,5—0,7	0,2	0,8—1,1	0,3—0,4	0,5	
Сизоворонка	—	—	—	—	—	
Удод	—	—	Ед.	—	—	
Желна	0,2	Ед.	0,3	—	—	
Зеленый дятел	—	—	—	—	—	
Седой дятел	—	Ед.	0,4	Ед.	—	
Трехпалый дятел	—	—	Ед.	1—1,5	—	
Большой пестрый дятел	—	Ед.	0,2	0,1—1	—	
Белоспинный дятел	—	—	2	Ед.	—	
Средний дятел	—	—	—	—	—	
Малый пестрый дятел	—	—	—	—	—	
Вертишейка	—	—	—	—	—	
Лесной конек	12—22	—	Ед.	Ед.	22—58	
Сорокопут чернолобый	—	—	—	—	22—35	
Жулан	3—15	Ед.	—	—	200—300	
Крапивник	12—22	4—7	8—10	12—15	—	
Деряба	—	Ед.	1—2	1—2	—	
Дрозд певчий	2—3	8—10	4—6	3—5	15—25	
Дрозд белозобый	5—10	2—4	10—20	20—30	—	
Дрозд черный	12—20	13—22	5—11	4—8	3—8	
Горихвостка-лысушка	Ед.	Ед.	4—6	Ед.	—	
Соловей восточный	—	—	—	—	21—25	
Зарянка	22—41	55—80	6—10	10—15	5—10	
Длиннохвостая синица	1—2	1—2	2—4	Ед.	Ед.	
Пеночка-весничка	3—5	1—2	Ед.	5—10	»	
Пеночка-теньковка	40—60	50—70	10—25	5—15	1—2	
Пеночка-трещотка	Ед.	4—10	1—3	Ед.	5—10	
Пересмешка	3—5	4—8	2—4	»	2—8	
Славка садовая	15—40	Ед.	1—2	»	30—50	
Славка ястребиная	Ед.	—	—	—	3—5	
Славка черноголовая	40—80	10—25	3—5	Ед.	40—60	
Славка серая	3—10	Ед.	Ед.	»	4—8	
Славка-завирушка	2—4	»	—	—	2—4	
Королек желтоголовый	Ед.	22—35	7—15	40—50	—	
Мухоловка серая	—	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	
Мухоловка-пеструшка	—	—	—	—	—	
Мухоловка-белошейка	—	—	1—2	—	—	
Синица большая	Ед.	Ед.	1—2	Ед.	Ед.	
Лазоревка	—	—	Ед.	—	»	
Московка	2—5	5—15	20—30	40—60	—	
Синица хохлатая	—	1—2	Ед.	6—10	—	
Пухляк	2—4	3—5	1—2	5—15	—	

насаждениях на Украине, пар на 100 га

Киевщина					Прикарпатье		
новые леса		Листоенные леса			Изрежен- ные сме- шанные молодня- ки	Несомк- нувшиеся культуры	Спелые листоен- ные леса
Жердня- ки	Спелые и перестой- ные леса	Зарастаю- щие вы- рубки	Жердня- ки	Спелые и перестой- ные леса			
7	8	9	10	11	12	13	14
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
—	1—2	—	—	5—8	—	—	1
0,1	0,2—0,3	—	—	—	0,2—0,3	—	0,3—0,5
8—12	10—20	10—18	38—57	18—45	5—10	2,5	8—15
1—2	4—5	0,5—1	1—2	8—12	1—3	Ед.	3—5
—	1—2	—	—	1—2	—	—	Ед.
—	1—2	—	—	0,5	—	—	1—2
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	Ед.	Ед.	—	0,2
—	Ед.	—	Ед.	0,5—1	»	—	0,2
—	—	—	—	—	—	—	—
1—2	4—6	—	Ед.	3—5	Ед.	—	2—4
—	Ед.	—	»	Ед.	—	—	Ед.
—	»	—	»	2—3	—	—	»
Ед.	»	Ед.	0,5	0,5	—	—	»
»	4—8	—	Ед.	10—15	Ед.	—	1—2
30—45	50—73	12—32	2—5	11—18	5—10	5—10	1—3
—	Ед.	12—18	—	Ед.	4—8	2—5	Ед.
Ед.	12—32	200—300	1—2	5—12	20—40	20—40	»
—	—	—	—	Ед.	—	—	—
2—3	2—2	—	—	—	—	—	Ед.
15—25	15—20	18—22	38—48	33—46	26—38	15—25	32—43
—	—	—	—	—	—	—	—
15—25	4—8	5—12	25—36	31—42	2—5	3—8	10—17
Ед.	1—2	—	—	1—2	—	—	Ед.
10—15	10—17	31—42	28—39	35—45	26—41	23—40	31—42
8—12	4—8	14—26	21—28	18—24	15—23	3—10	21—33
Ед.	Ед.	Ед.	1—2	2—3	1—2	Ед.	2—3
—	—	»	—	Ед.	1—2	»	2—4
Ед.	Ед.	3—5	1—3	2—4	8—15	5—10	15—20
70—90	66—87	5—15	35—55	40—60	85—140	5—10	96—150
1—2	3—5	3—5	5—10	15—25	2—4	Ед.	3—5
Ед.	3	30—50	Ед.	3—10	22—25	15—25	5—10
—	—	3—5	—	—	Ед.	Ед.	—
2—5	10—15	20—40	30—80	80—160	26—43	3—5	20—40
Ед.	1—2	3—10	Ед.	Ед.	6—13	40—90	1—3
5—10	3—5	1—2	»	5—10	10—22	1—2	5—10
—	—	—	—	—	—	—	5—10
30—40	40—50	Ед.	3—5	20—25	Ед.	—	Ед.
Ед.	4—80	—	Ед.	Ед.	—	—	—
—	Ед.	—	»	30—40	—	—	2—5
5—10	15—20	Ед.	2—3	40—50	3—5	2—3	5—15
1—2	5—10	»	2—3	15—20	2—3	Ед.	5—10
—	—	—	—	—	—	—	Ед.
1—2	2—3	—	—	—	—	—	1—2
—	—	—	—	—	—	—	Ед.

1	2	3	4	5	6
Гаичка болотная	5—10	8—15	20—30	Ед.	—
Поползень	Ед.	1—2	30—40	2—4	—
Пищуха	—	Ед.	5—10	5—10	—
Завирушка лесная	11—16	6—15	4—5	8—15	—
Овсянка обыкновенная	Ед.	—	—	—	10—30
Овсянка садовая	—	—	—	—	3—5
Дубонос	Ед.	Ед.	Ед.	—	15—25
Зеленушка	0—10	»	—	—	10—25
Щегол	Ед.	—	—	—	Ед.
Чиж	»	Ед.—5	Ед.—10	Ед.—50	—
Коноплянка	»	—	—	—	2—20
Снегирь	»	—	1	4	—
Клест-еловик	»	Ед.	Ед.—5	Ед.—40	—
Зяблик	4—15	32—48	45—70	32—85	10—20
Воробей полевой	—	—	—	—	Ед.
Скворец	—	—	—	—	—
Иволга	—	—	—	—	Ед.
Серая ворона	—	—	—	—	—
Кедровка	—	0,3	—	0,1	—
Сорока	—	—	—	—	—
Сойка	1—2	2—3	0,5—1	1—2	1—2

растительности является основным фактором, ограничивающим обилие консументов, включая и птиц. Увеличение фитомассы в этом случае ведет к соответствующему увеличению численности животных.

В лесах подобные ситуации встречаются редко. Так, по данным многоотомника «Леса СССР» (1966 а, б; 1969), лишайниковые типы леса относятся к числу мало распространенных.

2. Восстановление в лесах средней и высокой производительности. Характеризуется очень быстрым, в течение 2—3 лет, сплошным зарастанием вырубок травами, кустарниками, а также порослью лиственных пород. Развитие молодняков в таких местах происходит в сжатые сроки, насаждения характеризуются высокой сомкнутостью, и только при достижении старшего возраста в них появляется хорошо развитый подрост и подлесок.

Численность и состав птиц в таких местах определяются климатическими факторами, характером растительности (обилием подроста и кустарников), а также биотопическим окружением. Так, соседство с полями и пастбищами способствует проникновению на вырубки обитателей открытого ландшафта — перепела, коростеля, чеканов и ряда других.

Смена травянисто-кустарниковых ассоциаций древесной растительностью на высокопроизводительных почвах происходит двумя путями.

Искусственное лесовосстановление. Первоначально вырубки, на которых были проведены посадки лесных

7	8	9	11	10	12	13	14
Ед.	1—2	—	Ед.	2—3	5—15	1—2	20—30
»	10—15	—	1—2	30—40	—	—	3—8
»	5—8	—	Ед.	10—15	—	—	3—5
—	—	—	—	—	—	—	—
Ед.	2—5	30—50	Ед.	2—5	66—110	57—84	2—5
—	—	4—7	—	—	4—2	3—8	—
2—3	3—5	8—17	7—9	11—16	Ед.	Ед.	Ед.
Ед.	Ед.	22—35	2—5	10—15	10—20	8—17	1—2
»	»	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	—
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	2—30	—	—	5—30	5—30	Ед.
—	—	—	—	—	—	—	—
150—200	280—320	24—30	145—210	250—330	30—50	28—46	200—250
Ед.	11—17	—	Ед.	8—16	Ед.	—	8—15
»	3—5	—	»	50—120	1—2	—	3—10
2—3	2—5	Ед.	3—5	10—25	1—1,5	Ед.	1—2
—	3—5	—	—	2—4	Ед.	—	2—4
—	—	—	—	—	—	—	—
Ед.	—	—	Ед.	—	30—50	11—20	Ед.
2—4	8—12	1—2	4—8	3—5	1—2	Ед.	3—5

культур, внешне мало отличаются от зарастающих естественным путем. Впоследствии искусственное возобновление приводит к быстрому вытеснению травянистой растительности и формированию молодняков-мертвопокровников. Сохраняется трава в насаждениях из светолюбивых пород (дуб, ясень). По нашим данным, при формировании высокополнотных молодняков происходят следующие изменения численности птиц (табл. 29).

Во всех пунктах наблюдений были отмечены значительные различия между орнитокомплексами зарастающих вырубок и сомкнувшихся молодняков.

Из приведенных материалов вытекает четкая закономерность — в лесостепном ландшафте значительно выше численность птиц открытых биотопов и лесостепных форм. Особенно заметно это в Прикарпатье, где учеты проводились в небольших, шириной 1—2 км островных лесах, примыкающих к речным долинам и обрабатываемым землям. В этих лесах на зарастающих вырубках доля птиц, относящихся к степным и лесостепным комплексам, составляла 36% от общей численности.

В Киевской области учеты проводились в более крупных массивах, достигающих в поперечнике 10 км и более. Доля лесостепных и степных птиц в этом случае гораздо меньшая — около 3%.

Ранее при сравнении населения зарастающих вырубок и сомкнувшихся молодняков мы отмечали, что в последних общая численность птиц сокращается. Это положение имеет частное значение и

зависит от состава растительности на вырубках. При их естественном зарастании оно не наблюдается.

Естественное зарастание вырубок и гарей. Является основной формой лесовосстановления в таежных лесах, где, по данным ВНИИЛМ (Научный отчет, 1975), на его долю приходится в большинстве областей от 60 до 80% восстановившихся лесосек. Естественное зарастание характеризуется неравномерным распределением куртин древесной растительности. Успешно возобновившиеся участки перемежаются с ассоциациями злаково-кипрейного разнотравья, ягодными кустарниками, зарослями спирей. Все это создает благоприятную экологическую обстановку для птиц, численность которых в таких местообитаниях выше, чем в однородных высокополнотных молодняках (см. табл. 29). О более высокой численности птиц в молодых неравномерно сомкнувшихся насаждениях сообщают и другие авторы [Кожевникова Р. К., 1965, Симкин Г. Н., 1974].

Приведенные данные указывают на направление изменений численности птичьего населения при сравнении гарей и зарастающих вырубок с высокополнотными молодняками. Как упомянутыми авторами, так и нами учеты были проведены на трансектах и являются усреднением многообразных экологических ситуаций, складывающихся в процессе лесовосстановления. О степени этого разнообразия и различиях в численности птиц, населяющих вырубки с разной растительностью, свидетельствуют следующие данные (табл. 30).

Соотношение между чистыми вейниковыми и разнотравно-кустарниковыми ассоциациями зависит от протяженности опушек, рельефа и экспозиции склонов, увлажнения. Общие закономерности, определяющие характер растительности на зарастающих вырубках и гарях, могут быть охарактеризованы следующим образом.

1. Ассоциации с господством вейника распространены на участках с недостаточным увлажнением.

2. Разнотравно-кустарниковые ассоциации приурочены к опушкам, особенно южным, где шире затеняемая лесом почва, понижениям, северным склонам.

После смыкания молодняка рост фитомассы происходит главным образом за счет древесины стволов и ветвей. Древесина содержит почти на порядок меньше питательных веществ, чем листья и хвоя [Лир Х. и др., 1974]. Она служит источником пищи специализированных видов, поедающих насекомых-ксилофагов (желна, белоспинный и трехпалый дятлы) и, по-видимому, в незначительной степени увеличивает общее обилие беспозвоночных [Римский-Корсаков М. Н. и др., 1949; Воронцов А. И., 1963; Падий Н. И. и др. 1965].

Увеличение массы древесины сопровождается изменением пространственного распределения листьев и хвои. Если в период смыкания насаждения зеленая фитомасса как бы «спрессована» в слое

Численность гнездящихся птиц на разных участках зарастающих гарей Нижнего Приангарья, пар на 100 га

В и д	Вейниковые ассоциации с единичными деревьями и кустарниками	Вейниковое разнотравье с кустами и деревьями до 500—1000 экз/га	Участки с преобладанием древесной и кустарниковой растительностью
Лесной конек	1,0—2,3	2,3—3,3	0,3—1,0
Сверчки	1,4—3,7	3,5—4,8	3,0—4,2
Садовая славка	0,8—1,2	1,5—2,4	0,8—2,9
Белошапочная овсянка . .	0,1—0,2	0,3—0,5	0,3—0,4
Тетерев	0,1	Ед.	Ед.
Садовая камышевка	Ед.	5,2—8,1	7,8—9,3
Славка-завирушка	»	0,3—0,5	2,3—6,7
Пухляк	—	1,4—2,3	2,2—3,5
Теньковка	—	1,6—3,4	3,4—5,9
Толстоклювая пеночка . .	—	1,0—1,8	2,3—5,6
Чечевица	—	1,1—2,8	4,6—7,2
Московка	—	0,1	0,3—0,9
Жулан	0,1	0,3—1,2	0,4—1,3
Коростель	0,1	0,1	—
Мухоловка серая	—	Ед.	0,1—0,3
Рябчик	—	0,1—0,3	0,3—1,2
Лесной дупель	0,1	0,1	—
Дубровник	0,1	0,1	0,1
В с р е д н е м	3,4—6,2	17,5—30,1	28,5—42,0

толщиной 2—3 м, то после достижения возраста спелости этот слой увеличивается до 20—30 м. Одновременно происходит увеличение количества различных укрытий. Все это ведет к повышению численности птиц, которое мы наблюдали во всех основных классах лесных растительных формаций. В количественном отношении оно характеризуется данными, приведенными в табл. 29.

Помимо этих данных указанную закономерность подтверждают также обширные литературные материалы [Зябрев М. И., 1954; Керзина М. Н., 1956; Королькова Г. Е., 1957; Данилов Н. Н., 1958; Воронцов Е. М., 1967; Штильмарк Ф. Р., 1968; и др.]. Не отмечено увеличения численности в одноярусных спелых и перестойных сосняках, где вследствие интенсивного выпаса отсутствовал подрост и была сильно угнетена травянистая растительность.

Изменения в строении древостоев, происходящие по мере их роста, внешне сходны с теми, которые вызывают повышение класса бонитета: более выраженным становится ярусное строение, увеличивается размер деревьев, плодоносят они чаще и обильнее. Наиболее важное отличие заключается в разной зависимости возраста и класса бонитета от хозяйственных мероприятий. Если первый в настоящее время определяется почти целиком характером лесопользования, то класс бонитета от него почти не зависит. Широкое распространение молодняков, как уже отмечалось ранее

[Владышевский Д. В., 1975], вызвало снижение численности птиц в районах с интенсивным лесным хозяйством на уровне двукратного.

ВЛИЯНИЕ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПТИЦ ПОРОДНОГО СОСТАВА ДРЕВОСТОЯ

Зависимость птичьего населения от состава древесной растительности достаточно известна. У птиц в ряде родов и семейств адаптивная радиация привела к появлению видов, приспособившихся к использованию отдельных древесных пород. Многие примеры таких приспособлений стали классическими (у клестов, кедровки, корольков). Схематически связь между составом древостоя и «консортивной структурой» населяющих его специализированных птиц показана на рис. 15.

Численность и видовой состав специализированных птиц зависит от обилия и состояния (размеров, возраста) деревьев, с которыми у приспособившихся к ним пернатых имеются тесные трофические связи. Последние часто имеют сезонный характер и более выражены в холодное время года, когда потребляются семена тех или иных деревьев. В гнездовой период участие специализированных видов в составе птичьего населения сокращается и обычно не превышает 20%.

У наиболее многочисленной группы пластичных форм адаптации носят универсальный характер. Представители этой группы образуют основное ядро птичьего населения, их численность в древостоях того или иного породного состава определяется возможностью использования с помощью таких универсальных приспособлений имеющихся ресурсов. Пластичные формы предпочитают более «полезные» для позвоночных породы, которые оказывают существенное влияние на общую численность живот-

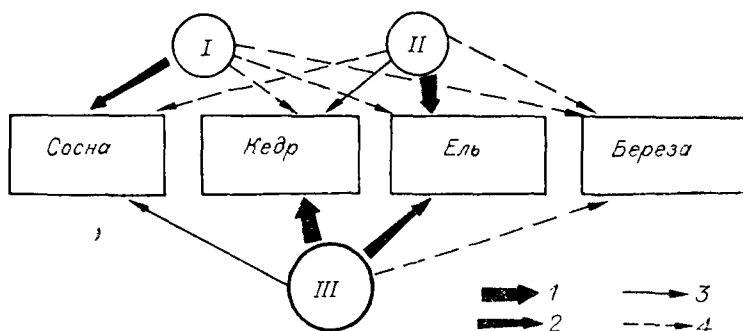


Рис. 15. Значение состава древостоя для специализированных птиц.

Птицы: I — сосны, II — ели, III — кедр. 1—4 — интенсивность использования отдельных древесных пород (в порядке убывания).

Значение разных древесных пород для птиц-кронников

Порода	Насекомоядные виды (лето)		Семьяды (зима)	
	Богатство энтомофауны, по А. И. Воронцову (1963)	Интенсивность кормежки (лето)	Кормятся постоянно	Кормятся нерегулярно

Киевская область, широколиственные леса

Дуб	1,0	1,8	Сойка	Поползень, средний дятел, пищуха
Нильмовые	0,25	1,5	—	Зяблик, зеленушка
Клен	0,11	0,9	Снегирь	Поползень, дубонос
Липа	0,11	1,0	—	Дубонос
Граб	0,10	0,3	Дубонос, поползень, большой пестрый дятел	Средний дятел
Ольха черная	0,09	Нет данных	Чиж, чечетка	Синицы, щегол

Киевская область, сосновые леса

Сосна, 1-й ярус	0,14	0,3	Большой пестрый дятел	Все синицы, щегол, чечетка
Осина, 1 ярус	0,75	1,7	Нет потребителей	
Дуб, 2 ярус	1,0	7,8	Не плодоносит	

Нижнее Приангарье

Пихта	0,14	0,8	Синицы, клесты, шур	Чиж, снегирь, дубонос
Береза	0,15	1,8	Чечетка	Пухляк
Осина	0,75	1,9	Нет потребителей	

Примечание. Интенсивность кормежки определялась как отношение фактической частоты встреч к той, которую можно было ожидать при неизбирательном кормодобытывании на разных породах.

ных. Количественная оценка полезности сопряжена со многими трудностями. Дж. Джибб [Gibb J., 1954] и Д. Лэк [1957; Lack D., 1971] в качестве критериев полезности использовали частоту кормежки птиц на тех или иных породах и различных частях дерева. Этот же принцип применяли А. А. Иноземцев (1965) и др. Мы с помощью этого метода получили следующие данные, характеризующие интенсивность использования птицами-кронниками разных деревьев (табл. 31).

Предпочтение дуба как места кормодобытывания связано не только с обилием беспозвоночных, но и с особенностями архитектоники кроны этой породы. Ее побеги отличаются малой сбежистостью и значительной толщиной, что позволяет птицам перемещаться по всей их длине, полностью обследуя кроны. Эти особенности архи-

тектоники обуславливают интенсивное обследование дубов как места кормежки не только в Европе, но и в Америке [Balda P., 1969]. В значительной мере сказанное относится к кленам и липе. Наименее удобны для кормодобывания ветви ели, пихты, березы.

Проще оцениваются и лучше известны гнездопригодные и защитные свойства деревьев [Зимин В. Б., 1973]. Особенно охотно для гнездования используются дуб и липа. В широколиственных лесах, где распространение хвойных пород ограничено, для зимующих птиц важное положительное значение имеют свойства некоторых форм дуба и граба сохранять зимой листья, такие деревья используются для ночевки.

Высокая экологическая ценность дуба обуславливает увеличение численности птиц в древостоях с преобладанием этой породы. Так, в пределах одного лесного массива при сравнении плакорных насаждений 80—100 лет плотность населения дубовых насаждений составила $1357 \pm 180,1$, а грабовых — $680 \pm 102,2$ особи/100 га [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974]. Граб отличается от дуба не только более бедной фауной беспозвоночных, но и менее удобной для кормодобывания структурой кроны, в которой преобладают тонкие олиствленные ветви. Дупла на этой породе обычно «мокрые», и поэтому граб мало используется для устройства гнезд [Владышевский Д. В., 1962]. С другой стороны, в грабовых древостоях, плодоносящих почти ежегодно, численность зимующих птиц-семяедаев выше, чем в дубравах, — соответственно 55—70 и 45—55 особей/100 га. Большое количество данных, иллюстрирующих различия численности птиц в насаждениях разного породного состава, имеется в литературе [Воронцов Е. М., 1967; Птушенко Е. С., Иноземцев А. А., 1968; Долбик М. С., 1969; Равкин Ю. С., 1973, 1978; Равкин Ю. С., Лукьянова И. В., 1976].

Причины разной численности птиц в древостоях различного породного состава наиболее очевидны при сравнении чистых насаждений. Материалы учетов свидетельствуют о росте численности птичьего населения по мере увеличения разнообразия породного состава. Особенно заметно это при сочетании пород с разными свойствами (табл. 32).

Перечень разнообразных сочетаний легко продолжить. В большинстве случаев те или иные важные для птиц свойства отдельных пород могут получить лишь качественную характеристику. Например, использование такого показателя, как богатство энтомофауны, дает ориентировочную оценку условий питания птиц. Однако размер доступной для них части беспозвоночных остается неизвестным, так как этот показатель зависит от возможности обнаружения и добычи отдельных видов и их численности.

Относительно точной количественной оценке поддаются гнездопригодные свойства разных деревьев и кустарников. Например, в спелом древостое с составом 9С10сЕдОлД, II ярус осина, дуб, на сосне было учтено 166 пригодных для гнездования дупел, а на лиственных породах, встречающихся как примесь, — 226. Всего

Причины лучших условий существования в смешанных насаждениях

Основная порода	«Недостатки», компенсируемые другой породой	Дополняющая порода	Полезные особенности дополняющей работы
Сосна	Низкие защитные свойства в подкроновом пространстве	Ель во втором ярусе	Высокие защитные свойства
Ель	Теневыносливость, вызывающая угнетение другой растительности, неблагоприятный для педобионтов однородный опад	Береза, осина	Светолюбие, обеспечивающее развитие другой растительности, улучшение состава опада
Береза, сосна, ель, пихта	Бедность дуплами	Осина	Обилие дупел
Гр.б	Бедность фауны беспозвоночных	Дуб	Обилие беспозвоночных
»	Бедность удобными для гнездования дуплами	Дуб, липа	Обилие дупел

обследовано 12 256 сосен и 1077 деревьев лиственных пород. Таким образом, на одно лиственное дерево приходится в 20 раз больше дупел, чем на одну сосну. При работах в Киевской области, на Карпатах, в Беловежской пуще, Приангарье мы наблюдали предпочтительное гнездование на ели и пихте почти всех открыто гнездящихся птиц и гораздо менее частое — на сосне, лиственнице, осине и других деревьях с ажурными кронами.

В лесу разнообразие породного состава влияет на птиц по-разному. Наиболее ощутимо его положительное значение в случаях, когда в составе насаждений имеются породы, как бы «компенсирующие» недостаток в том ресурсе, который связан с особенностями основного древостоя. Например, в молодых и средневозрастных сосняках остро ощущается дефицит в дуплах. Поэтому там почти каждая дуплистая осина дает прибавку в 1 пару птиц (разумеется, при ограниченном количестве таких деревьев). С другой стороны, сочетание деревьев с близкими свойствами заметного обогащающего влияния на птичье население не оказывает. В теплое время года такими близкими по свойствам видами деревьев являются граб и бук, сосна и лиственница, ильм и клен, ель и пихта, береза и осина.

В холодное время года, когда возрастает роль семян, количественная характеристика кормовой ценности разных пород упрощается. Хорошо известны «плеяды ели» — орнитокомплексы птиц, жизнь которых в зимнее время обеспечивается семенами этого дерева. Такие же «плеяды» могут быть выделены у кедра, бука и ряда других. В количественном отношении их характеризуют следующие данные (табл. 33).

Плеяды птиц, питающихся семенами отдельных древесных пород в урожайные годы

Плеяда ели	Численность, особей/100 га	Плеяда бука	Численность, особей/100 га	Плеяда граба	Численность, особей/100 га
<i>Карпаты</i>				<i>Киевская область</i>	
Чиж	23—121	Поползень . .	17—27	Дубонос . . .	20—85
Московка . .	20—115	Московка . .	17—31	Поползень . .	35—45
Пухляк . . .	3—18	Болотная галч-ка	13—26	Большой пестрый дятел	3—5
Клест-еловик	10—44	Большая синица	9—35		
Хохлатая синица	3—11	Лазоревка . .	1—11		
Сойка	1—2				
В среднем	208	В среднем	146	В среднем	77
От всех зимних птиц, %	90	От всех зимних птиц, %	92	От всех зимних птиц, %	32

В качестве лимитов взяты среднемесячные показатели численности. Большая изменчивость их на Карпатах объясняется проведением учетов у верхней границы леса, где длительные туманы вызвали обледенение деревьев и временную откочевку птиц.

По данным К. Н. Филонова (1962), в Баргузинском заповеднике большой комплекс видов, на долю которых приходится 90—97% всего зимнего населения пернатых, кормится семенами лиственницы. Широко известно значение кедра как наиболее кормного дерева. Рубки, пожары, массовые размножения сибирского шелкопряда привели к сокращению площадей темнохвойной тайги и замене ее мелколиственными лесами. В результате произошли существенные изменения состава и численности зимующих птиц. Представление об их качественной и количественной характеристике дают следующие материалы (табл. 34).

Учеты проводились в подтаежной полосе Красноярского края в урожайные для темнохвойных пород годы. Данных по совам не имеется, дрозды зимуют нерегулярно, и относящиеся к ним материалы не приводятся.

Породы с малодоступными семенами (сосна, береза) обеспечивают кормом 1—2 вида птиц, которые по численности составляют до 20—30% зимнего населения пернатых. Очевидно, наиболее «кормные» породы — бук, ель, лиственница, кедр — оказывают на зимующих птиц определяющее влияние, обеспечивая пищей основную часть их населения. Количественная характеристика значения этих пород выражается показателем порядка 90%, т. е. до 90% зимующих особей существует благодаря специфическим свойствам семян этих деревьев.

Зимующие птицы мелколиственных и хвойных лесов,
на фоновые виды особей на 100 га

Вид	Мелколист- венные леса	Пихтово-сло- вые насажде- ния
-----	---------------------------	-------------------------------------

*Виды, питающиеся в основном семенами темнохвойных по-
род*

Московка	8—10	150—250
Пухляк	8—17	25—60
Клест-еловик	Ед.	25—58
Белокрылый клест	Ед.	15—30
В среднем	12—20	200—350

Виды с другим питанием

Чечетка	40—75	Ед.
Длиннохвостая синица . .	15—68	7—12
Снегирь	8—35	2—5
Рябчик	5—12	10—63
Поползень	5—8	3—5
Большой пестрый дятел . .	2—6	4—7
Ворон	0,2—0,5	0,1—0,3
Кукушка	Ед.	8—27
Трехпалый дятел	Ед.	0,5—1,0
Шур	Ед.	Ед.—7
В среднем	37—130	25—85

В широколиственных лесах большая часть зимующих птиц питается беспозвоночными. Возможность их добычи на разных породах различается не так сильно, как растительных кормов. Поэтому зимние орнитокомплексы широколиственных лесов меньше зависят от состава насаждений. Например, в Киевской области при варьировании состава древостоя от 9Д1Лпед. Кл до 6Г2Лп1Кл1ИлД численность и состав зимующих птиц различались главным образом по обилию дубоносов — потребителей семян граба.

Состав древостоя определяет условия питания не только в верхних ярусах растительности, но и на поверхности почвы. Так, при одинаковых климатических условиях, по данным А. И. Воронцова (1963), численность беспозвоночных-педобионтов выше в опаде лиственных пород. Увеличение участия последних в составе насаждений ведет к росту численности насекомоядных птиц-наземников. Так, в дубравах и сосновых древостоях одного класса возраста и бонитета (Киевская область) численность этих птиц составляла 70—98 и 12—15 пар/100 га. В Южной Сибири, по наблюдениям Ю. С. Равкина, И. В. Лукьяновой (1976), в темнохвойной тайге в послегнездовой период на 100 га было учтено 13, а в мелколиственном лесу — 34 экземпляра дроздов.

В Приангарье эти показатели различались еще сильнее и соответственно были равны 4,5 и 14,5 парам/100 га. Там же, по материалам В. К. Дмитриенко (письменное сообщение), при отлове насекомых в цилиндры было зафиксировано на 1 цилиндр в пихтарнике зеленомошно-кисличном 10,1 г беспозвоночных и осиннике орляково-разнотравном 29,8 г (учет проведен 28.06 1977 г.).

Таким образом, состав древостоя существенно влияет не только на обитателей верхних ярусов растительности, но и на группу наземников.

Специфические свойства различных древесных пород накладывают отпечаток на связь зеленой фитомассы с численностью птиц. Так, в ельниках средней и высокой производительности первый показатель лежит в пределах 140—240 ц/га [Гортинский Г. В. и др., 1975]. В этих группах типов леса Г. Н. Симкин (1974) зарегистрировал на 100 га 340 пар птиц. Максимальная плотность гнездования в еловых лесах, по данным того же автора, составляет 740 пар на 100 га. По нашим данным, в ельниках зеленомошных и зеленомошно-травянистых этот показатель не превышал 450 пар (Беловежская пуца). На Карпатах в еловых лесах высших классов бонитета он был меньше — около 350 пар. Данные других авторов [Волкова М. С., 1969; Птушенко Е. С., Иноземцев А. А., 1968] также лежат в интервале 340—710 пар/100 га. Таким образом, для обеспечения ресурсами одной пары птиц в этой формации нужно ориентировочно 50 ц зеленой фитомассы.

В сосняках высших классов бонитета максимальные запасы зеленой фитомассы находятся в пределах 40—50 ц/га [Молчанов А. А., 1971; Утенкова А. П., 1974]. Численность птиц в таких лесах, как по литературным данным [Голодушко Б. З., Данилюк И. И., 1961], так и по нашим наблюдениям, достигает 800—900 пар/100 га. В этом случае на одну пару птиц приходится гораздо меньшее количество фитомассы — около 5 ц.

В дубравах наибольший показатель зеленой фитомассы был отмечен А. П. Утенковой и др. (1971) — 41 ц/га. Учет проводился в Беловежской пуце, где, по нашим наблюдениям, плотность гнездования составляла 1137 пар/100 га (в дубовых насаждениях высокой сомкнутости и производительности). Для дубрав с меньшими высотами и сомкнутостью получены показатели плотности населения птиц в интервале 1000—1500 пар/100 га [Королькова Г. Е., 1963; Воронцов Е. М., 1967; Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1974; Панченко С. Г., 1975]. На одну пару птиц в этом случае приходится 2,7—4,1 ц зеленой фитомассы.

Гораздо выше этот показатель для березовых и осиновых лесов. Так, в Московской области для березняков А. А. Молчанов (1971) определил запас зеленой фитомассы в 50 ц/га. Численность птиц там, по данным Е. С. Птушенко и А. А. Иноземцева (1968), составляет 370 пар/100 га, т. е. на одну пару птиц приходится 13,8 ц фитомассы.

Отмеченные закономерности иллюстрируют разнокачествен-

ность зеленой фитомассы как источника необходимых птицам ресурсов. Очевидно, наиболее ценной она будет в лесах, где соответствующие показатели окажутся наименьшими.

Состав насаждений, как и их возрастная структура, один из наиболее зависимых от деятельности человека параметров. Антропогенные сукцессии, сопровождаемые сменой пород, обусловили хорошо известную замену хвойных лесов.— мелколиственными. На Украине вместо дубрав широкое распространение получили грабовые древостои. Такие смены пород описаны в лесоводственной литературе [Ткаченко М. Б., 1952; Нестеров В. Г., 1949; Погребняк П. С., 1968].

Изменение породного состава лесов приводит к пропорциональным перестройкам птичьего населения. Это явление рассматривалось рядом авторов [Коренберг Э. И., 1967; Бутьев В. Т., 1969; Реймерс Н. Ф., 1966; и др.].

ВЛИЯНИЕ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ПТИЦ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМАЦИЙ

Под пространственной неоднородностью подразумевается чередование древостоев разного возраста и породного состава, а также насаждений и не покрытых лесом площадей. Повышение гетерогенности лесов в целом улучшает экологическую обстановку для большей части животных. Это общее положение рассматривается в ряде работ [Груздев В. В., 1952; Новиков Г. А., 1959; Чунин С. П., 1965; Данилов Д. Н. и др., 1966; Юргенсон П. Б., 1973; Симкин Г. Н., 1974; Формозов А. Н., 1976]. Благоприятное влияние неоднородности объясняется тем, что древостои определенного породного состава и структуры обычно с избытком обеспечивают птиц одним каким-либо видом ресурсов, в то время как других может не хватать. С другой стороны, такие недостающие ресурсы часто имеются в соседних растительных формациях. К использованию некоторых широко распространенных и экологически ценных сочетаний фитоценозов приспособились многие птицы, например лесостепные и «опушечные» формы, виды, гнездящиеся на деревьях и добывающие пищу в водно-болотных экосистемах (черный аист, серая цапля, гоголь и др.).

Таким образом, механизм положительного влияния пространственной неоднородности лесного ландшафта тот же, что и разнообразия породного состава древостоев. Различия заключаются лишь в масштабах явления. Внутри насаждения элементов неоднородности служит дерево, площадь, занимаемая им, определяется квадратными метрами. Пространственная неоднородность леса определяется разнообразием составляющих его растительных формаций и их возрастом. Площади таких участков определяются гектарами и квадратными километрами.

Пространственная структура лесов в неменьшей, если не в большей степени, чем два предыдущих параметра, изменена хозяйственной деятельностью человека. Анализ ее значения мы рассматриваем на примере птичьего населения ландшафтов, испытывающих разное антропогенное воздействие.

Влияние на численность птиц неоднородности пространственной структуры лесов. Большая часть лесных птиц предпочитает селиться в полосе между насаждениями разного породного состава, у опушек, рядом с небольшими полянами. Примером количественной оценки этого предпочтения могут быть данные, полученные в ненарушенных лесах Нижнего Приангарья (табл. 35).

«Опущенный эффект» был наиболее выражен между пихтовым древостоем и старым шелкопрядником, а также по границе с осинником. В то же время между ним и сосновым древостоем население птиц не только по составу, но и по численности почти не отличалось от такового в центральной части сосняка. Не было отмечено заметных различий также в населении птиц центральной части сосняка и граничащей с березняком полосы.

В этом случае мы сталкиваемся с тем же явлением, которое было отмечено для смешанных насаждений из пород, одинаково ценных для птиц, — отсутствием обогащающего влияния. Пограничные полосы между древостоями со сходной экологической обстановкой (сосняки травянистые, осинники и березняки с развитым напочвенным покровом) не имеют более богатого и разнообразного птичьего населения по сравнению с удаленными от границ участками этих растительных сообществ.

С другой стороны, при контрастных экологических условиях — между темнохвойной тайгой и осинником (или зарастающей гарью) увеличение численности птиц в пограничной полосе очень значительно. Объясняется оно использованием дополняющих друг друга ресурсов. Например, для дроздов ель и пихта служат местами для устройства гнезд и укрытиями, а богатый беспозвоночными мертвый напочвенный покров осинников — источником корма.

Благодаря влиянию друг на друга разных растительных формаций и типов растительности в полосе контакта между ними складывается специфическая обстановка, увеличивающая емкость местообитаний многих птиц. Так, вдоль опушек обильнее плодоношение, лучше развиты кроны деревьев и благоприятнее для большей части беспозвоночных условия. Темнохвойные породы угнетают травянистую растительность, которая при чрезмерном обилии создает помехи для кормодобывания лесных птиц-наземников.

Крупномасштабная характеристика «опущенного эффекта» сопряжена со многими трудностями. Прежде всего мало данных о численности птиц в пограничных полосах между разными растительными формациями. Не ясно, что следует считать разными формациями. Так, в табл. 37 под сосняками подразумеваются древостои с преобладанием сосны. В качестве примеси там имелась

Численность птиц в пограничных и опушечных полосах, пар/10 га

Вид	Пихтарник зеленомошный			Сосняк разнотравный	
	Центральная часть	Опушка с осинником	Опушка с гарью	Центральная часть	Опушка с осинником
Московка	1,7	2,8	1,9	3,3	3,1
Пухляк	0,9	1,6	1,3	2,6	2,8
Корольковая пеночка	0,4	0,5	0,4	—	—
Синехвостка	0,3	0,4	0,2	—	—
Снегирь	0,3	0,4	0,2	—	—
Кукша	0,3	0,2	0,2	—	—
Рябчик	0,2	1,4	1,7	0,2	0,2
Певчий дрозд	0,2	1,3	0,4	0,5	0,8
Теньковка	0,2	0,8	0,7	0,9	1,2
Поползень	0,1	0,7	0,2	0,2	0,4
Мухоловка-касатка	0,1	0,7	0,6	—	—
Пятнистый конек	0,1	0,2	0,3	0,1	0,2
Белобровик	0,1	1,1	0,3	0,1	0,2
Желна	0,1	0,2	0,1	Ед.	Ед.
Чернозобый дрозд	0,1	0,7	0,4	0,4	0,3
Глухая кукушка	0,1	0,4	0,3	0,1	0,1
Пестрый дрозд	0,1	0,1	0,1	—	—
Дубонос	0,1	0,6	0,2	0,3	0,4
Лесной конек	—	0,8	2,2	4,1	3,0
Соловей-красношейка	—	0,3	0,2	0,5	0,4
Большой пестрый дятел	—	0,8	0,1	5,0	3,4
Садовая камышевка	—	0,3	0,3	0,5	0,6
Синий соловей	—	0,4	0,2	0,1	0,2
Толстоклювая пеночка	—	0,4	0,3	0,2	0,3
Юрок	—	0,4	0,1	0,1	0,1
Кукушка	—	0,5	0,3	0,1	0,3
Горихвостка-лысушка	—	0,3	0,4	1,9	1,8
Славка-завирушка	—	0,4	0,9	0,3	0,4
Садовая славка	—	—	0,2	0,3	0,3
Серая мухоловка	—	—	—	2,2	2,0
Зяблик	—	—	—	0,7	0,2
Чечевица	—	—	—	0,5	0,4
Иволга	—	—	—	0,8	0,4
Деряба	—	—	—	0,2	0,3
Пеночка-таловка	—	—	—	0,2	0,1
Зеленая пеночка	—	—	—	0,1	0,1
Ширококлювая мухоловка	—	—	—	0,1	0,1
Малая мухоловка	—	—	—	0,1	0,1
	≤ 5,4	18,7	14,7	26,7	24,2

осина. Осинник (соседняя формация) был представлен чистым древостоем. Очевидно, присутствие в сосняке осины сглаживало экологические различия между этими насаждениями. Установить, при каких показателях сходства между ними будет исчезать «пограничный эффект» можно лишь на основании специальных исследований. Подобных работ до настоящего времени по-существу не проводилось.

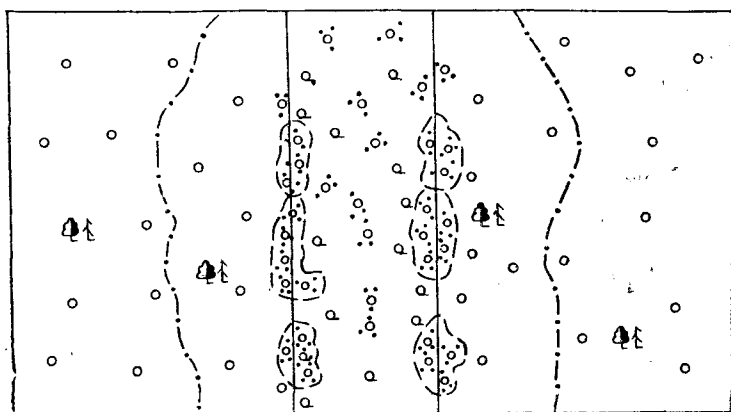


Рис. 16. Значение неоднородности местообитаний для птиц с разными гнездовыми участками.

1 — гнездовой участок мелких воробьиных; 2 — гнездовой участок крупной птицы.

Самостоятельные трудности представляет вопрос о значении размеров участков, занятых различной растительностью (рис. 16).

Для мелких воробьиных опушкой обычно служит полоса контакта насаждения с открытым участком, шириной 20—30 м. Такие участки птицы пересекают редко и охотно селятся вдоль границ. Крупные формы с обширными в десятки и сотни гектаров гнездовыми (индивидуальными) участками воспринимают небольшие по площади поляны и прогалины как элементы внутренней неоднородности местообитаний. Другими словами, «опушка» не объективная, а видоспецифическая категория.

Все эти соображения заставили нас ограничиться общей оценкой «опушечного эффекта», выделив сочетания сравнительно крупных (шириной не менее 40—50 м) участков с разными типами растительности. Эти сочетания оказывают разное влияние на птиц в зависимости от различий в производительности граничащих между собой растительных сообществ.

1. Границы насаждений с низкопроизводительными травянистыми фитоценозами. Представлены двумя вариантами — опушками с верховыми болотами и с пустошными лугами. Как в первом, так и во втором случае обогащающее влияние таких опушек на птичье население незначительно. Верховые болота как места кормежки лесные птицы почти не используют. Так, в Беловежской пушче в теплое время года на осоково-сфагновых болотах регулярно кормились лесные коньки, изредка дрозды, глухари. Численность последних повышалась во второй половине лета, после созревания ягод. Птичье население опушечной полосы зависело от особенностей древостоев. На участках с ровным рельефом по мере

перехода к безлесному болоту древесная растительность становилась все более изреженной. Птичье население таких участков, как правило, беднее, чем в сомкнутых насаждениях. Объясняется это неблагоприятными условиями питания на поверхности заросшей мхами и осоками почвы, уменьшением обилия беспозвоночных, широким распространением мхов, которые даже в цепях последующих трансформаций не служат источником пищи пернатых.

При резких переходах от сомкнутых насаждений к болоту в опушечной полосе наблюдается некоторое увеличение численности большей части типично лесных птиц. Обусловлено оно не столько использованием ресурсов открытых участков сколько улучшением экологической обстановки в лесу. Вызвано это улучшение более благоприятным световым режимом в опушечной полосе, что способствует развитию под пологом верхнего яруса подроста, подлеска, живого напочвенного покрова.

Вдоль границ с пустошными лугами увеличения численности птиц обычно не происходит. Их видовое разнообразие несколько возрастает за счет таких видов, как лесной жаворонок и полевой конек. Однако одновременно уменьшается обилие типично дендрофильных форм (зяблик, пеночки и др.).

2. Границы с высокопроизводительными травянистыми сообществами. Представлены главным образом опушками вдоль речных пойм. Обычно хорошо выражены и имеют сравнительно небольшую ширину переходной полосы. Кроме того, в самой пойме на гривах и прирусловых повышениях часто встречается древесная растительность.

Поймы рек издавна служат местом интенсивной хозяйственной деятельности человека и в настоящее время сильно изменены. Нами птичье население ненарушенных лесов и лугов изучалось вдоль рек Беловежской пуши, Нижнего Приангарья и среднего течения Енисея (р. Тис). Поймы рек Беловежской пуши обрамляют леса разного породного состава, преимущественно ольховые с елью, переходящие по повышениям в смешанные с преобладанием ели и сосновые. Независимо от состава древостоя вдоль опушек наблюдалась повышенная плотность гнездования типично лесных птиц (табл. 36).

Опушечный эффект характеризуется показателем увеличения плотности гнездования в граничащей с открытыми участками полосе (в процентах). Посещаемость опушек особенно заметно возросла после окончания гнездового периода и во время миграций. Увеличение видового разнообразия птиц вдоль опушки по сравнению с удаленными от нее участками было незначительно (единично встречались жулан, чернолобый сорокопуд, полевой воробей, скворец). На расстоянии до 100 м от поймы гнездились кряквы и в широкой до 2—3 км полосе — черный аист, подорлик, коршуны.

Осенью долины с прилегающими к ним лесами служат основным местом перемещения и остановок мигрирующих птиц.

«Опущенный эффект» на границе с речными поймами, Беловежская пуща (Численность птиц, пар на 1 га)

Характеристика поймы	Древостой	Плотность гнездования		Опущенный эффект, %
		Опушка, шириной 50 м	Далее 100 м от опушки	
Закочкаренный осоковый луг	Перестойный елово-ольховый	8—10	4—6	55,6
Такой же луг с ивняком на 20—30% площади	То же	7—10	4—6	58,8
Луг осоково-пушицевый, слабо закочкаренный	Смешанный с преобладанием ели	8—11	5—7	63,1
То же	Сосняк черничный с елью в под-росте	8—10	5—6	61,1

Тажные реки Средней Сибири часто не имеют обширных пойм. Ширина свободной от леса полосы колеблется от нескольких до 100—200 м. Она представляет собой самостоятельный биотоп со своим птичьим населением (рис. 17).

Птичье население зоны III состоит только из представителей типично таежного орнитокомплекса. В зоне II к нему добавляются перечисленные на рисунке виды. Зона I имеет свое специфическое население, ее постоянно посещают птицы, гнездящиеся в других местообитаниях. В то же время характерные береговые виды в глубину леса не проникают.

Плотность гнездования неравномерна и зависит от особенностей припойменных участков, величины рек и др. Например, вдоль Ангары вороны гнездились через 1,5—2,5 км, чеглоки — через 2—3 км, сапсаны и коршуны — через несколько десятков километров. Вдоль небольших притоков шириной 50—100 м гнезд этих птиц не отмечено. В то же время мелкие формы, населяющие травянисто-кустарниковый ярус береговой полосы, более многочисленны вдоль притоков. Объясняется это лучшей сохранимостью там растительности, которая меньше страдает от ледоходов, чем на крупных реках — Ангаре и Енисее.

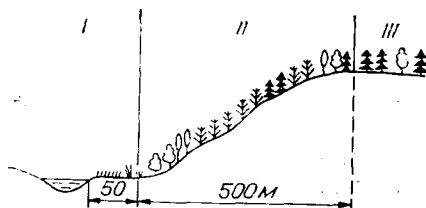


Рис. 17. Характерные птицы береговой полосы и прилегающего к ней леса: Зона I: трясогузка, сверчки, перевозчик, дубровник, лесной дупель. Зона II: чеглок, сапсан, черный коршун, ворона, сорока.

«Опущечный эффект» вдоль границ с суходольными открытыми участками

Вид и экологическая группа	Плотность гнездования, пар на 100 га		Места наблюдений
	Опушка шириной 100 м	В 1 км от опушки	
Лесостепные птицы, всего	4,4 (0,51%)	0,2	Беловежская пуща, смешанные хвойно-лиственные леса и сенокосы
В том числе:			
Горлица	2,4	0,2	
Скворец	1,1	—	
Полевой воробей	0,3	—	
Чернолобый сорокопут	0,3	—	
Удод	0,2	—	
Сизоворонка	0,1	—	«Киевская область, перестойный сосновый древостой, граничащий с зарослей вейником и кустарниками вырубкой трехлетней давности
Лесные птицы, всего	860	510	
Лесостепные (кустарниковые) птицы, всего	27,8 (1,81%)	5,2	
В том числе:			
Скворец	12,7	4,0	
Полевой воробей	4,2	0,3	
Чернолобый сорокопут	4,1	—	
Зеленушка	3,1	0,1	
Горлица	2,0	0,5	
Клинтух	1,2	0,2	
Ворона	0,3	0,1	
Сизоворонка	0,2	—	
Лесные виды, всего	1510	870	
В том числе тяготеющие к опушкам		—	
Жулан	34,0	6,2	
Ястребиная славка	18,0	—	
Лесостепные птицы, всего	7,4 (1,18%)	0,4	Хакасия, березово-лиственничные колки по северным склонам сопот
В том числе:			
Полевой воробей	3,7	0,2	
Сорока	2,9	0,2	
Скворец	0,9	—	
Рябинник	0,9	—	
Лесные птицы, всего	620	430	

Обогащающее влияние опушек на плотность гнездования довольно значительно (в пределах 20—30%). Происходит оно преимущественно за счет типично лесных форм и в меньшей мере — береговых видов.

В послегнездовой период даже такие узкие поймы привлекают многих птиц, и частота их встреч в опушечной полосе повышается в десятки раз по сравнению с удаленными от опушек участками.

Характерно это для сверчков, овсянок ремезов и в меньшей степени других видов овсянок, дроздов, особенно Наумана, лесного дупеля, азиатского бекаса, рябчика, лесного и пятнистого коньков.

Кроме речных пойм сплошные лесные массивы расчленяют озера с заболоченными берегами и болота в понижениях. Они имеют свое птичье население, которое проникает в пограничные участки насаждений. Одновременно в опушечной полосе также возрастает численность типично лесных видов. Все это обуславливает увеличение количества птиц в опушечных полосах.

Ранее уже отмечалось, что развитые травостой создают помехи при добыче корма птицами. Резко отрицательно реагируют на густые и высокие травы лесные птицы-наземники, а также хищники, питающиеся мелкими позвоночными. Не препятствуют травостой воздухоходам и служат основной жизненной средой для сверчков, камышовок.

Количественная характеристика влияния опушек с природными травянистыми сообществами степей на птичье население лесов приведена в табл. 39. Эти материалы скорее всего могут рассматриваться как весьма приблизительное отражение тех закономерностей, которые определяли численность птиц в природной, не затронутой человеком среде обитания.

Многие хищники и врановые птицы, гнездясь в древостоях и добывая корм на открытых участках, из-за низкой численности и гнездования на большом расстоянии от опушек в учетных полосах встречены единично. Поэтому данные о плотности их гнездования не приводятся.

Во всех пунктах наблюдений увеличение численности птиц в опушечной полосе происходило преимущественно за счет лесных форм, которые более или менее плотно заселяли граничащие с открытыми биотопами участки. Эти закономерности носили четко выраженный зональный характер. Как приведенные в табл. 37 данные, так и другие наблюдения [Симкин Г. Н., 1974; Равкин Ю. С., Лукьянова И. В., 1976; Равкин Ю. С., 1978] свидетельствуют о малочисленности лесостепных птиц в лесной зоне.

На Карпатах и в Нижнем Приангарье отсутствовали лесостепные птицы, и там увеличение численности пернатых вдоль опушек происходило только за счет лесных видов.

Величина «опушечного эффекта» зависит от многих факторов — сомкнутости древостоя, развития травянистой растительности под пологом леса и на соседнем открытом участке. Наиболее многочисленное и разнообразное птичье население формируется в неширокой переходной полосе редколесья с куртинами кустарников и травянистой растительностью между ними.

Вторая группа факторов, связанных с оценкой «опушечного эффекта», — определение протяженности опушек по отношению ко всей площади лесов. К сожалению, такой «показатель расчлененности» в лесном хозяйстве не используется. Данные о нем час-

точно можно получить на основании анализа гидрологической сети. Со значительными трудностями связана оценка расчлененности лесов открытыми участками — болотами, невозобновившимися вырубками, гарями, шелкопрядниками и пр. Некоторое представление о масштабах уничтожения лесов вредными насекомыми дают следующие материалы. На территории Красноярского края площадь пораженных сибирским шелкопрядом насаждений составила в 1956 г. 2337 тыс. га [Кондаков Ю. П., 1974], что в долевых показателях равно почти 10% от всей имеющейся в крае темнохвойной тайги.

Проиллюстрировать степень влияния шелкопрядников на пространственную структуру сибирских лесов можно с помощью следующего примера.

На основании изучения распределения и конфигурации шелкопрядников в Енисейском лесхозе ³, а также материалов аэрофотосъемки по Усть Ангарскому лесхозу наибольшая расчлененность лесов открытыми участками (шелкопрядниками) характеризуется показателем в пределах 5 км опушек на 1 км² территории, покрытой лесом. Средняя расчлененность колебалась в пределах 1—3 км на 1 км².

В местах, где массовых размножений шелкопряда не происходило, расчленение гораздо меньшее. Обусловлено оно главным образом реками и оценивается показателем порядка 0,1—1,0 км на 1 км² территории.

Для лесостепной зоны характерно постепенное повышение относительного значения опушек по мере удаления от крупных лесных массивов [Черепнин М. М., 1956]. По материалам наших наблюдений, в степях Хакасии площади отдельных колок на северных склонах всхолмлений невелики — около нескольких десятков га. В таких случаях на 1 км² леса приходится 4—7 км опушек и нередко весь покрытый древесной растительностью участок находится в зоне действия «опушечного эффекта». Однако это явление свойственно степям с неровным рельефом. В степной зоне европейской части СССР наблюдались несколько иные закономерности, там леса располагались в виде больших массивов по речным долинам [Кириков С. В., 1959].

В целом детальный анализ этого вопроса не входит в наши задачи. Основываясь на литературных данных о состоянии лесов СССР, специальных исследований об исторических их изменениях (Цветков М. А., 1957; Воинственский М. А., 1960; Максимов А. А., 1964; Кириков С. В., 1966; и др.) и наших наблюдениях, представляется возможным сделать следующую ориентировочную оценку расчленения лесов прошлого открытыми участками:

³ Соответствующие планово-картографические материалы были любезно предоставлены для использования ст. научным сотрудником Института леса и древесины СО АН СССР им. В. Н. Сукачева В. В. Фурьевым.

Категория лесов	Показатель расчленения, км опушки на 1 км ² леса	Распространение лесов с данными показателями расчленения
Горные леса, кроме субальпийского пояса, подзона южной тайги и смешанных лесов, лесная и таежная зоны	Около 1	Господствующее
Частично поврежденные вредителями древостои в разных районах, леса предгорий с очень густой гидрологической сетью, лесостепные леса	1—3	Значительное
Участки темнохвойных лесов, пройденных массовыми размножениями насекомых, южные лесостепные и степные леса	3—6	Очень ограниченное
Мелкие колки, островные леса в субальпийском поясе	Более 6	Наименее распространенное

Эта сугубо приближенная характеристика дает представление о порядке величин.

Деятельность человека оказала огромное влияние на увеличение пространственного расчленения лесов. В общих чертах о его масштабе дают представление картографические материалы, карты лесов СССР (1955), Европы в 900 и 1900 гг. (Дорст Ж., 1968), Украины (Генсирук С. А., 1975). Разумеется, мелкомасштабность этих карт позволяет проследить лишь самую общую тенденцию увеличения дробности лесных массивов в более освоенных человеком районах.

Исчерпывающие материалы содержатся в планах лесонасаждений. Их анализ составляет самостоятельное исследование. Просмотр материалов, относящихся к разным регионам, свидетельствует о выраженной тенденции повышения расчленения сплошных массивов в густонаселенных районах страны. Ориентировочно его можно оценить на уровне 2—4 км на 1 км².

В опубликованной ранее работе [Владышевский Д. В., 1975] были приведены данные о разной выраженности «опушечного эффекта» в зависимости от особенностей граничащих с лесом открытых участков. Последующие исследования подтвердили отмеченную закономерность — наибольшее количество лесостепных птиц и «опушечных» видов селится вдоль границ с сельскохозяйственными угодьями, расположенными на плодородных землях.

Менее специфично влияние вырубок, особенно в таежных лесах. Опушки с ними имеют по существу то же птичье население, что и вдоль границ с гарями и шелкопрядами. В лесостепных районах, в Сибири — в лесополье «опушечный эффект» с рубками заметнее. Там селятся такие лесостепные птицы, как полевой воробей, скворец, сорока, ворона. Численность их тем выше, чем ближе сельскохозяйственные угодья.

В целом рассматриваемое явление — одно из наименее изученных. Изменение численности птиц из-за антропогенных нарушений структуры лесов пока можно определять на уровне вектора с очень ориентировочной количественной характеристикой. С ди-

намикой фитомассы, как общей, так и ее ассимиляционного аппарата, эти изменения пока связать трудно, поскольку влияние опухек на эти параметры лесных сообществ почти не изучено.

ВЫВОДЫ

Анализ факторов, определяющих использование разных кормов птицами и млекопитающими, позволяет выделить несколько типов трофических ситуаций. Различия между ними определяются специфическими особенностями кормовых объектов — возможностью их обнаружения, доступностью, изменением обилия. С другой стороны, размер изъятия является следствием длительной коэволюции листемы корм—потребитель (табл. 38).

Последовательность перечня групп кормовых объектов соответствует тенденции уменьшения размеров их использования позвоночными. Четко выражена тенденция наибольшего использования кормов в случаях, когда это полезно или безразлично для «жертвы».

Не только упомянутые, но и другие корма характеризуются такими свойствами, как возможность обнаружения, доступность (привлекательность), время, в течение которого может осуществляться потребление. Эти свойства определяют интенсивность использования кормов и являются результатом длительной эволюции тех или иных сообществ.

По условиям использования все кормовые объекты можно разделить на три большие категории.

1. «Заинтересованные» в наибольшем потреблении или растаскивании для устройства запасов — ягоды, семена растений, рассеяющихся путем синзоохории.

2. На потребление не реагирующие — трупы.

3. Противодействующие потреблению — все живые организмы и их части (кроме ягод и т. д.).

Интенсивность использования каждой из этих групп кормов определяется разными параметрами.

Питание плодами и синзоохорными семенами. Условия питания этим кормом определяются его обилием и мало зависят от заметности и доступности, которые относительно постоянны и достаточно велики. Поэтому размер изъятия ягод и синзоохорных семян прежде всего зависит от соответствия их запасов численности животных-потребителей. При неурожаях использование оказывается почти полным. В случаях избыточного обеспечения животных этим кормом степень использования отдельных видов сочных плодов или семян обуславливается их привлекательностью и пространственным распределением. В первую очередь выедаются корма в местах их повышенного обилия. Во всех случаях сохраняется связь размеров изъятия с длительностью периода потребления, однако она не линейна, а описывается двухвершинной кривой

Зависимость между восстановлением обилия кормовых объектов и размером их изъятия

Корм	Использование	Факторы, влияющие на использование		Зависимость между использованием и восстановлением
		положительно	отрицательно	
Ягоды	До 90—95 % при бедных урожаях	Высокая заметность, отсутствие защитных приспособлений	Сезонная изменчивость обилия, варьирование урожаев	Положительная, отсроченная
Трупы животных	До 100 %	Ослабление защитных приспособлений, высокая пищевая ценность	Сложность обнаружения	Не выражена
Синзоохорные семена	До 100 % при плохих урожаях	Высокая заметность и доступность, высокая пищевая ценность	Высокая изменчивость обилия	Положительная сильно отсроченная при запасах, отрицательная при поедании
Вегетативные части растений в доступной зверям зоне	От долей до 100 %	Высокая заметность, неспособность к ускользанию	Биохимическая защита, низкая пищевая ценность	Отсутствует при слабом использовании, отрицательная при сильном
Не зоохорные семена	От долей до 80—90 %	Высокая пищевая ценность и доступность, часто легкость обнаружения до опадания	Мелкие размеры, защитные оболочки, сложность обнаружения в лесной подстилке	То же
Животные с криптической окраской и локомоторной защитой	От нескольких до 1—2 десятков процентов	Высокая пищевая ценность	Эффективные защитные локомоторные реакции, покровительственная окраска	Отрицательная
Беспозвоночные с биохимической защитой	Крайне незначительное	Высокая заметность, ограниченная подвижность	Биохимическая защита в сочетании с предупредяющей окраской	»

с большим пиком обилия осенью и меньшим — весной. Имеющиеся эмпирические данные позволяют предположить, что в холодное время года обычно используются все сохраняющиеся на ветвях и доступные птицам ягодные корма. В целом закономерности потребления этой группы кормов во многом сходны с теми, которые имеют место по отношению к семенам с другими способами распространения.

Питание трупами животных. Их специфической особенностью является непрерывное поступление в окружающую среду. Интенсивность использования трупов в значительной степени определяется возможностью их обнаружения, которая оказывается особенно значительной весной в период вытаивания из-под снега. В лесах специализированным потребителем трупов позвоночных является ворон, раннее размножение которого приурочено к периоду с наиболее благоприятными условиями питания. Для других птиц и зверей трупы — дополнительная пища. Ее использование в зависимости от насыщенности местообитаний животными-потребителями происходит с разной скоростью. Определяется она темпом поступления этого корма в среду обитания. Разница между временем появления и использования трупов зависит также и от плотности населения потенциальных потребителей. Трупы беспозвоночных для птиц и зверей — случайный корм.

Питание вегетативными частями растений. Этот корм отличается постоянной возможностью обнаружения и временем потребления при значительных различиях доступности. Для охотно поедаемых видов растений размер использования вегетативных органов (n) равен

$$\frac{N}{SH} - C \quad (5)$$

при ситуациях, когда $\frac{N}{SH} - C \approx G_m$. Другими словами, максимальным изъятие оказывается в случаях, когда потребность в корме животных (G_m) равна (или превышает) запасы доступных кормов $\left(\frac{N}{SH} - C\right)$. Формулы следуют из приведенной ранее [4], C — обилие корма, не обеспечивающее положительный энергобаланс животных-потребителей.

Запас доступной фитомассы — относительно постоянная величина, колебания которой зависят от погодных условий и деятельности животных-фитофагов. При положении, когда $G_m > \frac{N}{SH} - C$ используется часть вынужденных кормов. Ими могут быть растения с биохимической защитой и часть корма, не обеспечивающего положительный энергобаланс кормодобывающей деятельности. Такая ситуация отрицательно сказывается на популяции потребителей и в то же время снижает возможность восстановления кормовой базы из-за возросшего воздействия на растительность. Флуктуация показателя « C » обуславливает неравномерность

нагрузки на кормовую базу, при его увеличении воздействие уменьшается, что позволяет растениям восстанавливать утраченную фитомассу. В целом изменчивость изъятия вегетативных частей растений меньше, чем других кормовых объектов.

Питание семенами. Эта группа растительных кормов гораздо богаче питательными веществами и поэтому имеет довольно надежные защитные приспособления против поедания. Они наиболее эффективны у травянистых растений, многие виды которых имеют зачатки, почти не поедаемые позвоночными. Более доступны и интенсивнее используются семена деревьев. Питающиеся ими позвоночные делятся на две группы — оседлые (местные) и кочующие виды. К последним относятся наиболее специализированные потребители — белка, клесты, чечетка, щур и ряд других.

Численность представителей этих групп на территории того или иного лесного массива определяется разными факторами. Для оседлых видов имеет место следующая зависимость

$$M'_{m,T} = f(N_T, N_{T-1}), \quad (6)$$

где M'_m — численность оседлых семяеда; N_T — урожай их кормов в текущем сезоне; N_{T-1} — урожай в предыдущем сезоне.

По отношению к кочующим видам имеет место несколько иная зависимость.

$$M''_{m,T} = f\left(\frac{S_T N_T}{S_m}\right), \quad (7)$$

где M''_m — численность кочующих семяеда; S_T — площадь плодоносящих древостоев в текущем сезоне; S_m — общая площадь насаждений соответствующих пород в пределах ареала потребителей.

Показатель $\frac{S_T N_T}{S_m}$ можно назвать мерой вероятной концентрации.

Разумеется, абсолютное его значение также зависит от параметров N_T, N_{T-1} .

Таким образом, на размер использования семян, как и сочных плодов, существенно влияет соответствие численности потребителей запасам корма. Однако помимо этого обстоятельства важную роль играет возможность обнаружения зачатков. Она характеризуется повышенной изменчивостью, что в свою очередь вызывает большое варьирование размеров изъятия семян.

Питание живыми животными. Высокая пищевая ценность животных обуславливает их интенсивное преследование. В большинстве лесных сообществ, за исключением наименее производительных, потребители могли бы использовать основную массу этого корма при отсутствии у него защитных приспособлений. Поэтому именно они рассматриваются в качестве основного лимитирующего изъятия фактора. Эволюционно сложившиеся закономерности между тремя переменными, определяющими размер изъятия животных, таковы, что при больших значениях показателей за-

метности и доступности период, в течение которого могут использоваться такие жертвы, невелик. Очевидно, высокодоступные с точки зрения энергозатрат на их добычу корма потреблять особенно выгодно. Это определяет особенности питания хищных (насекомоядных) позвоночных, которые в первую очередь используют такие кормовые объекты и только при их недостатке переходят на более защищенные или малозаметные.

Исходя из длительности периода доступности предпочитаемых жертв и численности их потенциальных потребителей, можно составить вероятный прогноз изъятия животных кормов в разных лесных сообществах. По отношению к менее доступным кормам составление такого прогноза возможно лишь в самых общих чертах на основании данных о численности специализированных потребителей защищенных жертв.

Общим свойством основной массы кормовых объектов являются сезонные перемещения или изменения доступности из-за снежного покрова. Наиболее четко это явление выражено у беспозвоночных и семян, а также опадающих после созревания плодов. Вегетативные части растений оказываются в толще снега, под ним же протекает жизнь мелких млекопитающих. Такие перемещения сопровождаются изменением состава потребителей и возможности использования ими корма. При этом общей закономерностью является пониженное использование птицами кормовых объектов, попавших в лесную подстилку, которые потребляются преимущественно млекопитающими. В зависимости от численности тех и других можно прогнозировать вероятное изменение интенсивности использования таких переместившихся кормов. Однако подходить к таким прогнозам надо осторожно, поскольку кормовые объекты в лесной подстилке характеризуются совершенно иными возможностями их обнаружения, что обычно и определяет размер использования.

Влияние деятельности человека на условия питания птиц и зверей. Антропогенные изменения лесов не ведут к появлению качественно новых трофических ситуаций, которые не могли бы возникнуть без вмешательства человека. Больше всего отличаются от природных флуктуаций условий питания те их изменения, которые связаны с рубками главного пользования и нарушением возрастной структуры лесов. Основные аспекты этих изменений имеют для птиц в целом отрицательное значение.

Изъятие из леса значительной части фитомассы при рубках и других формах лесопользования исключает ее из цепей последующих трансформаций, что ведет к снижению численности соответствующих групп гетеротрофных организмов. Последние или сами служат пищей птицам, или используются другими крупными беспозвоночными. Все это неблагоприятно сказывается на условиях питания птиц и млекопитающих.

Рубки насаждений задолго до их естественного разрушения, с одной стороны, приводят к исчезновению перестойных и с дру-

гой — к широкому распространению молодых древостоев. Последние характеризуются преобладанием в кронах тонких ветвей, что затрудняет кормодобывающую деятельность относительно крупных птиц. В то же время в насаждениях старших возрастов трофическая обстановка для птиц и зверей, как правило, благоприятна.

Охота, рекреационное использование леса, различные хозяйственные работы — все это вызывает повышенное воздействие фактора беспокойства. В результате птицы и звери вынуждены больше времени и энергии тратить на обеспечение безопасности и меньше — на кормодобывающую деятельность.

Существующая система лесопользования мало влияет на запас зеленой фитомассы — основного источника корма позвоночных. Благодаря различным видам рубок происходят нехарактерные для природных сообществ нарушения ее пространственного распределения. Значительное увеличение площадей под зарастающими вырубками и молодняками привело к уменьшению семенной продукции леса, в результате существенно ухудшились условия питания соответствующей группы животных-потребителей. Благоприятными изменениями трофической обстановки были только для крупных растительноядных форм, питающихся побегами деревьев и кустарников.

Зависимость численности позвоночных от развития фитомассы.

Фитомасса, в особенности более богатые питательными веществами генеративные органы и ассимиляционный аппарат растений, является основным источником пищи позвоночных. Однако прямая связь между обилием последних и продуктивностью растительных сообществ прослеживается в узких пределах — в тех случаях, когда увеличение фитомассы не приводит к изменению ее свойств. В более распространенных ситуациях определяющее влияние на численность животных оказывают видоспецифические особенности растений, а по отношению к древесным породам — их возраст. Не меньшее значение имеет состав растительных сообществ, а также характер пространственного сочетания разных фитоценозов. Повышенное разнообразие растительности позволяет животным легче находить дефицитные ресурсы. Это оказывает на численность позвоночных большее положительное влияние, чем увеличение фитомассы само по себе.

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОРМОДОБЫВАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ И ЗВЕРЕЙ

В основе важнейшего свойства экосистем — биологического круговорота вещества и энергии лежат трофические связи слагающих сообщества организмов. Оценка роли позвоночных в этом процессе представляет большие трудности [Динесман Л. Г., 1966; Злотин Р. И. и др., 1975]. Ориентировочным показателем участия птиц и млекопитающих в биологическом круговороте может служить количество энергии, трансформируемой ими по трофическим уровням. Однако получить такие данные также достаточно сложно. Даже специализированные виды потребителей часто используют организмы, занимающие разные звенья в цепях питания: фитофагов, хищников, сверхпаразитов. Кроме того, многим позвоночным свойственны сезонные и ситуационные изменения состава кормов, переходы с одного трофического уровня на другой. В результате значительно снижается информативность оценки биоценотического значения позвоночных по показателю трансформированной ими энергии. Разумеется, из сказанного не следует, что этот показатель вообще не представляет интереса.

Роль позвоночных в трансформации вещества и энергии. В настоящее время имеется большое количество данных о численности птиц и зверей, а также формулы стандартного метаболизма для представителей разных экологических и систематических групп. Это позволяет легко определить энергетическую ценность использованного корма [Пузаченко Ю. Г., 1967; Равкин Ю. С., Лукьянова И. В., 1976; Цыбулин С. М., 1977 и др.]. Сопоставив приведенные этими авторами материалы с данными о количестве энергии, ассимилированной лесной растительностью (по сводке А. И. Уткина, 1975), получаем следующую картину. В лиственных насаждениях Европы в среднем ассимилируется $5 \cdot 10^9$ ккал/км² × × год, или $5 \cdot 10^7$ ккал/км² · день в течение вегетационного периода, принимаемого за 100 дн. В широколиственных лесах европейской части СССР птицы за сутки трансформируют $3 \cdot 10^4$ ккал/км² (в теплое время года, по Пузаченко Ю. Г., 1967). Таким образом, на их долю приходится использование 0,06% ассимилированной энергии. В хвойных лесах этот показатель оказывается меньшим. Ре-

зультаты специальных работ [Holms R. T., Sturges F. W., 1975; Weiner J., Glowacinski Z., 1975] также свидетельствуют о трансформации птицами 0,08—0,10 энергии, ассимилированной первичными продуцентами. Л. Г. Апостолов и др. (1977), определив количество потребленного птицами корма, подсчитали его энергетическую ценность и получили более высокое значение рассматриваемого показателя — 0,44% в дубравах и 0,09—0,14% — в сосняках.

Существеннее роль млекопитающих. Так, по данным П. Мигулы и др. (Migula P. e. a., 1975), грызуны используют 0,28% первичной продукции. Л. Рижковский [Ryszkowski L., 1975] приводит несколько иной показатель: 0,1—4,6%. В обеих работах рассматриваются леса Польши. По материалам Ю. С. Равкина, И. В. Лукьяновой (1976), трансформация энергии млекопитающими в лесах Западной Сибири в 3—5 раз выше, чем птицами. Сравнивая древесные и травянистые экосистемы, К. Петрусевич и В. Гродзинский (1973) подчеркивают, что в лесу растительноядные животные трансформируют гораздо меньше ассимилированной первичными продуцентами энергии, чем в открытом ландшафте. Все эти данные, на первый взгляд, позволяют предположить, что биоценотическое значение лесных птиц и зверей незначительно.

Рядом авторов [Ходашева К. С., 1966; Злотин Р. И., Ходашева К. С., 1974; Злотин Р. И. и др., 1975; Куркин К. А., 1976] показано, что влияние животных на функционирование экосистем определяется не количеством трансформированной энергии, а воздействием на продукционные и деструкционные процессы. Ту же мысль высказывал П. П. Второв (1971), подчеркивая, что значимость ассимилированной в экосистеме энергии зависит не от ее физической характеристики, а от места в пищевой цепи. Мы полностью разделяем эти концепции.

Влияние птиц и зверей на структуру лесных сообществ. Роль птиц и млекопитающих в деструкции органического вещества невелика. Гораздо большее влияние они оказывают на структуру, а через нее и продуктивность сообщества. Обусловлено это спецификой питания гомотермных позвоночных — потреблением наиболее калорийных кормов. Используя образованное первичными продуцентами органическое вещество, животные потребляют не просто фитомассу, а наиболее важные для растений богатые пластическими веществами органы. Последние часто составляют незначительную часть от общей массы растительности, однако их изъятие оказывает на состояние фитоценоза существенное влияние. Проиллюстрируем это положение следующим примером. На зарастающих вырубках и в молодняках запас надземной фитомассы достигает 5—7 т/га [Молчанов А. А., 1971]. Вес использованных оленем и косулей побегов колеблется в пределах 0,02—0,03 т/га, т. е. составляет около 0,4% фитомассы. На предпочитаемых породах при такой интенсивности использования происходит снижение прироста в высоту на 40—60%. Это ведет к их выпадению.

нию из состава насаждения [Владышевский Д. В., 1967, 1975]. Таким образом, изъятие ничтожной части вегетативных органов приводит к существенному изменению в составе растительности.

Подобные же ситуации складываются при поедании семян. На их долю приходится незначительная часть всей энергии, ассимилированной древесными растениями. В то же время выедание семян некоторых пород делает невозможным их восстановление [Свириденко П. А., 1951б; Молотков П. П., 1966].

Очевидно, интенсивность воздействия как на эти, так и на любые другие корма зависит от соотношения между их обилием и численностью животных-потребителей. При большом усреднении можно принять, что численность животных определяется производительностью сообщества. В результате воздействия животных на популяции жертв у последних происходит изменение численности. Причем это может быть следствием не только прямого, но и косвенного воздействия, вызывающего снижение устойчивости при конкурентных взаимоотношениях. Результаты косвенных воздействий нередко ведут к вытеснению одних видов растений и процветанию — других. Значение таких изменений структуры можно оценить как по влиянию на общую продуктивность, т. е. на количество ассимилированной энергии при увеличении биомассы, так и по устойчивости сообществ того или иного состава.

В практических целях часто бывает более важным определение изменения полезной продуктивности (используемого органического вещества, средообразующих функций и т. п.). От общей биомассы сообщества ее используемая часть в одних случаях может составлять десятки процентов (при сплошнолесосечных рубках), в других же — доли процента (заготовка дикой пушнины, лекарственного сырья, «дикого» меда и т. п.). Нередко встречаются промежуточные ситуации. В подобных случаях важно определение воздействия животных-потребителей на популяции ценных в хозяйственном отношении видов. Сейчас это одна из основных проблем, стоящих перед экологией. Решается она с помощью различных методических приемов.

Один из них может быть основан на упоминавшихся уже материалах по биоэнергетике питания. Исходя из данных об энергетических потребностях популяций животных и пищевой ценности разных кормовых объектов, несложно рассчитать количество использованной фитомассы, семян, животной пищи. Принцип такого расчета несложен:

$$\sum_{i=1}^k n = f(M_g), \quad (8)$$

где n — потребление интересующего нас корма; M_g — биоэнергетика популяции потребителей, k — видовое разнообразие используемых кормов.

Такой подход дает хорошие результаты при оценке роли олигофагов, в частности травоядных млекопитающих. По мере повыше-

ния эарифагии изменчивость состава кормов возрастает. Наблюдения ряда авторов [Иноземцев А. А., 1963; Лихопек Е. А., 1970; Поливанов В. М., Поливанова Н. Н., 1971; Hesperheide H. A., 1971; Коренберг Э. И. и др., 1972] показывают, насколько велика у птиц зависимость состава рациона от биотопа и времени года. Такие же данные имеются для большей части млекопитающих [Гентнер В. Г. и др., 1961, 1967]. У ряда видов (мелких насекомоядных воробьиных, землероек, рукокрылых, грызунов) определить состав пищи сложно. С большими трудностями приходится сталкиваться при характеристике пищевой ценности разных объектов. Поэтому как ни привлекательной представляется расшифровка приведенной зависимости [8] сейчас для большинства трофических связей это вряд ли возможно.

Сложность наполнения приведенных показателей конкретным содержанием обусловлена также характером функциональной связи, которая зависит не только от состава и калорийности рациона, но и от переваримости разных кормовых объектов. Последняя в свою очередь изменяется при разном составе и обилии пищи. В тех случаях, когда могут быть получены показатели, позволяющие расшифровать зависимость [8], обычно возможен прямой учет степени использования кормов. Точность такого учета значительно выше. На основании данных, полученных с его помощью, рассматривается влияние условий питания позвоночных на потребление ими различной пищи. Количество кормовых объектов, использование которых может быть определено путем прямого учета, достаточно велико.

Категории кормов	Способ учета
Побеги деревьев и кустарников, кора (луб)	Подсчет поедей, определение площади обглоданной коры
Семена	Учет использования семян путем подсчета их остатков
Сочные плоды	Учет до начала потребления и после окончания
Насекомые-ксилофаги	Учет по количеству разрушенных позвоночными убежищ
Беспозвоочные, находящиеся в укрытиях	Учет по числу разрушенных укрытий и остаткам добычи
Контрольный корм, размещенный в различных местах	Прямой учет интенсивности использования размещенных объектов

Общие закономерности использования позвоночными кормовой базы. В общем виде состав пищи и кормовую базу любого позвоночного можно представить как сумму разных групп кормов:

$$N = N_1 + N_2 + N_3$$

где N — кормовая фаза; N_1 , N_2 , N_3 — соответственно основные, дополнительные и вынужденные корма. Под основным (предпочитаемым) кормом подразумевается группа объектов, которые жи-

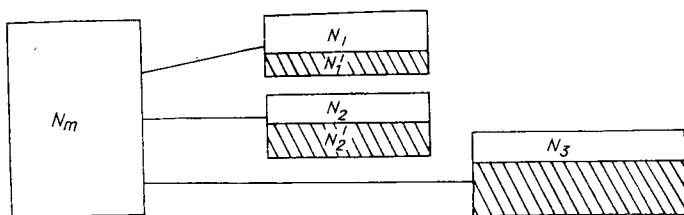


Рис. 18. Схематическая структура кормовой базы позвоночных.

N_m — количество корма, нужного популяции потребителей с плотностью m ; N_1 , N_2 — экологически доступная часть основных и дополнительных кормов; N'_1 , N'_2 — экологически недоступная часть кормов; N_3 — используемая часть вынужденных кормов.

вотное «не пропускает» во время кормежки, в весовых показателях они составляют большую часть рациона. При питании основным кормом неблагоприятных изменений в состоянии потребителей не происходит.

Дополнительным является корм, который независимо от его обилия может использоваться лишь в определенной пропорции к основному. Как правило, дополнительными кормами служат животные и растения, содержащие токсичные для потребителей вещества. Последние при «разбавлении» достаточным количеством неядовитой пищи отрицательного влияния на потребителей не оказывают. К вынужденным относятся более токсичные, а также неполноценные в пищевом отношении объекты, потребление которых в значительном количестве приводит к ухудшению состояния потребителей вплоть до их гибели.

Нередко дополнительным называют корм, который используется в небольшом количестве из-за ограниченного обилия или пониженной доступности. При изменении трофической обстановки он может занять в рационе главное место. Нами такой корм к дополнительному не относится.

С учетом пригодности в пищу тех или иных объектов кормовую базу позвоночных можно представить в следующем виде (рис. 18).

Очевидно, кормовой рацион представлен суммой $N_1 + N_2$ при ситуации, когда $N_1 + N_2 \geq N_m$. Изменение неравенства на противоположное ведет к использованию вынужденных кормов. Схематически размер их использования равен: $N_3 = N_m - (N_1 + N_2)$. В действительности $N_3 < N_m - (N_1 + N_2)$, поскольку ухудшение условий питания вызывает сокращение численности популяции и уменьшение величины N_m .

Размер изъятия основных и дополнительных кормов зависит от соотношения $\frac{N_1 + N_2}{N_m}$. Чем хуже обеспеченность потребителей доступным кормом, тем сильнее оказывается воздействие на общую

кормовую базу. Запаздывание реакции потребителей на изменение условий питания является одной из основных причин сохранения значительного количества доступных кормов и, в частности, недостаточной эффективности регуляторных процессов в системе хищник—жертва. Поэтому большой интерес представляет изучение связей между численностью позвоночных и состоянием их кормовой базы.

Вторая переменная — отношение $\frac{N_1 + N_2}{N_1 + N_2 + N'_1 + N'_2}$, т. е. доступной части кормов к общему их запасу. Это один из наименее изученных показателей. В случаях, когда $N_1 + N_2 \ll N'_1 + N'_2$ даже полное использование доступных кормов не будет иметь большого биоценотического значения. Конкретизации понятия «доступный корм» были посвящены ранее опубликованные статьи [Владышевский Д. В., 1972, 1974]. Соотношение между общим и доступным тем или иным потребителям запасом корма рассматривается и в настоящей работе.

Параметры, определяющие использование разных кормовых объектов, существенно различаются, что определяет размер изъятия их отдельных групп. Биоценотические последствия изъятия оказываются разными в зависимости от того, какую роль в экосистеме играют использованные животными корма.

Крупные естественные группы, па которые логично делить кормовые объекты, следующие: вегетативные части растений; семена и сочные плоды; животные, их яйца, личинки и т. п.

Наименее сложно определение размеров изъятия вегетативных частей растений и оценка его биоценотических последствий. Несколько сложнее анализ этой задачи по отношению к семенам и сочным плодам. Самой сложной является оценка хищничества.

Биоценотическая характеристика значения трофических связей начинается с фитофагии. Она свойственна многим млекопитающим и некоторым птицам. В лесах позвоночные используют все части растений, избегая поедать древесину и верхний опробковевший слой коры. Наиболее очевидно влияние па лесные сообщества крупных растительноядных млекопитающих, которые серьезно повреждают древесные и кустарниковые растения при питании побегами и корой. Сходное значение имеют мелкие грызуны. Однако объектами их питания чаще оказываются травянистые и кустарничковые растения, роль которых в жизни лесных сообществ гораздо меньшая, чем средообразующих компонентов — деревьев и кустарников. Кроме того, травянистые растения гораздо легче восстанавливают утраченную фитомассу, и на их состояние повреждения такого большого влияния не оказывают.

Существенно влияет на растительность роющая деятельность млекопитающих. Последняя является объектом самостоятельных исследований, она не всегда связана с питанием и нами не рассматривается.

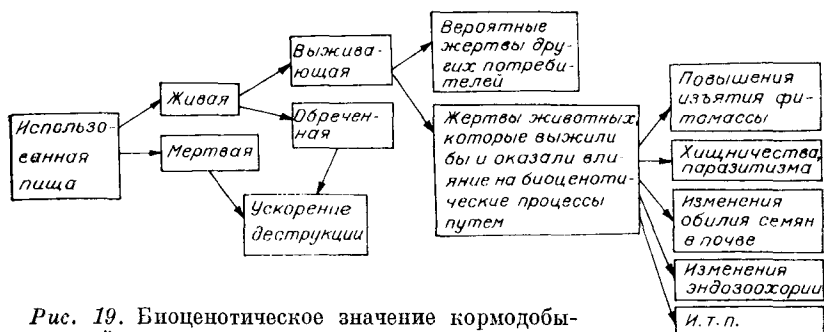


Рис. 19. Биоценотическое значение кормодобывающей деятельности птиц и млекопитающих.

Оценка биоценотических последствий кормодобывающей деятельности. Структура лесных сообществ определяется численностью и состоянием слагающих их организмов. Обилие последних в результате кормодобывающей деятельности животных изменяется. На первый взгляд, логично предположить, что между этими изменениями и размером изъятия существует прямая зависимость. В действительности же она определяется конкретной экологической ситуацией (рис. 19).

В лесах птицы и звери используют небольшую часть мертвых организмов и этот аспект их трофических связей не имеет существенного биоценотического значения. Гораздо больший интерес представляет соотношение между «выживающей» и «обреченной» частями населения жертвы. Это явление рассматривается на примере потребления вегетативных частей растений (фитофагия) и семян (карпофагия).

Состояние и численность популяций растений легко определить по физиономическим признакам, а интенсивность воздействия на растительность — путем прямого учета ее потребления. Это позволяет характеризовать значение трофических связей животных в зависимости от размера изъятия вегетативных частей растений или семян, с одной стороны, и состояния растительных сообществ — с другой. Последний фактор определяет соотношение между «выживающей» и «обреченной» частью популяции. Так, в условиях, исключающих восстановление той или иной породы, вся ее семенная продукция является «обреченной». Это же относится к повреждению подроста, который в одном типе леса не развивается во взрослые деревья, в другом же выходит в верхний ярус.

Соотношение между «обреченной» и «выживающей» частями сильно изменяется в зависимости от проводимых хозяйственных мероприятий. Так, искусственное лесовосстановление резко увеличивает долю «обреченного» подроста, развивающегося из самосева. Это же относится к семенной продукции. Подобным явлениям в дальнейшем уделяется значительное внимание.

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПОЗВОНОЧНЫХ-ФИТОФАГОВ

Фитофагия — специфическая форма питания позвоночных. Используя живые части растений, птицы и звери само растение, как правило, не убивают. Эту форму трофических связей можно представить как своеобразный паразитизм, при котором в качестве организма хозяина выступает не отдельная особь, а фитоценоз. Закономерности потребления вегетативных частей растений иллюстрирует рис. 20.

Наибольшее количество питательных веществ содержится в верхушечной почке. По мере увеличения толщины побега возрастает количество менее питательной древесины (см. табл. 16). Вероятно, у всех поедающих побеги животных выработался определенный оптимизирующий кормодобывание тип поведения. С одной стороны, использование более тонких частей уменьшает количество балластного корма — древесины. С другой — общее количество питательных веществ, поступающих в организм с одним побегом, при уменьшении его длины сокращается. Очевидно, размеры поедаемых частей растений являются результатом взаимодействия этих двух противоположных факторов. В теплое время года, пигаясь зелеными частями растений, животные также отдают хорошо выраженное предпочтение их терминальным частям.

Избегают поедать бедную питательными веществами кору (верхний опробковевший слой) также мышевидные грызуны. Они слущивают ее и кормятся лубом.

Довольно часто позвоночные используют одновременно вегетативные части растений и генеративные органы, находящиеся на разных стадиях развития. Например, при питании тетеревиных «сережками» березы, ольховника, лещины; белок и съегирей — цветочными почками или поедании многими позвоночными проростков вместе с семенами.

Для растений последствия повреждений могут быть самыми различными. Как правило, они ведут к гибели всходов семенного происхождения. Характерно это для деревьев. Травы, составляющие живой напочвенный покров, в большинстве случаев рассе-



Рис. 20. Использование побегов позвоночными: косулей (а), оленем (б), лосем (в).

ляются вегетативным путем. Повреждение вегетативных всходов имеет для растительных сообществ гораздо меньшее значение, чем семенных. Так, в первом случае поврежденный экземпляр легко восстанавливается за счет появления других побегов, развивающихся из спящих почек.

Способность к восстановлению утраченной фитомассы зависит от общего количества имеющегося в растении запаса питательных веществ и темпов их накопления. Поскольку у особей, размножающихся вегетативным путем, оно неизмеримо большее, чем у семенного всхода, на формирование которого расходуются все имеющиеся в семени питательные вещества, умеренное повреждение первых не определяет их состояния.

У развитых травянистых растений используются верхние части стеблей, преимущественно с генеративными органами. В конце лета, когда происходит огрубление стеблей у большей части трав, охотно поедается отава. В случаях поедания генеративных органов их восстановления не происходит. Обкусывание вегетативных частей растений обычно вызывает усиленный рост и восстановление утраченной фитомассы.

Повреждение подроста и подлеска связано с использованием побегов. Реже наблюдается обгладывание коры. Эти явления имеют большое биоценотическое значение, они привлекали внимание исследователей как за рубежом, так и в нашей стране [Карцов Г., 1903; Казневский П. Ф., 1959; Гептнер В. Г. и др., 1961; Динесман Л. Г., 1961; Рафес П. М. и др., 1964; Падайга В. И., 1964, 1968; Александров В. Н., 1968; Мишнев В. Г., 1970; Тимофеева Е. К., 1974; и др.]. По сравнению с дендрофагией питание травянистой растительностью такого заметного влияния на жизнь лесных сообществ не оказывает. Мы также рассматриваем те аспекты биоценотического значения растительоядных позвоночных, которые связаны с потреблением вегетативных частей деревьев и кустарников.

Эти корма используют некоторые птицы и многие млекопитающие, главным образом копытные, зайцеобразные и грызуны. Все они в том или ином количестве поедают другую пищу, преимущественно плоды и семена. Последние являются основным, определяющим уровень численности кормом для большей части мелких зверьков. В использовании фитомассы древесной и кустарниковой растительности главная роль принадлежит копытным. Последнее утверждение справедливо не во всех случаях. В годы массовых размножений мышевидные грызуны наносят значительный вред молодым посадкам [Свириденко П. А., 1951; Образцов Б. В., Штильмарк Ф. Р., 1957]. Однако по своему экономическому значению для лесного хозяйства копытные все чаще занимают первое место. Обусловлено это спецификой их питания, в частности выборочным обгрызанием наиболее важных для деревьев центральных побегов. В то же время основным кормом мышевидных грызунов служат зеленые части растений. Даже в дубравах, где плот-

ность населения этих зверьков особенно велика, они изымают с напочвенного покрова немногим более 1% фитомассы [Петров О. В., 1974].

В интенсивно эксплуатируемых лесах биоценотическое значение растительноядных животных и крупных форм в особенности заметно отличается от той роли, которую они играли в девственных древостоях. К сожалению, последние сохранились главным образом в районах с суровыми климатическими условиями и значительным прямым воздействием на копытных со стороны человека. Закономерности, прослеживающиеся в таких местах, не могут распространяться на более производительные насаждения, произрастающие в районах с мягким климатом. Поэтому нами были проведены соответствующие наблюдения в заповеднике, хотя они, как будет показано ниже, также не вполне репрезентативны.

Тем не менее полученные данные все же позволяют установить главные отличия биоценотической роли этих животных в природных лесах по сравнению с интенсивно эксплуатируемыми.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЛИЯНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ В ПРИРОДНЫХ ЛЕСАХ

Исследования проводились в 1960—1965 гг. в Беловежской пуще, в 1970—1977 гг. — в Нижнем Приангарье. Леса Беловежской пущи сохранили естественный облик на 75% территории. Четвертая часть древостоев, почти исключительно сосновых, в прошлом была вырублена и к моменту проведения исследований занята жердняками. Характерной особенностью этих лесов в 60-е годы было отсутствие ветровала, бурелома, усохших деревьев, которые выбирались в процессе постепенных рубок. Исключение составляли труднодоступные заболоченные леса.

Животный мир пущи претерпел гораздо большие изменения, чем растительный. Особенно относится это к хищным млекопитающим. Их интенсивное истребление велось еще в дореволюционные годы (Карцов, 1903) и ненадолго прекращалось в период войн. В 1946—1948 гг., по свидетельству В. Ф. Гаврина и С. С. Донаурова (1954), в пуще обитало 72—77 волков. Истребление их проведено в 1946—1951 гг. (убито 148 экз.). В дальнейшем численность этих хищников снизилась и, по данным окладных учетов, колебалась в пределах 0—8 особей. Уничтожение рысей началось с 1950 г. и было менее энергичным — ежегодно добывалось 1—2 экз. и только зимой 1959—1960 гг. было добыто 18. Надежных данных о численности этих зверей вплоть до 1960 г. не имеется. Начиная с 1961 г. количество рысей колебалось в пределах нескольких штук. Лисица начала подвергаться интенсивному преследованию с 1951 г. и к 1963 г. ее суммарная добыча достигала 2265 экземпляров. Однако на ее численность истребительные мероприятия заметного влияния не оказали, и она продолжала

постепенно возрастать при среднем уровне в 160—400 экз. Объясняется это интенсивным вселением зверей с окружающих угодий, где в отличие от волка и рыси этот хищник был очень многочислен. Подвергались преследованию также другие хищники и многоядные формы, включая соек. Данные о влиянии истребления этих животных на обилие не имеются. Медведь отсутствовал. Изменение численности оленя и косули за послевоенные годы в Беловежской пуше характеризуют следующие данные:

Год	Олень	Косуля	Способ учета
1949	540	668	Однократный окладной учет в сочетании с прогоном [Саблина Т. Б., 1955].
1959	900	549	Двукратный окладной учет с затиранием следов
1960	1100	565	То же
1961	1250	785	» »
1962	1300	888	» »
1963	1600	1081	» »
1964	1547	1051	» »
1967	2900	1800	» »

Примечание. 1967 г. — год максимальной численности, которая в последующем колебалась на более низком уровне [Корочкина Л. Н. 1974].

Олень и косуля, численность которых была весьма значительна, потребляли основную массу древесно-веточных кормов. До 1959 г. эти копытные существовали почти исключительно за счет естественной кормовой базы. Интенсивная подкормка была начата только в 1963 г. [Владышевский Д. В., Кестер Б. В., 1965]. О том, что сено не играло заметной роли в рационе оленей, свидетельствуют также данные о их питании в период наблюдений [Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974].

Все это позволяет предположить, что численность копытных в малоизмененных лесах пуши ограничивали хищники и без вмешательства человека она держалась бы на уровне 1949 г.

Влияние копытных на растительность обуславливалось прежде всего интенсивным использованием зимних пастбищ. Оно было наиболее ощутимым на участках, богатых кормами. Основную их массу животные получали в старых сосновых лесах (табл. 39).

Кроме древесных кормов зимой использовались стебли черники, вереска, ветошь травянистых растений, лишайники. Запасы этих кормов не учтены.

Старые сосняки с развитым подростом из можжевельника (который дает более половины всех веточных кормов) — специфический биотоп. Такие высокие запасы зимнего корма оленя и косули в других ненарушенных лесах мы находили на небольших участках с густым подростом и подростом из лиственных пород. Поэтому более распространенными представляются ситуации, при которых запас веточных кормов лежал в пределах 15 кг/га, а изъятие побегов в среднем не превышало 30—40%. В частности,

запасы потребляемой части древесно-веточных кормов в различных лесных сообществах, Беловежская пушта, 1963—1964 гг.

Сообщество	Запас потребляемых кормов, кг/га	Использование, % от запаса	Площадь сообществ, тыс. га	Запас корма, ц
Опушки с открытыми участками	$30 \pm 2,7$	$82 \pm 4,1$	0,5	150
Сосняки с подростом и подлеском, спелые	$23,2 \pm 1,6$	$78 \pm 3,5$	21,7	5034
Леса с преобладанием черной ольхи	$6,6 \pm 1,8$	$30 \pm 4,0$	12,0	792
Сосновые леса, заболоченные	$4,3 \pm 0,8$	$18 \pm 5,8$	4,5	1941
Леса с участием ели (высокоплотные с угнетенным нижним ярусом, разнообразным составом)	$2,5 \pm 0,4$	$24 \pm 6,0$	19,0	475

подобные показатели кормности были получены в природных лесах Карпат [Владышевский Д. В., 1968].

Девственные леса, особенно при благоприятных условиях произрастания, почти все время находятся в сомкнутом состоянии. Под пологом таких древостоев подрост угнетен и представляет небольшую кормовую ценность. Используется он гораздо менее интенсивно, чем на открытых участках или в разреженных насаждениях.

На развитие нижних ярусов растительности кроме сомкнутости древесного полога влияют и другие факторы, в частности почвенное плодородие. Как правило, в насаждениях высших классов бонитета возрастает использование запасов корма. Данные, приведенные в табл. 16, свидетельствуют о неблагоприятной трофической обстановке для копытных в девственных лесах. В результате там эти животные оказывают на растительность незначительное воздействие.

Неоднократно отмечалось [Динесман Л. Г., 1961; Тимофеева Е. К., 1974], что роль дендрофагии заключается главным образом в нарушении нормального развития растений, которые отстают в росте от неповрежденных экземпляров, не выдерживают конкуренции с ними и выпадают из состава сообщества. Само по себе обкусывание побегов становится причиной гибели при массовых ежегодных повреждениях и угнетении нижних ярусов растительности основным древостоем. Представление о том, при какой нагрузке на кормовую базу происходит усыхание подроста и подлеска, дает табл. 40.

Снижение интенсивности использования побегов в 1968 г. объясняется ухудшением качества пастбищ уменьшением прироста на сильно поврежденных экземплярах подроста и подлеска. Укороченные побеги, развивающиеся из спящих почек, животные поедают неохотно.

Динамика истощения копытными зимней кормовой базы (по числу использованных побегов и усыханию поврежденных растений, %)

Шерода	Всего учтено, шт.	1962 г.		1963 г.		1964 г.		1968 г.	
		Ис- поль- зовано	Усох- ло	Ис- поль- зовано	Усох- ло	Ис- поль- зовано	Усох- ло	Ис- поль- зовано	Усох- ло
Можжевельник	5822	65	7	85	18	76	20	57	80
Ясень	2183	73	12	86	48	87	62	68	93
Рябина	5197	63	32	76	54	Нет данных		Ед.	96
Ива козья . .	4290	87	16	89	45	88	10	93	18
Крушина лом- кая	3975	61	3	68	3	55	9	72	70
Осина	2889	73	60	82	61	Нет данных		10	100
Бересклет ев- ропейский	986	86	12	87	12	»	»	62	100

Приведенные материалы свидетельствуют о резком ухудшении кормовой базы оленя и косули. В 1963—1964 гг. оно было связано не только с прогрессирующим увеличением нагрузки на угодья, но и сильной засухой, вызвавшей падение прироста.

Нагрузку на угодья, в которых проводились учеты состояния кормовой базы, удобнее характеризовать не средней плотностью населения копытных или их общей численностью, а числом оленедней на 1 га (по П. Б. Юргенсону, 1963). В наиболее используемых животными местах этот показатель оказался равен 4 оленедням. Максимальный запас зимних кормов на участке с такой нагрузкой достигал $42 \pm 4,0$ кг/га.

Маловероятно, чтобы подобная нагрузка была характерна для природных сообществ, сохранивших естественное соотношение между продуцентами и консументами разных трофических уровней. В пуще после начала интенсивной биотехники численность оленей возрастала очень быстро (см. табл. 38). В 1967 г. она в пять раз превышала таковую в 1949 г., когда только началось истребление крупных хищников. Без этого мероприятия такой рост численности, вероятно, не мог произойти. О том, что увеличение численности оленя сдерживается волком свидетельствуют не только данные В. Ф. Гаврина и С. С. Донаурова (1954), но и проведенные позже исследования в соседнем Березинском заповеднике [Козло П. Г., Пачкаев В. И., 1975].

В Беловежской пуще популяция оленей осваивала территорию неравномерно. Плотность их населения в разных лесничествах варьировала от 2 до 39 голов на 1000 га (данные учета 1962 г.). Неравномерность распределения позволила изучить влияние оленей на растительность при разной нагрузке. Поскольку последняя зависит от кормности угодий, была прослежена связь между этими показателями (рис. 21).

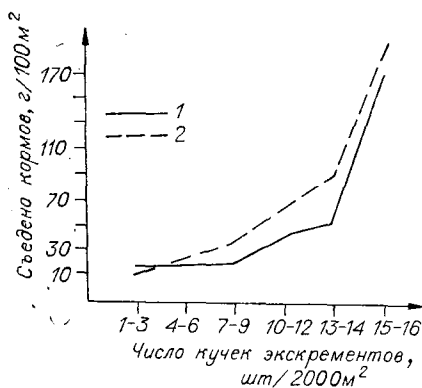


Рис. 21. Зависимость между количеством угодий (весом съеденных побегов) и числом кучек экскрементов.

1 — съедено корма; 2 — количество кучек экскрементов.

Данные для графика получены в угодьях с высокой плотностью оленей — в пределах 30—40 экз/1000 га и общей численностью этих животных в пуще на уровне 1600 голов. Какой могла быть нагрузка при бо-

лее низкой численности 1949 г.? Проведя несложные расчеты, получим показатель, равный 1 олене-дню на 1 га. Такая нагрузка в период наших работ была характерна для окраинных частей пущи, где звери были малочисленны вследствие повышенного влияния фактора беспокойства. В угодьях с таким уровнем нагрузки изъятие незначительно (табл. 41).

В местах проведения работ, несмотря на низкую интенсивность изъятия кормов, вес их использованной части был довольно высок и достигал 10 кг/га. В этот показатель входит также вес черники, которая составляла основу рациона.

Интересно сопоставление наших материалов с наблюдениями А. Н. Зырянова (1975) за влиянием марала на растительность в

Таблица 41

Использование зимних кормов оленем и косулей в местах низкой численности (по учету на 50 площадках размером 100 м², 1963—1964 гг.)

Порода	Учено, экз.	Интенсивность использования	Усыхало от старых поврежденных
			%
Сосна	272	3,5	0,1
Рябина	113	9,0	2,0
Крушина ломкая	83	18,5	—
Дуб	105	14,0	—
Бересклет европейский	32	18,3	—
Можжевельник	290	18,5	—
Осина	29	16,0	5,5
Черника	—	60,0	—
Прочие	47	12,0	—

Примечание. Использование черники учтено на общей площади 80 м², ее интенсивное объедание объясняется тем, что был малоснежный год.

заповеднике «Столбы». Там численность этих зверей лимитируется состоянием зимней кормовой базы (гибель от истощения составляет в многоснежные зимы 40% всего отхода). Усыхание предпочитаемых кормовых пород характеризуется следующими данными: акация желтая — 10%, жимолость — 5, ивы — 0, осина — 35—40, кизильник — 20, рябина — 36, красная смородина — 15%. Учетные работы проводились в местах естественной концентрации марала. Средняя плотность этих животных в заповеднике, где нет волка, вероятно, была несколько выше естественной. Кроме того, там проводится зимняя подкормка, хотя и в ограниченных размерах.

Под Красноярском глубина снега превышает таковую в Беловежской пуще в 1,5—2 раза. Естественно, что в таких условиях, как это было показано ранее на примере Карпат, запасы зимних кормов используются менее полно. В результате воздействие животных на растительность уменьшается и ее массового усыхания не происходит.

Несомненно, в пуще в период, когда численность оленей составляла 500—600 голов, имелись предпочитаемые места зимовок, где животные особенно охотно держались не только в связи с обилием кормов, но и по другим причинам. Какова была там интенсивность повреждений — сказать трудно. В 1960 г. в наиболее заселенных оленями кварталах пущи мы часто находили усохшие «торчки» рябины, ясени, бересклета со следами многолетних повреждений. Очевидно, даже при средней невысокой плотности популяции оленей имеются места, в которых концентрируется значительное количество животных и истощается запас зимних кормов. Отношение общей площади угодий к площадям таких излюбленных пастбищ очень изменчиво.

Усыхание древесных и кустарниковых растений нередко обусловлено суммарным воздействием зимних и летних повреждений. В теплое время года олени поедают побеги только лиственных пород, почти исключительно из числа видов, предпочитаемых зимой (ивы, осина, бересклет, ясень). Интенсивность этих повреждений выше по опушкам в травянистых типах леса, т. е. в местах, где много типично летнего корма.

Приведенные данные относятся к видам копытных, влияние которых на растительность изучено несколько меньше, чем фоновое зверя наших лесов — лося. Посвященная ему литература очень обширна (см. библиографию в книгах В. Г. Гептнера и др., (1961); Е. К. Тимофеевой (1974)).

Характерной особенностью лося является способность концентрироваться на небольших площадях самых кормных зимних пастбищ, где интенсивность изъятия кормов оказывается устойчиво высокой даже при низкой средней плотности населения животных. Так, в Нижнем Приангарье при расстоянии между зимующими группами лосей в 10 км и более интенсивность использова-

Использование лосем зимних кормов в Нижнем Приангарье, 1975—1977 гг.

Порода	Учтено, экз.	В местах зимовок		В нерегулярно посещаемых местах	
		Использовано побегов, %	Усохло растений, экз.	Использовано побегов, %	Усохло растений, экз.
Рябина . . .	429	77	18	8,5	1
Осина	216	73	8	7,4	1
Ивы	241	81	2	12,5	—

пия побегов в местах, где держались звери, была весьма высокой (табл. 42).

Площади зимовок, по глазомерной оценке, не превышали 10—15% всей лесной территории.

Помимо лося, оленя, косули вегетативные части растений в наших лесах регулярно поедают другие звери и некоторые птицы (рябчик, глухарь, тетерев, дикуша). Специализированным потребителем хвои является глухарь. Эти птицы часто кормятся на отдельных излюбленных соснах и иногда значительно разреживают их кроны. Однако такие сильно поврежденные деревья обычно составляют доли процента от общего количества сосен в лесном массиве.

Рябчик зимой питается преимущественно «сережками» березы. Почки осины, рябины, ивы и других лиственных пород потребляются в небольшом количестве. По данным Б. А. Михайловского (1972), на Дальнем Востоке эти птицы потребляют 0,4—0,7% концевых частей побегов лещины и березы, выше изъятие «сережек» березы и почек клена около 2—6%. По наблюдениям в Нижнем Приангарье, интенсивность изъятия «сережек» березы и ольховника лежит в пределах от одного до долей процента, возрастая в пограничной с темнохвойной тайгой полосе, где иногда эти показатели достигают нескольких десятков процентов (на отдельных излюбленных деревьях). Незначительное использование кормов — следствие не только перепромысла птиц, но и ограниченной доступности „сережек” на концах ветвей.

Из зайцеобразных специализированным дендрофагом является беляк. Он существенно влияет на состояние подроста лиственницы в Якутии, где и выполнены исследования по оценке лесоводственного значения этого зверька (Динесман Л. Г., 1959; Попов М. В., 1960). Для других природных лесов такого ощутимого влияния этого вида на растительность не отмечено. В тайге Приангарья, Западного Саяна, Тувы, березовых колках Хакасии и Красноярского лесополья беляк немногочислен и заметного влияния на растительность не оказывает. Так, весной 1974 г. нами проводился учет поедой беляка в девственных лесах правобережья Ангары.

Интенсивность использования побегов на уровне 65—75% отмечена в зарослях ивняка по островам, причем только вдоль опушек, где имелись низко ветвящиеся кусты. Кроме того, к 100% приближалось использование побегов из крои пригнутых снегом берез. Повреждение спорадично распространенного подроста и подлеска было незначительным (в пределах 10—20% по числу сохранившихся и объединенных побегов). Кроме того, на зарастающих вырубках и шелкопрядниках значительная часть кустов зимой для зверьков недоступна из-за большой глубины снежного покрова. В 1976—1977 гг. при депрессии численности зайцев изъятие корма резко снизилось. На островах в зарослях ивняка — до 10%, по поймам рек, притоков Ангары — до 5—8%. Весной 1977 г. до 40% упавших зимой осин и берез не имело следов кормежки этих зверьков. Низкая численность беляка и редкие поеди были отмечены также в глубокоснежных районах среднего течения Енисея (вдоль р. Тис). Вероятно, основным фактором, ограничивающим численность этого вида в таежных лесах, является недостаток зимних кормов.

Таким образом, в не нарушенных человеком лесах наиболее распространены ситуации, при которых позвоночные-фитофаги не оказывали на растительность существенного влияния, которое могло бы изменить состав сообществ.

КОПЫТНЫЕ В ЛЕСАХ С ИНТЕНСИВНЫМ ВЕДЕНИЕМ ХОЗЯЙСТВА

В интенсивно эксплуатируемых насаждениях среди позвоночных-фитофагов наибольшее биоценотическое значение имеют копытные. Как и в предыдущем случае, их влияние рассматривается на примере двух видов — благородного оленя и косули. Основная масса публикаций о влиянии копытных на растительность относится к районам интенсивного лесохозяйственного производства. Разделы, посвященные этой проблеме, неизменно фигурируют на совещаниях и конференциях [Копытные фауны СССР, 1975; Охотничье хозяйство в комплексном лесном хозяйстве, 1975; Интенсификация охотничьего хозяйства... 1976; и др.]. В зарубежной литературе эти вопросы не сходят со страниц зоологических, лесоводственных и охотоведческих журналов.

В массе публикуемых сообщений большое место занимают региональные наблюдения, иллюстрирующие процесс постепенного истощения пастбищ и рост экономического ущерба лесному хозяйству при увеличении численности животных. В то же время ряд других вопросов еще ждет своего решения. Так, П. Б. Юргенсон (1973) обращал внимание на широкое распространение ситуаций, при которых охотничьи животные и копытные, в частности, не компенсируют энергозатрат на кормодобывание за счет добытого корма. Ранее нами были приведены конкретные показатели за-

паса корма для оленей в таких ситуациях и показана зависимость «пессимальной кормности» от глубины снежного покрова. Б. Д. Абатуров (1975) считает, что эта не используемая растительной массой животных фитомасса достаточна для того, чтобы сохранившиеся растения, усиленно вегетируя, предотвратили существенное снижение производительности фитоценоза. Однако не ясны границы тех экологических ситуаций, на которые можно распространять это высказывание. Упомянутый автор проводил исследования в биотопах открытого ландшафта, установленные им закономерности для лесных сообществ вряд ли справедливы.

Механизм использования копытными запасов кормов в преобразованных человеком лесах носит тот же характер, что и в природных. Однако антропогенные нарушения возрастной структуры насаждений приводят к существенному увеличению их кормности и повышению интенсивности воздействия на растительность.

Степень повреждений определяется помимо предпочтительности разных растений, двумя главными факторами: во-первых, соответствием плотности населения копытных запасу кормов в течение лимитирующего зимнего сезона и, во-вторых, кормностью местообитаний, от чего зависит соотношение $\frac{N_a}{N_a - C_a}$ и $\frac{N_b}{N_b - C_b}$, где N_a и N_b — потенциально доступные запасы корма в сравниваемых типах угодий a и b ; C_a и C_b — количество корма, использование которого не оправдывает энергозатрат («непоедаемый остаток»).

Наиболее ощутимые повреждения наносятся зимой, когда в составе рациона копытных преобладают веточные корма. Летом животные пасутся на открытых участках или под пологом редкостойных насаждений [Саблина Т. Б., 1955; Гептнер В. Г. и др., 1961]. Хорошо известно предпочтение лесом прибрежных и заболоченных пастбищ. Все это позволяет предположить, что влияние копытных на лесную растительность в летнее время было незначительным, а ее прирост легко перекрывает потери. Только отдельные наиболее предпочитаемые виды деревьев и лиственных кустарников могут заметно страдать от повреждений (табл. 43).

Использование растений учитывалось на площадках, поэтому приведенные показатели отражают участие разных видов растений в рационе оленей. На других деревьях и кустарниках зарегистрированы одиночные поеды, в то время как многие травянистые растения использовались довольно интенсивно. Высокая изменчивость приведенных показателей отражает неравномерное распределение поедов. В местах наблюдений отдельные интенсивно используемые куртины растений чередовались с нетронутыми.

Такой уровень использования летних кормов наблюдался при значительном изъятии зимних запасов — порядка 50—60%. По-видимому, это соответствовало естественной емкости местообитаний, поскольку наблюдения, проведенные в последующие годы

Использование оленем и косулей предпочитаемых кормов в теплое время года, Карпаты, 1967—1968 гг.

Растения	Учтено поедей, шт.	Интенсивность использования по числу целых и поврежденных побегов, %
Красная бузина	180	46±10,2
Ивы	729	40±8,0
Кипрей	2980	43±4,8
Малина, однолетние побеги	832	11±2,7
Явор	187	11±2,4
Ежевика	512	3±1,1
Осоки	310	2±1,3

Олейник Я. В., 1975], показали, что роста численности оленей в местах проведения работ не происходило.

В наиболее распространенных экологических ситуациях фактором, лимитирующим численность оленьих, является состояние зимних пастбищ. Их переиспользование, обусловленное нарушением экологического механизма регуляции численности копытных, является основной причиной отрицательного влияния этих животных на лесную растительность [Карцов Г., 1903; Казневский П. Ф., 1959; Александров В. Н., 1968; и др.]. Изымаемая этими животными фитомасса, сама по себе составляет незначительную долю по отношению к общему запасу (6—8% в местах зимних скоплений лосей в сосновых молодняках, по П. М. Рафесу и др., 1964). Однако вследствие избирательного повреждения наиболее важных частей деревьев это изъятие часто оказывает определяющее влияние на растительность. Его механизм рассматривается с двух точек зрения — по отношению к отдельным особям и для фитоценоза в целом.

Влияние повреждений на отдельные экземпляры деревьев и кустарников. У деревьев и кустарников, размеры которых обеспечивают доступность для копытных всех частей кроны, в первую очередь используются наиболее развитые побеги. На эту важную особенность кормодобывающей деятельности уже обращалось внимание. От нее зависят условия питания этих животных и степень их влияния на древесную растительность как в ненарушенных, так и преобразованных человеком лесах. В последнем случае значение рассматриваемого обстоятельства особенно велико, так как на зарастающих вырубках не только много доступных побегов, но и сами побеги благодаря хорошему развитию обладают повышенной кормовой ценностью. Это является одной из

Степень предпочтения центрального побега боковым, Беловежская пуца

Порода	Число экземпляров с центральным побегом			
	объединным		целым (при поврежденных боковых)	
	экз.	%	экз.	%
Сосна	207	71,6	82	28,4
Дуб	1221	95,7	55	4,3
Осина	932	96,9	29	3,1
Клен остролистный	111	97,3	3	2,7
Граб	493	93,7	33	6,3
Рябина	1586	99,6	6	0,4
Можжевельник . . .	2155	96,7	72	3,3
Ива козья	104	99,0	1	1,0
Лещина	136	91,3	13	8,7

основных причин их интенсивного использования, которое в количественном отношении может быть охарактеризовано показателями, приведенными ранее в табл. 17.

Из материалов, приведенных в этой таблице, следует, что у лиственных пород под пологом высокополнотных насаждений побеги используются в среднем вдвое слабее, чем на открытых участках. Поскольку наиболее развитым побегом всегда оказывается центральный, его обкусывание — самый распространенный тип повреждений. Случаи, при которых копытные отдавали бы предпочтение боковым побегам, наблюдаются как исключение (табл. 44).

Повреждение центрального побега, снижая прирост в высоту, увеличивает длительность периода, в течение которого копытным доступны все побеги, в том числе и центральный. Благодаря многократным повреждениям молодые деревья все сильнее отстают в росте по сравнению с неохотно поедаемыми, попадают под их полог и оказываются в числе «обреченных». Размер снижения прироста в результате повреждений иллюстрируют следующие данные. По наблюдениям на Карпатах, у явора на центральном побеге, подвергнувшись обкусыванию в предыдущем году, прирост в высоту на разных участках колебался от $9,18 \pm 0,66$ до $30 \pm 3,2$ см. На неповрежденных побегах этот показатель варьировал от $28,3 \pm 1,4$ до $52,6 \pm 3,2$ см. Снижение прироста в высоту происходило в интервале от 33,5 до 81,5%.

У ясеня прирост изменялся в пределах от $14,6 \pm 1,5$ до $19,6 \pm 1,2$ см на экземплярах с поврежденным центральным побегом и от $31,0 \pm 1,4$ до $38 \pm 2,4$ — на неповрежденных. Таким образом, снижение прироста у этой породы колебалось на уровне 50%.

Влияние оленя и косули на подрост в среднеполнотных лесах, Карпаты

Порода	Уче- но, экз.	В том числе не повреж- денных	С повреж- денным центральной частью по- бегом	Общая ин- тенсив- ность поврежде- ний	Погибло от по- вреждений
Ясень	224	10,0	90,0	63,5	25,8
Явор	1942	5,1	94,9	75,6	19,3
Рябина	1362	1,6	96,1	58,5	40,0
Пихта	1384	14,8	85,0	47,8	7,4
Бук	576	40,7	52,5	43,8	2,7
Ель	262	89,5	5,8	8,2	2,3
Бузина красная . .	1064	20,0	93,0	68,3	29,6

Пихта отличалась гораздо меньшим приростом — у поврежденных экземпляров он лежал в интервале от $6,9 \pm 0,8$ до $12,5 \pm 1,4$ см, а на неповрежденных — от $17,2 \pm 2,2$ до $22,6 \pm 1,7$ см. Соответственно уменьшение прироста составило 34,4—66,0%. Несколько большим был показатель абсолютного прироста рябины, его снижение также оказалось более существенным, чем у пихты, — от 55,4 до 78,4%.

Для оценки значения обкусывания центрального побега используются как относительные, так и абсолютные показатели снижения прироста. Последние позволяют рассчитать, как быстро кроны поврежденных экземпляров смогут войти в зону, недоступную для копытных.

Последствия повреждений помимо их интенсивности определяются видоспецифическими свойствами разных пород и условиями произрастания. Обычно эти факторы действуют совместно. Более устойчивы влаголюбивые виды растений, обитающие на увлажненных участках. Например, ивы в поймах рек Беловежской пуши при использовании побегов, близком к 100%, оставались жизнеспособными и в течение вегетационного периода восстанавливали утраченную зимой фитомассу. В сомкнутых насаждениях при ухудшении экологической обстановки для подроста и подлеска его отмирание в результате повреждений возрастает (табл. 45).

По мере повышения сомкнутости верхнего яруса устойчивость против повреждений снижается. Например, в Беловежской пуше в лесных формациях с участием ели и сомкнутостью в пределах 0,9 в 1963—1964 гг. количество усохшего можжевельника (учтено 712 экз.) составило 49%. В то же время его использование по числу обведенных побегов было гораздо меньшим, чем на открытых участках, и колебалось в пределах 35—65%. Сходная картина наблюдалась в высокополнотных жердняках.

Определяющая роль повреждений среди причин, вызвавших гибель того или иного растения, очевидна далеко не всегда. Не вызывают сомнений случаи, когда животные переламывают стволы, заламывают вершину, «кольцом» обдирают кору. В молодняках деревца с такими повреждениями неизбежно отстают в росте и в конце концов погибают.

Под пологом древостоя главной причиной усыхания подроста оказывается влияние верхнего яруса растительности. Например, повсеместно в сосновых молодняках после их смыкания по темпам отхода выделялась осина, хотя повреждалась она не более интенсивно, чем другие породы. Причина ее быстрого отмирания заключалась в повышенном светолюбии, деятельность копытных лишь ускоряла этот процесс. Сходным было влияние и на подрост других пород—дуба, ясеня, клена. Очень быстро отмирает подрост сосны, особенно в условиях повышенного затенения. Гораздо устойчивее оказываются теневыносливые темнохвойные породы, бук, граб.

Для лесных кустарников произрастание под пологом древостоя — нормальное состояние. Их массовое усыхание часто вызывают зоогенные факторы, в частности деятельность копытных. Так, в Беловежской пуще в древостоях со средней сомкнутостью гибель можжевельника наблюдалась только на участках с его максимальными повреждениями. В местах, где олени были малочисленны, он продолжал успешно существовать.

Таким образом, копытные, повреждая отдельные экземпляры подроста и кустарников, в одних случаях лишь ускоряют процесс их естественного отмирания, в других же — оказываются главной причиной усыхания.

Значение повреждений для фитоценоза. Прямая количественная оценка воздействия на растительность позвоночных-фитофагов дает лишь ориентировочную характеристику значения этого явления для всего сообщества. Зоогенная гибель части растений в одних случаях на состоянии фитоценоза может практически не сказаться, в других же — оказать на его структуру заметное влияние. Существенное воздействие на структуру растительных сообществ копытные оказывают в период сукцессий, при формировании смешанных насаждений. Например, на вырубках и гарях в период их зарастания резко обостряется конкуренция между древесной и травянистой растительностью. В этом случае даже небольшое повреждение подроста может привести к значительному уменьшению его участия в формирующемся сообществе.

Распространение таких ситуаций и их значение определяется наряду с природными факторами особенностями лесохозяйственной деятельности. Применительно к рассматриваемой проблеме может быть выделено два основных типа лесовосстановления.

1. Естественное зарастание вырубок.

2. Искусственное лесовосстановление с заранее запланированным составом пород.

Питание благородного оленя на вырубках с несомкнувшимся возобновлением,
Карпаты, 10 км троплений

Порода	Число поедей	Вес, %	Порода	Число поедей	Вес, %
Пихта	1653	30,6	Ясень (кора) . .	354	1,4
Пихта (кора) . .	2650	1,1	Ивы	3 552	19,1
Ель	193	1,6	Ивы (кора) . . .	12 050	4,9
Ель (кора) . . .	700	0,3	Бузина красная	354	1,4
Явор	1457	9,6	Лещина	547	3,3
Явор (кора) . . .	225	0,1	Рябина	40	0,4
Бук	189	0,5	Ежевика	3 725	24,6
Ясень	73	0,1			

Примечание. Для коры приведена площадь погрызов в см².

В первом случае у подроста, произраставшего под пологом отведенного в рубку древостоя, резко увеличивается вероятность выхода в верхний ярус. Особенно большое внимание в настоящее время уделяется менее устойчивому к повреждению копытными подросту хвойных пород. Состояние подроста, образующего предварительное возобновление, во многом определяет размер его последующего участия в формировании молодого насаждения. После рубки между сохранившимися деревцами и травянистой растительностью усиливается конкуренция. Заселение вырубок березой и осинкой ведет к подавлению трав и созданию более благоприятной экологической обстановки для хвойных. Влияние копытных на такие развивающиеся насаждения заключается в выборочном повреждении более ценных в кормовом отношении лиственных пород. О биоценотическом значении этих повреждений дают представление материалы, полученные в лесах Карпат.

Влияние копытных на растительность вырубок определяется составом рациона этих животных. Он был изучен в холодное время года и характеризовался следующими показателями (табл. 46).

На отдельных вырубках, различающихся по степени обилия сопутствующих пород (явора, ясеня) и кустарников, состав кормов незначительно варьировал.

К одному из наиболее предпочитаемых кормовых растений относится ежевика, однако в отличие от деревьев и кустарников возможность ее использования определяется глубиной снежного покрова. Среди лиственных пород к неохотно поедаемым должны быть отнесены бук и лещина, совершенно не отмечено поедей на волчнике. Из хвойных неохотно используется широко распространенная ель.

Косуля распространена на Карпатах шире, чем олень. Ее питание в равнинных лесах предгорий, в нижних частях склонов и собственно в горах заметно различается (табл. 47).

Питание козули на Карпатах, по материалам троплений

Порода	Равнинные леса; 5 км*		Нижние части склонов; 2,7 км*		Горные леса; 5,2 км*	
	Учтено поедей	Вес, %	Учтено поедей	Вес, %	Учтено поедей	Вес, %
Клен остролистный	195	3,0	—	—	—	—
Явор	156	2,8	77	1,5	1145	20,8
Осина	132	0,8	902	19,8	—	—
Береза	—	—	99	1,6	—	—
Бук	220	2,4	201	2,7	268	3,7
Дуб летний	63	0,9	—	—	—	—
Ясень	61	0,2	—	—	69	0,3
Рябина	—	—	—	—	20	0,2
Пихта	—	—	139	7,8	590	31,8
Ель	—	—	387	8,4	374	7,6
Ивы	229	1,1	16	0,1	251	2,3
Свидина красная	826	8,0	—	—	—	—
Жимолость	—	—	—	—	125	1,8
Лещина	208	1,5	39	0,6	147	1,9
Бузина красная	—	—	—	—	420	3,2
Черника	—	—	729	4,6	90	0,5
Ежевика	3435	79,2	1065	52,8	524	25,7
Веточь трав	184	Нет данных	—	—	—	—
Прочие	17	0,1	25	0,2	—	—

* Указана протяженность троплений.

Различия в рационе объясняются разным составом растительности. Кроме перечисленных пород интенсивно использовались побеги на дубе красном и грабе (на участках, пройденных рубками ухода, где изобиловала поросль). Тропления в этих местах не проводились.

Основными лесообразующими породами на Карпатах являются бук и ель. Гораздо меньше распространена пихта, явор и ясень встречаются в виде примеси. Степень предпочтения разных древесных и кустарниковых пород, а также «нагрузку» на них иллюстрируют данные, приведенные в табл. 48. Эти же материалы показывают распространение кормовых растений в районе работ.

На подросте ели, отмеченной на всех площадках, имелись лишь отдельные поеда. Другие породы встречались единично.

Учеты проводились в местах зимних скоплений оленей, где нагрузка на пастбища, определенная путем учета фекальных кулек, составляла около 8 олене-дней, а запас использованных кормов был равен 78—105 кг/га. Эта нагрузка очень высока и в 5,4 раза превышает средние показатели. На участках с нагрузкой на угодня порядка двух олене-дней при почти такой же кормности отмечено усыхание 2,4% подроста явора и 6,7% — рябины. У других пород усыхание было единичным.

Интенсивность использования и распространение на зарастающих вырубках древесных и кустарниковых пород, Карпаты, 80 площадок по 100 м²

Порода	Использование побегов, %	Число площадок с данной породой, шт.	Показатель распространения, %
Явор	73,6±2,4	80	100
Ясень	67,8±6,1	19	23,8
Бук	19,7±3,9	41	51,3
Береза бородавчатая . .	28,0±5,1	16	20,0
Ивы	72,0±9,7	75	93,8
Рябина	75,7±2,9	63	78,8
Бузина красная	63,0±4,6	43	53,8
Лещина	54,0±3,5	32	40,0
Пихта	24,0±1,6	80	100
Жимолость	18,4±4,8	26	32,5

Одновременно с учетом интенсивности использования побегов фиксировалось обдирание коры. На зарастающих вырубках этот тип повреждений встречался редко (табл. 49).

Незначительное использование коры объясняется слабым развитием стволиков у молодых деревьев, которые неудобно обгладывать. В отдельных куртинах хорошо развитых пихт повреждения встречались на 20—38% всех экземпляров.

На вырубках смыкание молодняков обычно происходит в 20-летнем возрасте. Одновременно быстро снижается кормность насаждений и интенсивность их использования как зимних пастбищ. Породы, сильно повреждавшиеся до смыкания, отстают в росте от ели и оказываются под ее пологом. Это приводит к резкому увеличению интенсивности их отмирания (табл. 50).

Т а б л и ц а 49

Повреждение оленем коры на подросте и кустарниках, Карпаты, зарастающие вырубки

Порода	Учено, экз.	В том числе поврежденных		Средняя площадь содранной коры, см ²
		экз.	%	
Пихта	872	34	3,9	84,7
Рябина	512	4	0,7	130,8
Явор	794	2	0,2	15,0
Ясень	137	1	0,7	16,0
Бузина красная . .	432	33	8,2	78,2
Ива козья	659	3	0,4	97,5

Отмирание сопутствующих пород в сомкнутых еловых молодняках, Карпаты

Порода	Учте- но, экз.	Интенсив- ность исполь- зования побегов, %	Отмирает	
			экз.	%
Явор	847	72±9,8	710	86,9
Ясень	610	78±9,0	593	97,2
Пихта	1536	23±7,3	217	14,1
Ива козья	213	80±8,8	205	96,2
Рябина	410	73±7,9	383	93,4
Бузина красная . .	318	28±5,6	310	97,5

Из перечисленных в таблице пород выход в верхний ярус отмечен только у пихты. Молодые деревца ясеня и явора даже при более низком уровне использования побегов следует отнести к нежизнеспособным. Одновременно происходит усыхание кустарников. Их отмирание вследствие повреждений копытными незначительно ускоряет процесс естественной гибели, поскольку большая часть подлеска не выдерживает сильного затенения в еловых жердняках. Он начинает снова развиваться по мере разреживания основного древостоя. Поэтому в отличие от подроста повреждение кустарников существенно на состав фитоценоза не влияет, так как они в любом случае обречены на отмирание.

Описанное положение характерно для районов с благоприятными лесорастительными условиями, где зарастание вырубок происходит в сжатые сроки. В травянистых группах типов леса этот процесс затягивается на десятилетия. В этом случае сохранившиеся после рубок или пожаров деревья и кустарники длительное время произрастают в разреженном состоянии. Для них повреждения копытными не имеют такого существенного значения, поскольку конкуренция с другими деревьями отсутствует. Подобное положение характерно для таежных лесов Сибири.

Второй путь лесовосстановления заключается в создании культур с заранее заданным составом пород. Это ведет к формированию одновозрастных насаждений, дружному смыканию молодняков. В таких условиях предпочтительное питание теми или иными породами вызывает их выпадение из состава будущего древостоя, т. е. имеет место явление, описанное ранее по отношению к Карпатам (см. табл. 45). Изменение породного состава может начаться даже до смыкания молодняка. Например, в Прикарпатье в смешанных пятилетних культурах дуба летнего и красного и пихты наиболее повреждаемой породой был красный дуб. На нем центральный побег был обкусан в 90% случаев, то время как для дуба летнего этот показатель составлял всего 15, а пихты только

3—5%. Однократное повреждение косулей центрального побега на дубе красном снижало прирост в высоту на 41—45%. Уже в пятилетнем возрасте эта быстрорастущая порода вследствие повреждений отстала от дуба летнего в высоту на 40—60 см. При искусственном лесовосстановлении введение здоровых экземпляров вместо сильно поврежденных бесперспективно. Во-первых, вероятность того, что они не будут интенсивно повреждаться животными, ничтожна, во-вторых, по своему развитию такие саженцы уступают ранее высаженным и как конкуренты неизбежно проигрывают.

Таким образом, значение копытных особенно велико при производстве лесных культур. В смешанных посадках кормодобывающая деятельность этих животных является одним из главных факторов, определяющих отклонение фактического состава молодых насаждений от проектируемого.

В рассмотренной ситуации имелось нежелательное усыхание поврежденных сопутствующих пород. Иногда наблюдаются случаи, когда охотно поедаемые породы относятся к «сорным». Их интенсивное использование животными способствует благоприятным изменениям в составе насаждений. Кроме того, такие предпочитаемые породы отвлекают животных-потребителей от других, часто более ценных по лесоводственным соображениям. Например, питание побегами и корой осины уменьшает, а нередко и исключает сильные повреждения ценных хвойных пород. Такая ситуация была описана И. В. Александровой, Л. И. Красовским (1961) в Кировской области, где лоси интенсивно повреждали малоценные лиственные породы и только во вторую половину зимы, после использования предпочитаемых пород, — сосну. В Приангарье предпочитаемым кормом косули служат осина, ивы, береза, и только при их недостатке начинает интенсивно использоваться сосна [Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974]. В этих условиях береза и осина являются конкурентами главной лесообразующей породы — сосны, на восстановления которой и направляются лесокультурные мероприятия.

Специфическая обстановка складывается в некоторых лесах первой группы, где широко распространены выборочные рубки. Последние обеспечивают сохранение и развитие подроста и подлеска, что создает благоприятные условия питания для копытных. При охране и искусственной подкормке последних происходит больший, чем мог быть в естественных условиях, рост численности и вследствие этого истощение запасов зимних кормов. Закономерности этого процесса уже рассмотрены в упоминавшихся работах [Казневский П. Ф., 1959; Мишнев В. Г., 1970; и др.].

Особенности воздействия копытных на растительность в спелых лесах заключаются в совершенно разном фитоценоотическом значении гибели подроста и подлеска. Усыхание первого не приводит к стойким изменениям в составе растительности. Плодоносящие деревья верхнего яруса обеспечивают непрерывное поступ-

ление семян в почву, благодаря чему происходит пополнение подраста. Этот процесс протекает в течение всей жизни основного древостоя, т. е. многие десятилетия. За это время происходят изменения численности позвоночных-дендрофагов. При их депрессии подрост успевает «уйти от морды зверя». Такая ситуация была описана Л. Г. Динесманом (1959) на примере лиственницы и зайца-беляка в лесах Якутии. Ретроспективно она может быть прослежена и в Беловежской пушче. Там в период высокой численности копытных в начале нынешнего столетия в наиболее населенных ими частях заповедника были уничтожены в нижних ярусах растительности основные кормовые породы [Wróblewski K., 1927]. В течение длительного времени численность копытных была на низком уровне, благодаря чему растительность восстановилась и ее новая зоогенная сукцессия началась в 60-е годы. Как видно из табл. 40 к 1968 г. основная масса кормовых растений в нижнем ярусе усохла и в его составе по сравнению с 1960 г. произошли существенные изменения. Не уменьшилось обилие таких неохотно поедаемых пород, как граб и ель. Количество всходов дуба и сосны оставалось значительным. У первой породы оно составляло $6,4 \pm 0,8$ экземпляра на одну площадку и у второй — $10,5 \pm 0,98$ (в обоих случаях учет проводился в смешанных спелых насаждениях.) В начале 70-х годов при продолжавшемся росте численности копытных даже всходы дуба стали малочисленны, что может быть объяснено выеданием жолудей [Толкач В. П., 1975а]. Несомненно, при снижении интенсивности повреждений в лесах пушчи из всходов мог бы развиваться жизнеспособный подрост.

Совершенно иное значение имеет уничтожение подлеска. При его интенсивных повреждениях погибают не только молодые, но и взрослые плодоносящие экземпляры. Поэтому обсеменение почвы прекращается. Например, в 1968 г. в Беловежской пушче при обследовании 218 кустов крушины лишь на шести были ягоды, всего 28 шт. Плодоносящие кусты можжевельника удалось обнаружить лишь вокруг усадьбы заповедника. Еще раньше, в 1960—1964 гг. перестали плодоносить сильно угнетенные в результате повреждений рябина и бересклеты. Очевидно, в этих случаях прекращение обсеменения почвы снижало вероятность восстановления соответствующих видов кустарников даже в случае депрессии численности позвоночных-дендрофагов.

С другой стороны, совершенно не повреждавшееся копытными волче было широко распространено и обильно плодоносило. На территории наших лесов такие ситуации наблюдаются редко, с ними можно столкнуться в некоторых заповедниках, заповедно-охотничьих хозяйствах.

Описанные закономерности воздействия на растительность характерны для копытных. Рассмотрим возможности их распространения на других растительноядных животных, не имеющих такой специализированной пищеварительной системы.

Заяц-русак. Не измененным деятельностью человека лесам этот вид не свойствен. В историческом прошлом лесные массивы на юге нашей страны населял беляк, русак же был характерным и многочисленным видом степей [Кириков С. В., 1959, 1966]. Очевидно, роль этих зайцев в жизни девственных лесов была несущественной. Наблюдения за их питанием свидетельствуют о предпочтительном потреблении сконцентрированных на небольшой площади кормов, которые зверьки используют, подолгу задерживаясь на одном месте. Постоянные перемещения от одного кормового растения к другому (типа пастбы копытных) для русаков нехарактерны. Они предпочитают пробегать значительные расстояния для того, чтобы оказаться в богатых кормом местах. Например, в Беловежской пуще эти зверьки для того, чтобы попасть на посевы озимых, поздней осенью и в начале зимы не только пересекали широкий до 2—3 км луг, но даже переплывали небольшую речку (шириной 15—18 м в месте «переправы»).

В природных лесах корма русаков распределены относительно равномерно и дисперсно, концентрации их наблюдаются у снегломных и ветровальных деревьев. Количество последних обычно невелико, кроме того, побеги на ветровале охотно используют копытные, а кору обгрызают полевки. Все это отрицательно сказывается на условиях питания русаков, которые в мало измененных человеком лесах зимой сталкиваются с неблагоприятной трофической обстановкой [Владышевский Д. В., Шишкин А. С., 1975]. Об этом, в частности, свидетельствуют поедание непривлекательных кормов (побегов на подросте) и почти полное обгрызание в течение непродолжительного времени привлекательных побегов на ветровальных деревьях (табл. 51).

Интенсивность воздействия русаков на подрост как в Беловежской пуще, так и на Карпатах была незначительной. Охота на них в местах наблюдений не производилась.

Улучшение условий питания русака в интенсивно эксплуатируемых лесах связано не только с увеличением общего количества зимних кормов, но и с изменением их качества. Данных, которые бы характеризовали это явление в количественном отношении, почти нет. В то же время такая характеристика имеет большое значение для правильной оценки роли зайцев в современных лесных сообществах.

Русак в еще большей степени, чем копытные, отдает предпочтение более развитым побегам деревьев и кустарников. Так, в Беловежской пуще на участке, пройденном рубками ухода, интенсивность повреждений этими зайцами семенных экземпляров дуба черешчатого, граба и березы бородавчатой составляли 2,7—4,1%, а порослевых — от 62,8 до 84,1% (всего обследовано 5180 растений). На подросте порослевого происхождения побеги отличались в 3,5—4,9 раза более мощным развитием, чем на семенном. Близкие данные были получены в зеленой зоне Ивано-Франковска на зарастающих вырубках и в молодняках (табл. 52).

Зимнее питание русака в малоизмененных лесах

Вид растений	Отмечено поедой на подросте		Использовано побегов, %	Отмечено поедой на ветровале		Использовано побегов, %
	всего	%		всего	%	
Беловежская пуца						
Можжевельник	517	31,7	12	—	—	—
Ива козья	310	18,9	42	146	9,9	100
Береза бородавчатая	43	2,6	2	627	42,3	95
Граб	12	0,7	1	342	23,1	98
Осина	46	2,8	5	219	14,8	100
Крушина ломкая	66	4,0	6	22	1,6	75
Дуб	52	3,2	5	14	0,9	16
Сосна (хвоя)	67	4,1	>1	—	—	—
Ясень	48	2,9	1	12	0,8	15
Бересклет европейский	58	3,5	27	17	1,1	100
Ольха черная	—	—	—	68	4,6	36
Другие деревья и кустарники	43	2,6	6	14	0,9	34—95
Черника	157	9,6	7			
Ежевика	48	2,9	2			
Ветошь трав	173	10,5	4			

Охранные (приполюнные) леса Карпат

Бук	112	4,6	1	247	38,1	86
Явор	36	1,5	4	118	18,1	73
Ясень	41	1,7	1	284	43,8	27
Ольха зеленая	10	0,4	>1			
Можжевельник	10	0,4	>1			
Черника	2112	85,8	8			
Ветль и зимнезеленые части трав	137	5,6	3			

Примечание. В графу «отмечено поедой на ветровале» включены отдельные случаи поедания побегов на порубочных остатках.

Подобные же закономерности хорошо прослеживаются и на других породах — березе, ильмовых, яблоне.

Кроме избирательного поедания более развитых побегов русаку, как и другим животным, свойственно предпочтение опре-

Таблица 52

Интенсивность использования русаком побегов разного происхождения, Прикарпатье

Порода	Диаметр основания побегов		Использование побегов, %	
	целых	объединенных	поролевых	семенных
Дуб черешчатый	2,6±0,9	3,7±0,14	22,1±3,4	2,5±0,9
Граб	1,8±0,1	2,5±0,1	63±5,3	2,9±0,4

Повреждение русаком различных культур с участием дуба красного, Прикарпатье

Схема культур (чередование рядов)	Порода	Обкусано побегов, %
Д. кр.— С — Д. чер. —С — Д. кр.— С	Граб	2,8
	Дуб красный	61,5
	Дуб черешчатый	8,0
	Сосна	0,0
Д. кр.— Д. чер.— Д. кр.	Дуб красный	37,7
	Дуб черешчатый	1,0
Д. кр.— С — Д. кр.	Граб	0,0
	Дуб красный	32,0
	Сосна	0,0

деленных видов деревьев и кустарников. В этом отношении наши наблюдения подтверждают данные Г. А. Новикова (1959), В. В. Груздева (1974) и др. Географические различия в предпочитаемости отдельных видов, вероятно, обуславливаются не только особенностями их биохимического состава, но и физиологическим привыканием зайцев к определенному корму [Onderscheka K., 1975].

В измененных человеком ландшафтах заметные повреждения русаки причиняют садам, полезащитным полосам. В степях и лесостепи при преобладании открытых биотопов древесные и кустарниковые насаждения становятся своеобразными «станциями переживания» зайцев. В многоснежные зимы интенсивность использования веточного корма и коры в таких местах возрастает [Динесман Л. Г., 1961]. Плотность заселения русаками лесов невысока, а предпочтительное использование поросли, которая имеет меньшее лесоводственное значение, чем семенные экземпляры подроста, делает влияние этих зверьков на лесную растительность несущественным. Ситуации, при которых избирательное повреждение предпочитаемых пород может обусловить их выпадение из состава сообщества, наблюдаются редко. Нами такое явление отмечено по отношению к интродуцированной породе — красному дубу. На небольших площадях лесных культур он подвергался гораздо более интенсивному объеданию, чем другие породы (табл. 53).

Такая высокая интенсивность повреждений отмечена на участках с зимней плотностью русаков порядка 4—5 экз. на 100 га, т. е. в 2—2,5 раза выше, чем плотность населения этих зверьков в среднем по Украине в период наблюдений [Крайнев Е. Д., 1968]. Красный дуб характеризуется быстрым ростом. В местах наблюдений его прирост в 1965 г. составил $46 \pm 4,72$ см и в 1966 г. — $49 \pm 4,44$ см. Прирост экземпляров с объединенным цент-

ральным побегом был гораздо меньшим — соответственно $11,6 \pm \pm 1,78$ и $20 \pm 2,06$ см в те же годы. В отсутствие ухода за посадками при таком отставании в росте поврежденные породы затеваются неповрежденными, т. е. наблюдаются ситуации, описанные ранее по отношению к копытным и их кормовым растениям. Следует, однако, иметь в виду, что русаки повреждают побеги высотой до 1 м. Поэтому «период сдерживания прироста» в последнем случае будет несколько меньшим и при проведении рубок ухода можно обеспечить выход в верхний ярус поврежденных экземпляров. В нашей стране плотность заселения русаком угодий в настоящее время незначительна [Груздев В. В., 1974]. При высокой численности зайцев, например в Польше, Болгарии, Чехословакии, отрицательное влияние этих зверьков на лесные культуры становится более ощутимым, что вынуждает разрабатывать специальные защитные мероприятия [Захов С., 1962; Szukiel E., 1973a, b].

В целом современный уровень численности русака и особенности его питания не позволяют отнести его к видам, оказывающим заметное влияние на лесную растительность. Этот общий вывод можно сделать с поправкой на зональные различия. На юге в лесостепи основными лесообразующими породами являются лиственные, которые охотно повреждаются зверьками. Кроме того, в южных островных лесах выше плотность русаков и более ощутимо их влияние на древесную растительность. В лесной зоне широко распространены неохотно поедаемые зайцами хвойные породы, плотность населения там этих зверьков невелика и практическое значение неощутимо. Такое положение — результат неумеренной охоты. При ее более жесткой регламентации и увеличении численности русаков их влияние на растительность было бы гораздо заметнее.

Другие виды. Значение беляка в лесах, испытывающих значительные антропогенные воздействия, по-видимому, сходно с ролью русака. Беляк также предпочитает лиственные породы, которые в пределах его ареала, как правило, не являются объектами лесохозяйственных мероприятий.

Кроме копытных и зайцев вегетативными частями растений регулярно кормятся грызуны. Мелкие зверьки древесно-веточные корма используют в качестве дополнительных и вынужденных. Поедание их, как и в предыдущем случае, происходит зимой. В отличие от копытных и зайцев грызуны подрост и подлесок повреждают не ежегодно. Интенсивность использования этих кормовых объектов возрастает после обильного плодоношения древостоя, когда увеличивается численность зверьков. Такие повреждения мы наблюдали в Нижнем Приангарье в 1972 г. Они описаны многими авторами для разных пунктов [Тугськ Ф., 1959; Свириденко А. П., 1940; Петров В. В., 1954; Образцов Б. В., Штильмарк Ф. Р., 1957; Ельский Г. М. и др., 1976].

В широколиственных лесах численность мышевидных грызунов устойчиво высокая и повреждение ими всходов — широко распространенное явление. Чаще всего оно наблюдается в спелых древостоях и на успех лесовосстановления большого влияния не оказывает. Размеры повреждений, как правило, гораздо меньшие, чем причиняемые копытными. Это связано с экологией питания мелких грызунов. На рис. 5 было показано, что зона их деятельности зимой — пространство от почвы до поверхности снега. При его отсутствии или неустойчивом покрове грызуны кормятся над снегом. В последнем случае они подвергаются повышенной опасности нападения со стороны хищников. Такое кормодобывание чаще всего является дополнительным, а использованное количество — относительно небольшим. Как в широколиственных, так и в хвойных лесах сильнее всего страдают от грызунов лесные культуры. Повреждения их отмечены в упоминавшихся ранее работах, мы наблюдали это явление в Прикарпатье, Киевской области, Приангарье в периоды подъема численности мышевидных грызунов.

ДРУГИЕ ВИДЫ ПОВРЕЖДЕНИЙ ВЕГЕТАТИВНЫХ ЧАСТЕЙ РАСТЕНИЙ

При рытье почвы, передвижении, чистке рогов, устройстве убежищ, добыче сочных плодов, находящихся на тонких ветвях, позвоночные повреждают растения. Некоторые из этих повреждений незначительны, другие могут влиять на развитие пострадавших экземпляров. Наибольшим вниманием в настоящее время пользуются роющая деятельность млекопитающих. Правда, при ее изучении основным считается изменение механических свойств почвы и ее перемещение, а не повреждение растений. Наиболее заметное прямое влияние на растительность оказывает деятельность кабана. Особенно детально она изучена в Беловежской пуще [Лебедева Л. С., 1956; Козло П. Г., 1975]. Работами последнего автора установлено, что под пологом сухих сосновых лесов относительная величина перерытой площади минимальна и составляла 2—3%, а в наиболее богатых животными кормами елово-грабовых древостоях — 14%. Эти показатели получены в период интенсивной подкормки кабанов и их высокой численности. По данным П. Г. Козло (1975), один кабан за год перерывает около 4,0 га. На Украине численность этих зверей достигает 28,2 тыс. голов [Крайнев Е. Д., 1968], в Белоруссии — 29,5 тыс. [Козло П. Г., 1975]. Площадь лесных охотничьих угодий в этих республиках равна соответственно 7641 и 8760 тыс. га [Данилов Д. Н., 1963]. Таким образом, на Украине в лесах кабаны перерывают 1,4 и в Белоруссии 1,6% всей площади лесов. В действительности эти показатели меньше, так как значительная часть роющей деятельности протекает на лугах. В Беловежской пуще, где площади

лугов ограничены, на них приходилось всего 7% пороев. На Карпатах, по нашим наблюдениям, субальпийские луга кабаны посещали постоянно и на них было до 50% всех площадей пороев.

Обычно кабаны из почвы добывают беспозвоночных. Однако на Карпатах в субальпийском поясе эти звери кормились в ассоциациях шафрана, поедая его луковицы, а на вырубках — в зарослях кипрея, питаясь его корневищами. В последнем биотопе было перерыто не более 2% всей площади.

Последствия роющей деятельности для фитоценоза разнообразны. По нашим наблюдениям, в Беловежской пуще на перерытых участках в лесах с почти сплошным моховым покровом его восстановление проходило за 2—3 года. В ольшаниках порои зарастали через год и внешне не отличались от нетронутых участков. Дольше всего сохраняются глубокие порои в сухих сосняках.

Вне сомкнутых древостоев на перерытых лугах появляется самосев березы и осины. Это может иметь большое значение при заселении этими породами речных пойм. Предположение о «заделке семян» скорее умозрительно и, насколько нам известно, не подтверждено специальными исследованиями. Наибольшее количество всходов обычно появляется из семян, свободно упавших на обнаженную почву, но не из «закопанных».

Кроме кабана при рытье почвы значительно повреждает растения бурый медведь. Однако площади перерытых им участков невелики, чаще всего разрытыми оказываются запасы бурундука или кедровок. Порои других зверей, и особенно крота, создают специфическую флору кротовин.

Интересные данные о роющей деятельности северной пищухи получены И. П. Хлебниковой (1974) в Западном Саяне. В колониях эти зверьки перерывают до 30—40%, а иногда и больше общей площади, что вызывает изменение синузальной структуры фитоценоза. Колонии обычно располагаются на старых гарях и вырубках. Под пологом древостоев эти зверьки живут разреженно, и там, по наблюдениям того же автора, оказываются перерытыми не более 1—5% площади.

Вне связи с питанием повреждают копытные подрост при чистке рогов. Это явление широко известно и наблюдалось нами во всех пунктах работ. В. Теленхорст [Thelenhorst W., 1973] считает, что вред от чистки рогов для дугласовой пихты больший, чем от обкусывания побегов. По наблюдениям Г. М. Ельского и др. (1975), в лесополосах Хакасии косули таким образом сильно повреждали лиственницу. Обычно же количество подроста и подлеска, погибающего от этих повреждений, несопоставимо с гибелью, вызванной обкусыванием побегов и обглаживанием коры.

Описано повреждение медведем пихты в результате сдиранья коры когтями [Гримальский В. И., Загайкевич И. К., 1957]. Мы наблюдали это явление как на Карпатах, так и в Приангарье, оно хорошо известно. Однако заметного значения для леса эти повреждения иметь не могут. На Карпатах за день мы встречали не

более четырех деревьев с такими повреждениями, а в Приангарье — от 8 до 12 за сезон полевых работ.

Вытаптывание растительности на тропах, во время кормежки происходит постоянно. Судя по данным С. В. Кирикова (1959), оно было наиболее распространено в лесостепной зоне. Мы наблюдали, на первый взгляд, вызывающие существенные изменения облика растительности тропы медведя в Приангарье. В лесах с высоким крупнотравным покровом и на зарастающих гарях эти звери протаптывали «коридоры». Однако на следующий год обнаружить каких-либо последствий этих повреждений не удавалось. Долго, в течение многих лет, сохраняются тропы в местах постоянных переходов. Они характерны не только для копытных, но даже барсуков. Однако площади вытоптанной растительности по отношению к неповрежденной ничтожны.

На высоких кустах и тонкомерных деревьях медведи, кормясь ягодами, часто ломают ветви и стволы. В Нижнем Приангарье мы встречали поврежденные таким образом рябины, однако количество их было незначительным, порядка долей процента от общего числа обследованных. Заметнее воздействие на черемуху, хотя ее упругие стволы ломаются довольно редко. Однако, поскольку звери кормятся осенью, пригнутые один раз к земле стволы не успевают распрямиться до начала зимы, затем их пригибает кучта, и они уже не могут восстановить первоначальной формы. Такие «разломанные» кусты со следами повреждений медведя в Нижнем Приангарье составляли 55—76% всех учтенных.

ЛЕСОВОДСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ

Одна из основных задач, стоящих перед современным лесным хозяйством, — восстановление вырубленных или выгоревших насаждений. Осуществляемые для этого мероприятия преследуют две главные цели. Во-первых, обеспечение восстановления в возможно более сжатые сроки и, во-вторых, формирование насаждений желаемого состава.

При производстве лесных культур в начальные периоды развития насаждения повреждение саженцев снижает их жизнеспособность и заметно увеличивает вероятность гибели при конкуренции с травянистыми растениями. Эти отрицательные последствия сглаживаются в процессе ухода за культурами и при замене погибших саженцев новыми. В случае очень интенсивных повреждений происходит увеличение сроков смыкания молодняков. Все это несколько повышает стоимость и снижает эффективность лесовосстановительных работ, но не оказывает определяющего влияния на структуру формирующегося сообщества.

Такое же положение имеет место при восстановлении за счет предварительного возобновления (подроста, имевшегося под по-

логом древостоя до рубки). Повреждение последнего животными может привести к вытеснению древесной растительности травянистой. В этом случае снижается вероятность появления самосева и становится необходимым проведение искусственного лесовосстановления.

Часто зарастание вырубок или гарей происходит естественным путем, а содействие облесению сводится к оставлению старых обильно плодоносящих деревьев, нарушению целостности травянистого или мохового покрова. При таком способе лесовосстановления зоогенное угнетение и гибель возобновления ведут к соответствующим сдвигам сроков смыкания молодняков.

Все сказанное относится к случаям, когда породы, составляющие молодое насаждение, повреждаются в одинаковой степени. Такая одинаковая интенсивность повреждений наблюдается как исключение, чаще всего — в чистых насаждениях. В наиболее распространенных ситуациях появляющийся на вырубках и гарях подрост характеризуется разной привлекательностью для животных. Наносимые ими повреждения по-разному сказываются на будущем насаждении в зависимости от особенностей восстановительных мероприятий.

1. Значение выборочного повреждения отдельных пород при естественном зарастании вырубок и гарей. Как уже отмечалось, характерной особенностью естественного возобновления (при проведении мероприятий по содействию естественному возобновлению или без таковых) является куртинное распределение древесной и кустарниковой растительности. В этом случае повреждаются те деревья и кустарники, которые находятся по краям куртин или произрастают небольшими группами, часто отдельными экземплярами. Такой характер распределения поврежденных экземпляров обуславливает их пониженное угнетение соседними. Это облегчает восстановление съеденной фитомассы и позволяет таким растениям выжить и войти в состав формирующегося сообщества.

2. Искусственное лесовосстановление. При искусственном лесовосстановлении формируются одновозрастные молодняки, в которых после смыкания резко возрастает конкуренция и начинается интенсивный отпад. В таких условиях даже незначительное повреждение отдельных экземпляров, как правило, приводит к их гибели. Повторно внедриться в формирующееся сообщество у охотно поедаемых пород нет никаких шансов, так как небольшие «окна», образовавшиеся на месте погибших деревьев, сразу же заполняют соседние экземпляры.

Описанный процесс наиболее характерен для высокопроизводительных лесов, где обычно формируются смешанные древостои. Нами он наблюдался на Карпатах. В Сибири, в сосновых и сосново-мелколиственных лесах Нижнего Приангарья, где преобладают насаждения средней производительности, высокополнотные одновозрастные молодняки имеют ограниченное распространение.

Поэтому там в целом повреждение предпочитаемых пород реже вызывает их выпадение из состава формирующихся сообществ [Владышевский Д. В., Ельский Г. М., 1974].

Таким образом, ускорение процесса лесовосстановления при создании смешанных насаждений ведет к повышенному влиянию на их состав растительноядных позвоночных. Разумеется, высказанное положение нельзя распространять на все ситуации. При устойчиво высокой плотности населения копытных и бедной естественной кормовой базе предпочитаемые породы выпадут из состава насаждения как при быстром искусственном, так и медленном естественном лесовосстановлении. В частности, именно такое положение наблюдалось в Беловежской пуше.

ГЛАВА VI

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫМИ СЕМЯН И СОЧНЫХ ПЛОДОВ

Семена богаты питательными веществами и по сравнению с вегетативными частями растений используются позвоночными гораздо интенсивнее. Это явление изучали как лесоводы, так и зоологи, в результате чего сложилось твердое убеждение в его отрицательном значении для лесных сообществ [Альтум Б., 1884; Свириденко А. П., 1940; Образцов Б. В., 1951; Ткаченко М. Е., 1952; Петров В. В., 1954; Новиков Г. А., 1959; и др.].

Систематическое потребление животными семян привело к появлению у последних защитных приспособлений, достигших наибольшего разнообразия в тропиках. Северные таежные леса характеризуются относительно бедным населением животных. Там семена древесных пород, включая наиболее древних в филогенетическом отношении голосеменных, защищены сравнительно слабо. Эволюция травянистых растений проходит быстрее, чем древесных, поэтому семена трав имеют более совершенные защитные приспособления. Особенно относится это к «диким» видам. В большом количестве животные поедают главным образом семена сорняков, на свойства генеративного аппарата которых влияли не столько зоогенные, сколько антропогенные факторы.

Высокая пищевая ценность и относительно слабая защищенность многих семян обуславливают их интенсивное потребление не только специализированными видами, но и позвоночными с широким направлением трофических приспособлений, включая хищных и насекомоядных. Поэтому биоценотические последствия карпофагии заключаются не только в уменьшении количества поступающих в почву зачатков, но и в улучшении условий питания обширной группы птиц и зверей. В результате их численность

поддерживается на более высоком уровне, а участие в изъятии других кормов возрастает.

Анализ биоценотического значения потребления семян вначале рассматривается для природных лесов, испытывающих незначительное влияние со стороны человека.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОЗВОНОЧНЫМИ СЕМЯН В ПРИРОДНЫХ ЛЕСАХ

Изучалось в девственных лесах Нижнего Приангарья, Канско-Ачинской низменности, Тувинской ССР. Населяющие их специализированные позвоночные — семяеды (кроме белки) не испытывали антропогенных воздействий. Из использующих эти корма пластичных форм преследованию подвергались медведь, соболь, рябчик. Практически влиять на использование семян мог только отстрел белки.

Кроме названных пунктов наблюдения проводились в перестойных широколиственных лесах Киевской области, в Беловежской пушче и на Карпатах в охранных высокогорных лесах. В этих местах численность и состав потребителей семян значительно отличались от того, который там был до начала антропогенных воздействий. Поэтому изучалось только изъятие семян отдельными группами специализированных потребителей. Результаты наблюдений, а также литературные данные, относящиеся к природным лесам, представлены в табл. 54.

В методическом отношении наиболее сложно определить истинный размер использования семян, растаскиваемых позвоночными для устройства запасов. Н. Ф. Реймерс (1958) отмечает, что сохранность спрятанных кедровкой орехов кедра выше, чем тех, которые остались на лесной подстилке или в шишках в результате естественного опадения. По данным Т. Ричардса [Richards T., 1958], кедровка находит свои запасы в 86% случаев. По наблюдениям Ю. Ф. Марина (1974) и по нашим данным, почвенный запас кедровых орехов¹ используется почти полностью. Основными их потребителями являются млекопитающие. Следует отметить, что Н. Ф. Реймерс проводил учеты на бедных мышевидными грызунами свежих шелкопрядниках. Как отмечает этот автор, зарастание шелкопрядников и гарей вызывает увеличение численности мелких млекопитающих, которые препятствуют возобновлению кедра. На Алтае, где Ю. Ф. Марин изучал использование орехов, как и в Приангарье, потребители семян были многочисленны.

На Карпатах кедровки для устройства запасов использовали

¹ В Нижнем Приангарье эти запасы имитировались путем размещения осенью в верхнем слое почвы кедровых орехов. При проверке в первой половине мая оказалось, что из 340 орехов сохранилось 2.

вырубки. Подрост кедр на них обнаружить не удалось. В таких местах при экспериментальных посевах буковых «орешков» П. И. Молотков (1966) отмечал их близкое к 100% изъятие мышевидными грызунами, главным образом желтогорлой мышью.

Такое почти полное использование запасов крупных, питательных семян происходит не всегда. Высокую сохранность созданных сойками запасов желудей мы наблюдали в бедных мышевидными грызунами сосняках-беломошниках, где количество всходов дуба достигало 3—12 на 1000 м² (Беловежская пуща).

У анемохорных пород зачатки опадают на лесную подстилку, на поверхность почвы или снега. Для устройства запасов этот корм используется гораздо менее интенсивно, чем крупные семена кедр, бука или дуба. Определение доли изъятия опавших анемохорных семян несложно в тех случаях, когда они достаточно крупные или имеют хорошо заметные неотделяющиеся придатки (крылатки). Именно для таких ситуаций нами была получена большая часть данных. Другие авторы использовали разные методические приемы. Они достаточно логичны и сомневаться в достоверности полученных материалов нет оснований.

Приведенный в таблице обзор далеко не полный, при его составлении подбирались работы, позволяющие характеризовать амплитуду изъятия семян и закономерности, характеризующие его размер. Несмотря на большие колебания последнего показателя, достаточно четко прослеживается более высокий уровень использования семян у пород, расселяющихся путем синзоохории. Помимо приведенных материалов указанный вывод подтверждает обстоятельное исследование Б. В. Образцова и Ф. Р. Штильмарка (1957). У деревьев с таким способом диссеминации (кедр, дуб, бук, орехов) семена используют две группы потребителей. Специализированные птицы значительную часть урожая уносят за пределы насаждений для устройства запасов. Именно эти семена обеспечивают расселение соответствующих пород, восстановление их на участках погибшего леса.

Птицы начинают устраивать запасы в то время, когда урожай еще находится в кронах деревьев. При скудном плодоношении они успевают до начала опадения растащить почти все семена, которые за пределами древостоя используются менее интенсивно. Объясняется пониженное потребление высокой дисперсностью распределения корма и в этой связи низкой численностью его потребителей. При обильном плодоношении создается избыточная кормовая база, часть урожая в этом случае остается неиспользованной и после опадения обеспечивает массовое появление всходов.

Породы, расселяющиеся путем синзоохории, отличаются повышенным долголетием. В сформированных ими древостоях экологическая обстановка изменяется медленно, поэтому даже при больших, порядка десятилетия, интервалах между богатыми

Размер изъятия позвоночными семян деревьев и кустарников

Порода 1	Потребители 2	Изъятие, % 3	Автор 4	Примечание 5
Ель европейская	Белка Глесты	8,6 55,5	Данилов Д. Н., 1944	Малозмененная европейская тай- га
	Дятлы Белка	29,3 34,3	Кругликов Г. Г., 1939	То же
	Дятлы	47,7		
»	Все потребители	70—90	Волков Н. И., 1970	Центральный лесной заповедник
»	То же	73—85	Наши данные	Карпаты, верхняя граница леса
Ель сибирская	»	69—87	»	Нижнее Приангарье, смешанный лес, 1976—1977
»	»	89—94	»	Истоки р. Кача, Канско-Ачинская впадина
Сосна	Большой дятел	53—84	»	Нижнее Приангарье, прибрежные перестойные сосняки, 1971—1976
»	То же	32—48	»	Нижнее Приангарье, удаленные на 40 км и более от реки сосновые леса, 1975—1977
»	Все потребители	1—2 в сутки	»	Прибрежные сосняки, изъятие вы- ложенных на подстилку семян
Пихта сибирская	То же	84—98	»	Нижнее Приангарье, шихтач кис- лочно-зеленомошный, 1976—1977
»	»	36—90	»	Верховья р. Кача, разные насаж- дения, 1976—1977

1	2	3	4	5
Лиственница сибирская	»	61—65	»	Верхняя граница леса, хр. Танну-Ола, Тува, 1975
Лиственница сибирская	Все потребители	58—73	Наши данные	Нижнее Приангарье, единичные деревья в сосняке, 1976
Ель Шренка	Дятлы и мыши	→100	Жиряков В. А., 1973	Западный Алаш, при низких урожаях
»	»	23	»	Там же, при обильных урожаях
Кедр сибирский	Все потребители	→100	Марин Ю. Ф., 1974	Почвенный запас, Алтай
»	»	→100	Наши данные	Нижнее Приангарье, при средних урожаях
Кедр корейский	»	99— →100	Бромлей Г. Ф., Костенко В. А. 1970	Дальний Восток, средний урожай
Кедр европейский	»	→100	Наши данные	Карпаты, средний урожай
Лещина	»	→100	»	Карпаты, средний урожай
Бук	»	→100	Жарков И. В., 1938	Кавказский заповедник
»	»	50—80% в сутки	Кормилицина В. В., 1970	Крымское ГЗОХ, выложенные семена
»	»	70—96	Наши данные	Карпаты, обильные урожаи
Дуб	»	→100	»	Беловежская пуца
»	»	→100	Хуторцев И. И., 1964	Кавказский заповедник

Примечание. Приведенные показатели относятся к периоду наиболее интенсивного потребления семян, когда используется их основная часть. Наши данные характеризуют процент изъятия по отношению к полноценной части урожая (полнозернистым семенам).

урожаями последние обеспечивают развитие достаточного количества благонадежного подростка. Он может длительное время существовать в условиях значительного затенения, постепенно замещая гибнущие деревья верхнего яруса.

Зачатки, распространяемые ветром, характеризуются мелкими размерами, что снижает их ценность как кормовых объектов. Кроме того, препятствуют поеданию более или менее эффективные защитные приспособления. В отдельных случаях мало потребителей оказывается у слабо защищенных семян, обладающих казалось бы значительной пищевой ценностью. Так, по наблюдениям Ю. П. Хлонова, Н. Ф. Реймерса (1960), в Горной Шории невысокой интенсивностью характеризовалось использование семян липы мелколистной — на уровне 25%. Еще меньшим (2—3%) оказался этот показатель в перестойных широколиственных лесах Киевской области.

На Карпатах крупные семена явора систематически поедали только снегири, изъятие этого корма не превышало 20—30%. Под Красноярском не было потребителей у семян интродуцированной породы — ясенolistного клена. Значительное количество данных об избирательном потреблении позвоночными семян деревьев приводится в литературе [Новиков Г. А., 1959; Формозов А. Н., 1976; и др.].

Полученные нами материалы об интенсивном использовании большим пестрым дятлом семян сосны, скорее всего, являются специфичными для Приангарья, где эти птицы зимуют в большом количестве. Под Киевом, по нашим наблюдениям, использование сосновых семян не превышало 2%, немногим больше был этот показатель в Беловежской пуще. Незначительным было изъятие и в ряде других пунктов (Иноземцев А. А., 1965).

Помимо видоспецифических свойств семян большое влияние на их использование оказывают ситуационные факторы, к которым относится прежде всего структура растительности и колебания погоды. Эти факторы проявляются сходным образом в природных и ненарушенных сообществах, поэтому ниже приводится часть материалов, относящихся к измененным деятельностью человека насаждениям.

Влияние структуры лесных сообществ на потребление семян позвоночными. Наиболее заметно значение таких особенностей структуры, как породный состав, пространственное распределение плодоносящих деревьев, развитие напочвенного покрова. В смешанных лесах может быть две принципиально разных ситуации.

1. Среди господствующих пород, зачатки которых почти не имеют потребителей, встречаются единичные деревья с ценными для позвоночных семенами. Однако из-за общей неблагоприятной трофической обстановки семена в таких лесах малочисленны. Перемещение между удаленными друг от друга деревьями требует больших энергозатрат и повышает вероятность гибели животных от хищников. Поэтому использование урожая при таких

ситуациях минимально. Например, средний размер изъятия семян лиственницы в сосново-мелколиственных лесах составил 58%. В то же время в насаждениях со значительным участием темнохвойных пород этот показатель возрастал до 90—98%. В Нижнем Приангарье в мелколиственных лесах с единичных сосен большие пестрые дятлы использовали 12—28% шишек, в то же время в расположенном рядом перестойном сосняке этот показатель равнялся 53—84%.

2. Смешанные насаждения состоят из пород, семена которых обладают разной привлекательностью для потребителей. В таких случаях особенно значительным оказывается использование предпочитаемых кормов. Например, в Нижнем Приангарье в пихтовых древостоях при очень обильном плодonoшении хвойных пород с единичных елей использование семян достигало 62—77%, причем клестами было сбито до 72—86% всех шишек. В пойменных ельниках доля сбитых шишек составляла 0—22%, а использование семян другими позвоночными колебалось в пределах 18—27%. Особенно заметно было предпочтение, которое птицы отдавали кедровым орехам. Так, в конце июля — начале августа, когда позвоночные семяеды только начали использовать урожай текущего года, до 70—80% разгрызенных шишек приходилось на долю этой породы. В то же время ее участие в составе древостоя не превышало 5—10% по числу стволов. Из лиственных пород четко выраженное избирательное потребление отмечено для бука.

Кроме рассмотренных двух ситуаций имеется ряд других факторов, влияющих на использование семян. В чистых насаждениях четко выраженной закономерностью является повышенное изъятие зачатков в более производительных типах леса, что связано с их большей насыщенностью позвоночными. Так, в сфагновых сосняках V—Va класса бонитета во всех пунктах наблюдения использование семян этой породы было в несколько раз меньшим, чем в более производительных. По данным В. А. Волкова (1970), в ельнике-кисличнике выше использование семян елп, чем в кислично-сфагновом (соответственно 70—90 и 50%). Такие же выводы позволяют сделать наблюдения Л. В. Заблоцкой (1957) за растаскиванием мелкими млекопитающими семян сосны и ели в разных типах леса.

Специфической особенностью питания семенами является усиленная обратная связь между уровнем их использования и возможностью дальнейшего потребления. Для основной массы кормовых объектов позвоночных характерно отсутствие непоедаемых (неразрушаемых) остатков, которые могли бы восприниматься как признаки полноценного корма. Поэтому незначительная интенсивность использования таких объектов при небольших запасах обуславливается только высокой дисперсностью их распределения. После потребления семян анемохорных пород остаются крылатки или пустые соплодия, которые оказываются лож-

ными сигналами. Реагируя на них, животные напрасно тратят время и силы. В результате использование такого «замаскированного» ложными сигналами корма оказывается пониженным. Реальность таких явлений была показана на примере чечеток, которые затрачивали много времени на осмотр пустых соплодий (см. табл. 14). В таком же положении оказываются животные, осматривающие пустые шишки кедра, коробочки, заключавшие в себе буковые «орешки», или половинки оболочек вокруг зачатков граба [Владышевский Д. В., 1974].

На характер изъятия опавших семян существенно влияет напочвенный покров. Для птиц этот корм наиболее доступен на сырой лесной подстилке из листьев. По ней удобно передвигаться, и там хорошо заметны семена. При прямых визуальных наблюдениях весной отмечены предпочтительные кормежки птиц по краям проталин, снеговых луж и в подобных местах, где сырая прошлогодняя листва или стебли трав лежали плотным слоем. По мере подсыхания лесная подстилка становится более рыхлой, движение по ней птиц замедляется. По-видимому, менее заметными становятся семена. Косвенно на это указывают затраты времени на 1 клевок — на плотной сырой подстилке они составляют $2,7 \pm 0,8$ с, на рыхлой, сухой: $4,6 \pm 0,9$ с. Наблюдения проводились в Нижнем Приангарье над пролетными овсянками-ремсами, которые кормились семенами березы.

Под Красноярском в 1976 г. на пешеходных дорожках скорость изъятия опадающих семян сосны достигала 35—56% в сутки. В 1978 г. весной при размещении этого корма на стволах упавших деревьев соответствующий показатель равнялся 23—44% в сутки. На проталинах, занимавших 25—40% площади, он также был высок: 12—18% в сутки. Таким образом, при благоприятных для передвижения птиц условиях и высокой заметности семян их использование оказывается на порядок большим, чем при кормежке среди сухого напочвенного покрова.

Для мелких грызунов важное значение имеют защитные свойства мест кормежки. При учетах интенсивности использования опавших семян максимальными показателями всегда характеризовалось изъятие этого корма под упавшими деревьями, среди густого подроста и подлеска. По литературным данным [Волков В. А., 1970] и нашим наблюдениям, слабо используются семена, попавшие в толстую моховую подушку.

Общей закономерностью является снижение относительного изъятия семян после обильного плодоношения [Бромлей Г. Ф., Костенко В. А., 1974; Жиряков В. А., 1973; Корнеева Т. М., 1977]. По наблюдениям В. С. Зайцева (1974), белки оставляют нетронутыми еловые шишки на концах тонких ветвей. Таким образом, несмотря на высокую пищевую ценность семян деревьев и их слабую защищенность от большей части потребителей, имеется ряд факторов, способствующих снижению изъятия этого корма. В частности, важное значение имеют погодные условия. Спи-

жается доступность и возможность обнаружения семян при их обмерзании льдом, вмержании в мокрый снег. Сильные ветры выносят зачатки далеко за пределы плодоносящих насаждений, где этот корм часто оказывается недоступным основной массе потребителей и т. п.

Биоценотические последствия изъятия семян. Биоценотические последствия карпофагии определяются способом диссеминации. При синзоохории изъятие — «плата за расселение». Эта биоценотическая связь закреплена отбором. Породы, которым она свойственна, характеризуются обширным ареалом и образуют чистые насаждения на больших площадях, что позволяет считать синзоохорию биологически прогрессивным явлением.

С другой стороны, позвоночные интенсивно запасают только достаточно крупные кормовые объекты, каковыми и являются семена дуба, бука, кедра и орехов. Естественно, у последних находится много потребителей также из числа животных, не делающих запасов или устраивающих их в местах, исключающих укоренение и развитие проростков (запасы в дуплах, щелях коры, глубоко в норах и т. п.). Однако это отрицательное обстоятельство, по-видимому, ненастолько существенно, чтобы перекрыть преимущества синзоохории. По материалам ряда авторов [Холодный Н. Г., 1941; Бромлей Г. Ф., Костенко В. А., 1970; Формозов А. Н., 1976; и др.] позвоночные — основной агент расселения кедра, дуба, бука. Эффективность этого способа диссеминации сильно варьирует и определяется двумя группами факторов: во-первых, сохранностью запасенных семян и, во-вторых, возможностью развития из них плодоносящих деревьев.

Из приведенных ранее материалов следует, что в природе нередки ситуации, при которых семена попадают на участки с неблагоприятными для тех или иных пород условиями развития. Это явление рассматривается на примере расселения кедра в Нижнем Приангарье, где он входит в состав различных растительных сообществ, иногда образуя чистые древостои. Нет его в крупнотравных сосняках и вторичных березняках с развитым напочвенным покровом. Единичные, как правило, сильно угнетенные экземпляры встречаются в сосняках брусничных по южным склонам.

Возобновление кедра по своему происхождению делится на две категории. Орнитохорное — группы из нескольких экземпляров одного возраста и барохорное — единичные всходы или подрост под пологом материнского древостоя или отдельных деревьев. Первые встречаются в местах устройства запасов кедровкой — на открытых участках, по южным склонам и особенно по бровкам и прибровковым полосам. Количество подроста в разных местах характеризуют следующие данные (табл. 55).

Наибольшая вероятность дожить до возраста плодоношения у всходов и подроста, появившихся на гари и в хвойно-мелколиственном молодняке, который развивается на местах темнохвойной тайги со значительным участием кедра. В других сообществах

Количество подроста кедра в разных растительных сообществах

Сообщество	Количество подроста, шт/га		Примечание
	орнитохорный	барохорный	
Пихтарник зеленомошно-кисличный с кедром	23—41	27—52	Подрост и всходы только по опушке с гарью
Пихтарник со значительным участием кедра	—	215—670	
Кедрач зеленомошный	—	15—60	
Сосняк крупнотравный (без примеси кедра)	5—12	3—10	На прибрежковых частях склона
Березняк травянистый (без примеси кедра)	7—18	6—20	Подрост и всходы отмечены только вдоль бровки
Мелколиственно-хвойный молодняк	870—960	59—113	Весь подрост и всходы из занесенных птицами семян
Вейниковый ассоциации с примесью крупнотравья и кустарников (по гари)	8—19	3—6	То же

эта вероятность меньше, а в некоторых стремится к нулю. Это многообразие ситуаций может быть обобщено следующей формулой:

$$F = \frac{SU}{SU + S'U'}, \quad (9)$$

где F — эффективность зоохории; S — площадь, на которой самосев кедра может развиваться в плодоносящие деревья; U — количество семян, занесенных в почву на единицу площади; S' — площадь, на которой не могут развиваться плодоносящие деревья; U' — количество запасенных там семян штук на единицу площа-

ди. При детализации SU надо представить как $\sum_k \eta_k SU$, где η_k — вероятная доля участия кедра в древостое; k — число участков с разным участием кедра. Максимальным показателем η оказывается при восстановлении этой породы на гарях, шелкопрядниках, вырубках и формировании там чистых кедровников.

В других случаях соотношение площадей, на которых могут развиваться сообщества с участием кедра и совершенно для него не пригодных, варьирует в больших пределах. В частности, в Нижнем Приангарье чистые кедряки занимают ничтожные площади, не превышающие 1% от всей покрытой лесом территории. В темнохвойной тайге участие этой породы варьирует от 10 до 90% по составу. При сукцессиях и последующем восстановлении без смены пород запасенные там орехи имеют повышенные шансы развиваться в плодоносящие деревья.

При отсутствии обезлесенных участков кедровки делают запасы в разреженных насаждениях, по южным склонам, вдоль бровок, т. е. в местах, где имеется значительная вероятность формирования плодоносящих кедров. Под пологом сомкнутых темнохвойных древостоев запасаения орехов мы не наблюдали, и «орнитохорные» группы всходов кедра там встречаются как исключение. В то же время даже на небольших прогалинах в пихтарниках и других темнохвойных насаждениях такие запасы устраиваются охотно. Например, после вырубki деревьев на площади 18×35 м через 4 года на образовавшейся прогалине было учтено 14 «орнитохорных» групп всходов и неоднократно наблюдалось запасаение кедровкой орехов.

Такой характер распределения запасов обусловлен более ранним стаиванием снега на открытых участках. Это обстоятельство благоприятствует кедру, так как обуславливает диссеминацию орехов в места, где вероятность развития плодоносящих орехов повышена². Такая тенденция распределения запасов может в отдельных случаях иметь отрицательное значение для кедрa. Так, в Нижнем Приангарье мы наблюдали приуроченность орнитохорных куртин его всходов к основанию стволов сосен. Там, несмотря на более раннее стаивание снега, условия для развития подростa неблагоприятны.

Потребление анемохорных семян имеет для соответствующих пород, на первый взгляд, только отрицательное значение. В действительности широко распространены ситуации, при которых лесовосстановление не зависит от интенсивности обсеменения (в пределах того варьирования, которое характерно для природных условий). Такое положение имеет место в большей части групп типов леса за исключением травянистых вариантов и наименее производительных сообществ [Морозов Г. Ф., 1900; Тышкевич, 1962; Карпов В. Г., Патриевская Г. Ф., 1970; Савченко А. М., 1970; Макаров Е. И., 1970; Казимиров Н. И., 1971; Бех И. А., 1974; Молотков П. И., 1966; Калущкий К. К. и др., 1972; Побединский А. В., 1973]. Среди факторов, обуславливающих обилие подростa под пологом леса, первостепенную роль играет влияние древостоя на возобновление посредством изменения светового режима, через корневую конкуренцию, биохимические воздействия. Очень большое, во многих типах леса первостепенное значение имеет живой напочвенный покров. Обзор литературы, обосновывающей ведущую роль этих факторов, сделал Л. П. Рысин (1970). Одновременно к таким же выводам на основании обширных экспериментальных исследований в темнохвойной тайге пришел В. Г. Карпов (1969). Все это позволяет считать, что обилие подростa под пологом дре-

² Семена кедрa, как и других пород, расселяющихся путем синзоохории, прорастают в ближайшую весну и не образуют многолетних почвенных запасов. Скорее всего это связано с высокими темпами использования этого корма животными.

востоя определяется не столько интенсивностью обсеменения, которая, как правило, достаточна, сколько условиями, обеспечивающими прорастание семян и развитие всходов. В частности, об очень больших запасах непроросших еловых семян в почве и подстилке (3,3—5,8 млн/га) сообщает В. А. Шавровский (1972). На вырубках из-под сосны в сухих типах леса на 1 га сохраняется до 40 тыс. ее семян [Побединский А. В., 1964]. Огромны почвенные запасы семян граба — от 5 до 8,5 млн. шт. на 1 га (Наконечный В. С., 1969).

Избыточное обсеменение, как и избыточное появление всходов, обязательное условие устойчивости лесного сообщества, так как густой подрост подавляет развитие синузий травянистой растительности, угнетающей всходы деревьев и препятствующей лесовосстановлению. Опасность такой конкуренции существует до тех пор, пока достаточное количество жизнеспособного подроста не поднимается над травами, что со временем обеспечивает формирование древостоя. Как уже отмечалось, для ненарушенных лесов такая смена поколений характерна. В этом случае потребление семян позвоночными следует рассматривать как использование «фитоценотически избыточной» продукции. Это в конечном счете имеет положительное значение, так как насыщает сообщество животными, делает его более устойчивым. В то же время позвоночные-семяеды в связи с особенностями своей экологии не дают таких всплесков массового размножения, которые могли бы разрушить средообразующее ядро лесной растительности.

Потребление семян не влияет на успех лесовосстановления и при другой диаметрально противоположной ситуации — полном отсутствии естественного возобновления. В коренных древостоях такое явление наблюдается редко, преимущественно в крупнотравных типах леса. Чаще оно имеет место в производных насаждениях, образующих временные формации. Их обычно слагают мелколиственные породы, семена которых позвоночные используют в небольшом количестве. Очевидно, когда нет условий для развития всходов той или иной породы, вся ее семенная продукция является «обреченной». Ее использование позвоночными имеет такое же значение, как и в предыдущем случае.

Наиболее сложны для анализа промежуточные ситуации, которые наблюдаются в смешанных лесах. Логично предположить, что увеличение обсеменения и числа всходов той или иной породы повышает долю ее участия в составе подроста и верхнего яруса. Это обстоятельство как очевидное отмечал М. Е. Ткаченко (1952). Реальность такой ситуации на примере черноперегородников Амуро-Зейского плато показал А. А. Лобов (1974). Во вторичных спелых мелколиственных лесах нами была прослежена прямая связь между обилием подроста лиственницы и наличием старых семенных деревьев. Так, в радиусе 100 м от источников обсеменения обилие ее дочерних экземпляров колебалось в пределах 1—3 на 1 га, а на расстоянии более 200 м — всего 0,3—0,1 экз/га. На большем рас-

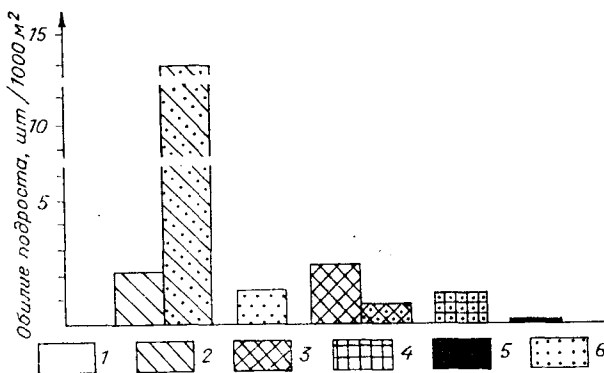


Рис. 22. Состав и приуроченность подроста в сосняке орляково-разнотравном.

1 — лиственница; 2 — сосна; 3 — пихта; 4 — ель; 5 — кедр; 6 — подрост, произрастающий на валежнике.

стоянии от семенных деревьев подрост или всходы отсутствовали.

Интересные материалы были получены при учете естественного возобновления в сосняке разнотравно-орляковом, расположенном на южном склоне вдоль Ангары (рис. 22).

Представление об интенсивности обсеменения почвы могут дать следующие материалы: сосны: 3—5 шт. семян на 1 м²; лиственницы: от 2—3 под кроной до 0,1 и менее на 1 м² на расстоянии 100 м и более от плодоносящих деревьев; ели и пихты — менее 2 шт. на 100 м² (учеты проводились на расстоянии 300—500 м от спелых древостоев этих пород). Орехи кедра при учетах не обнаружены, ближайшие плодоносящие деревья располагались от трансекта в 500 м и более.

Очевидно, на разных участках вероятность появления всходов и подроста отдельных пород очень различна. Эту вероятность можно обозначить некоторой переменной, варьирующей от 0 до 1. Тогда количество всходов будет выражаться произведением этой переменной на обилие жизнеспособных семян. Оценка факторов, влияющих на прорастание семян, представляет самостоятельное направление в лесоводственных исследованиях.

Общей закономерностью является повышение биоценотического значения изытия семян по мере увеличения вероятности их прорастания и укоренения всходов и уменьшения обилия зачатков.

Изменение обилия семян в результате деятельности позвоночных вряд ли может повлиять на направление смены пород в случаях, когда она обусловлена эндогенным развитием биоценоза [Сукачев В. Н., 1964]. Например, в тех же мелколиственных лесах, где произрастала лиственница разного возраста, весь подрост пихты усыхал, достигнув высоты 1—2 м. Постоянным источником обсеменения у этой породы служили деревья, находившиеся на противоположном северном берегу Енисея. Часто можно наблю-

дать появление и усыхание «обреченного» подроста осины, сосны, а также других пород. Ранее было отмечено усыхание подроста кедра в крупнотравных сосняках. Очевидно, в подобных случаях состав почвенного запаса семян лишь в небольшой степени определяет направление развития лесного сообщества.

Специфична роль позвоночных в восстановлении древесной растительности на участках, где насаждение разрушено вследствие экзогенных причин. В природных лесах наиболее широкое распространение имеют антропогенные и пирогенные сукцессии. Последствия вызванных человеком и «естественных» пожаров трудноразличимы. Данные о масштабах горения лесов в доисторическом прошлом ограничены. Поэтому мы рассматриваем только широко распространенные в настоящее время антропогенные сукцессии, вызванные главным образом сибирским шелкопрядом. Этому вопросу посвящена обширная литература, которая связана с проблемой облесения гарей и шелкопрядников [Декатов Н. Е., 1936; Декатов Н. Е., Зюзь Н. С., 1956; Фурьев В. В., 1966; Куликов М. П., 1971]. Все авторы считают интенсивность и своевременность обсеменения важнейшим условием, от которого зависит появление и обилие подроста. По нашим наблюдениям, на зарастающих шелкопрядниках в Нижнем Приангарье в двадцатиметровой полосе, примыкающей к сохранившимся участкам темнохвойной тайги, среднее количество подроста ели составляло $0,42 \pm 0,08$ экземпляра на 1 пог. м валежника. Подрост пихты встречался реже — $0,07 \pm 0,008$ экз. В полосе, удаленной на 80—100 м, эти показатели были соответственно равными $0,08 \pm 0,004$ экз. и единично. На расстоянии 150—170 м от опушки на 1 пог. м валежника встречалось менее 0,01 экземпляра подроста хвойных пород. Трудно объяснить это явление чем-либо иным, кроме снижения интенсивности обсеменения по мере удаления от опушки. На сильно задерневшей почве всходы отсутствовали независимо от расстояния до стены леса.

Очевидно, в случаях, когда количество прорастающих и укореняющихся семян невелико, их изъятие позвоночными имеет большое значение, так как снижение обилия подроста ниже определенного уровня делает его неконкурентоспособным с травянистой растительностью. Это определяет судьбу растительных сообществ на длительное время. Представление о масштабах антропогенных сукцессий и значении этого явления в жизни лесов дают материалы, собранные А. С. Рожковым (1965), В. В. Фурьевым (1966), Ю. П. Кондаковым (1974).

С экзогенными сукцессиями связана также смена пород. Роль источников обсеменения в процессе восстановления ели под пологом мелколиственных лесов подчеркивал еще Г. Ф. Морозов (1931). В таких условиях изъятие части ее семян оказывает существенное влияние на скорость обратной смены. В целом же могут быть выделены две принципиально разные ситуации, при которых поедание семян имеет различное значение.

1. Питание семенами в коренных древостоях, которые записывают все пригодные для данной породы площади. Выносимые за пределы этих древостоев семена — обреченные, и их потребление на жизнь растительных сообществ прямого влияния не оказывает. Под пологом древостоя массовое появление всходов происходит после обильного плодоношения, когда все потребители семян в избытке обеспечены этим кормом. В отношении ряда пород при проведении исследований в периоды, когда максимальные урожаи не наблюдаются, создается впечатление о деятельности позвоночных-семяеда как факторе, препятствующем возобновлению кедра, дуба, бука. В действительности карпофагия определяющего значения в этом случае не имеет.

2. В период сукцессий значительная часть рассеивающихся семян попадает в благоприятные условия и прорастает, что обеспечивает восстановление соответствующих пород. Поедание семян в этом случае может иметь существенное отрицательное значение для процесса лесовосстановления, а также заметно влиять на состав смешанного насаждения.

Для ненарушенных лесов, как правило, характерны промежуточные ситуации, когда массивы коренных древостоев перемежаются участками, находящимися на разных стадиях сукцессий. В этом случае зоогенное влияние на формирование насаждений через изъятие семян может быть выражено с помощью следующей формулы

$$F_s = \frac{sn}{Sn} \quad (10)$$

где S — площадь, на которой рассеиваются семена; n — размер изъятия семян с единицы площади, s — площадь, на которой развитие сообщества зависит от почвенного запаса семян соответствующих пород. Очевидно, чем меньше площадь, на которой развитие сообщества зависит от почвенного запаса семян, тем меньшей будет роль позвоночных-семяеда.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОЗВОНОЧНЫМИ СЕМЯН В НАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ

В лесах, испытывающих сравнительно небольшое антропогенное воздействие, особенно в древостоях старших возрастов, интенсивность изъятия семян близка показателям, приведенным в табл. 56. Они существенно снижаются в лесопарковых насаждениях, где отсутствуют или малочисленны потребляющие семена крупные млекопитающие. Например, под Киевом в Голосеевском лесу, включенном в настоящее время в черту города, в 1952—1958 гг. весной после обильных и средних урожаев желудей их сохранялось более половины. Там полностью отсутствовали такие характерные обитатели широколиственных лесов, как кабан,

Использование позвоночными семян деревьев и кустарников в нарушенных лесах, собственные данные

Порода	Потребители	Использование (%) с момента созревания до лета следующего года	Место и время наблюдений
Сосна	Большой пестрый дятел	12,5—23,8	Сосновый жердняк, Приангарье, 1972
»	То же	3,5—5,8	Сосновый жердняк, Красноярское лесополье, 1972—1974
»	»	26,3	Тот же, сосняк, 1977*
»	»	4,1—9,7	Там же, сосновый жердняк с необрубленными сучьями, 1977
»	»	0,2—0,5	Сосновый жердняк, Киевская обл., 1955—1956
Лиственница сибирская	Все потребители	77,4—79,9	Кулиса жердняка с единичными старыми лиственницами, Хакасия, лесополье, 1977
»	То же	62,1—77,5	Разреженный рубками до сомкнутости 0,1 пойменный лиственничник, Тува, 1976
»	»	89,1—98,0	Вторичные смешанные леса, Красноярское лесополье, 1976
Пихта	»	88,8—73,2	Там же, 1976—1977
Бук	»	100	Кулисы старых деревьев среди зарастающих вырубок, Карпаты, 1958—1959
Граб	»	12,3—18,7	Жердняк с преобладанием граба, Киевская обл., 1955—1956
Лещина	»	85,2—93,3	Молодняк широколиственных пород с лещиной, Киевская обл. 1955—1956

* Сучья на участке были обрублены в 1973 г.

медведь, косуля, благородный олень и было всего две обитаемых норы барсуков (на площади около 4 тыс. га).

Заметно меньшим также оказывается воздействие позвоночных на запасы семян в молодых насаждениях (табл. 56). В то же время в спелых и перестойных древостоях, сохранившихся в виде отдельных куртин среди вырубок и молодняков, использование зачатков оказывается высоким.

Пониженное использование семян в молодняках объясняется разными причинами. Большие пестрые дятлы там находят ограниченное количество удобных для расклеивания шишек «кузниц». Об их дефиците свидетельствуют наблюдения под Красноярском. Там в сосняках в возрасте 15 лет проводилась обрубка нижних ветвей. Поскольку они обрубались у самого ствола, последующий его рост приводил к образованию углублений, удоб-

Расположение и качество «кузниц», устраиваемых большим пестрым дятлом в различных биотопах, 1972 г.

Сосновые древостои II—III классов возраста			Перестойные сосняки		
Расположение кузниц (318)	%	Среднее число шишек под одной «кузниц- цей»	Расположение кузниц (458)	%	Среднее число шишек под одной «кузниц- цей»
В щелях коры сос- ны	38	49	В щелях коры сос- ны	3	15
На пнях до 1 м высотой	31	28	На пнях до 1 м вы- сотой	1	8
На единичных ста- рых деревьях и вы- соких буреломных пнях	26	790	На сухих сучьях старых деревьев и су- хих стволах	95	423
В прочих местах	5	73	В прочих местах	1	39

ных для устройства «кузниц». Именно на них было расклевано 88—95% всех использованных шишек. В тех жердняках, где сучья не обрубались, изъятие шишек было гораздо меньшим (см. табл. 58). Другой пример, иллюстрирующий зависимость между использованием семян и наличием удобных «кузниц», относится к Нижнему Приангарью (табл. 57).

В молодняках основная масса «кузниц» располагается в неудобных местах. Так, щели в коре быстро разрушаются, на низких пнях по мере увеличения глубины снега скрываются под ним. Перенос шишек на большое расстояние к немногим удобным «кузницам» требует значительных затрат времени и энергии. В результате интенсивность изъятия шишек в молодых насаждениях гораздо ниже, чем в спелых и перестойных, — соответственно 12,5—23,8 и 67—84%.

Молодняки искусственного происхождения после смыкания, как правило, отличаются высокой полнотой, живой напочвенный покров в них не развит, вследствие рубок ухода отсутствует валежник. Все это создает неблагоприятные условия для мелких грызунов, численность которых в таких местах значительно ниже, чем в спелых древостоях. В результате в молодняках гораздо лучше сохраняются опавшие семена (табл. 58).

Различия в использовании семян в жердняке и других биотопах оказались очень большими. Их могла несколько усилить оттепель, так как в травянистых типах леса подтаявший снег завис на полегшей травянистой растительности, образовав «крышу», под которой перемещались зверьки. В насаждениях с мертвым покровом такая «крыша» отсутствовала. Однако еще до оттепели

Интенсивность изъятия семян сосны и ели мелкими млекопитающими в различных насаждениях, Красноярская лесостепь, 1977—1978 гг.

Места размещения семян	Размещено, шт.	Время наблюдений	Изъятие, % в сутки	Примечание
Березняк травянистый с примесью сосны, перестойный, среднеполнотный. На подстилке	223	Ноябрь — декабрь	3,2—2,5	Через 10 дней после начала опыта снег подтаял и затем промерз до лесной подстилки
Там же	137	Январь	0,9	
»	103	Февраль — март	0,6	
Там же, в толще снега	112	Ноябрь — декабрь	0,3	
»	87	Январь	0,7	
»	72	Февраль — март	0,3	
Перестойный пихтово-кедровый древостой, среднеполнотный. Покрыт — зеленые мхи	115	Декабрь — январь	1,7	Снег до подстилки не проталивал
Спелый осинник, крупнотравный, низкополнотный	150	Ноябрь — декабрь	1,3—0,8	Снег проталивал до напочвенного покрова и ниже
Сосновый жердняк, мертвопокровный, граничит с крупнотравным березняком	150	Ноябрь — март	0,01	

при учете следов грызунов по мелкому суточному давности снегу была отмечена их низкая численность в жердняке: 1—2 следа на 100 м маршрута. В то же время в березняке травянистом этот показатель достигал 26 следов на 100 м (в пересчете на следы суточной давности).

Степень предпочтения тех или иных биотопов позвоночными-семяедами не единственный фактор, влияющий на размер использования семян. Существенное значение имеет характер пространственного распределения этого корма, который в толще снега менее доступен для мелких млекопитающих, чем на поверхности подстилки. Кроме того, для мышевидных грызунов характерно снижение численности в холодное время года. От размеров снижения зависит изменение интенсивности изъятия семян. Это было четко выражено в травянистом березняке, где опыт велся в течение всей зимы. В этом биотопе в апреле после схода снега на 100 м учтено всего 1—3 следа мышевидных грызунов (по весенней пороше).

Другой пример, иллюстрирующий высокую сохранность семян в сосновых жердняках, относится к Беловежской пуще. Эти насаждения у сойки служили излюбленным местом устройства запасов желудей. Последние почти не страдали от мышевидных грызунов и количество всходов на участках, граничащих с древостоями дуба, достигало 8—13 на 1000 м².

Использование семян сосны птицами и мелкими млекопитающими, Маслеевская лесная дача, 1975 г.

Места наблюдений	Места размещения семян	Размещено, шт.	Использование, % в сутки	Отловлено в месте размещения семян грызунов
Вырубки, зарастающие сосной, березой, оспкой.	На стеблях трав на высоте до 10 см	1000	1,1	2 красно-серые полевки
Покров — брусника, разнотравье	На почве	1000	3,3	
Вырубка с редким возобновлением и густым напочвенным покровом	На стеблях на высоте до 10 см	500	1,0	1 полевка экономка, 2 темные полевки, 7 узкочерепных полевков, 1 красно-серая полевка
	На почве	1000	8,2	
Семенная полоса сосен среди вырубок. Напочвенный покров не развит	»	500	0,0	Не отловлено

Значительным оказывается изъятие семян в семенных полосах, оставляемых на вырубках для обеспечения естественного возобновления. Наблюдения, проведенные в Маслеевской лесной даче (Дзержинский район Красноярского края), показывают, что там численность больших пестрых дятлов в полосах из перестойных сосен была такого же порядка, как и в ненарушенных лесах Нижнего Приангарья, а использование шишек этими птицами было в интервале 50—70%. Семена, попадающие из этих полос на прилегающие вырубки, также подвергались довольно интенсивному изъятию (табл. 59).

Опыт вели в летнее время. Очевидно, в данном случае основными потребителями семян были мелкие грызуны, численность которых возрастала по мере развития напочвенного покрова. Интенсивность использования семян, не достигших поверхности иочвы (прикрепленных на высоте 10 см), была гораздо меньшей, чем попавших на ее поверхность.

Скорость изъятия опавших семян на зарастающих вырубках несколько выше, чем в ненарушенных лесах Нижнего Приангарья, где она в прибрежных участках весной была на уровне 2% в сутки, а на удаленных от берега — еще ниже.

Приведенные показатели дают общее представление лишь о порядке величин и тенденции изменений размера изъятия при разных антропогенных нарушениях лесов. Общей закономерностью является повышение интенсивности использования опавших семян при улучшении экологической обстановки для мелких млекопитающих — развитии живого напочвенного покрова. Это положение подтверждают не только наши наблюдения, но и

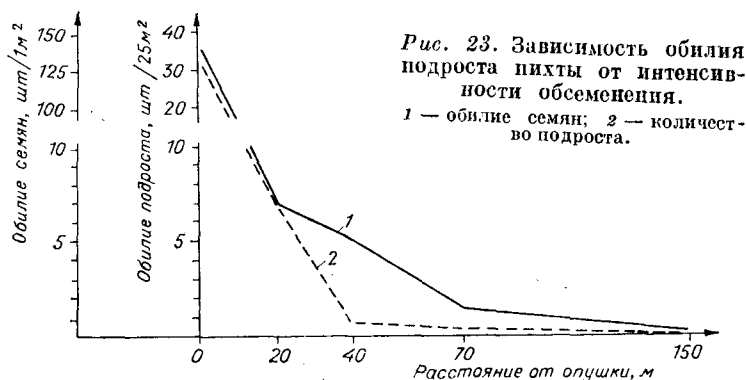
литературные данные [Реймерс Н. Ф., 1958; Молотков П. И., 1966]. Изъятие в кронах варьирует незакономерно. Оно снижается при питании птиц в сосновых жердняках и средневозрастных древостоях, в то же время может возрастать при использовании урожаев в отдельных куртинах старых деревьев, сохранившихся среди вырубок и молодняков. В такие куртины перемещаются с открытых площадей потребители семян, в результате чего использование этого корма повышается. Очевидно, в обширных массивах спелых древостоев такие концентрации потребителей менее выражены.

В нарушенных лесах изъятие семян определяется суммарным воздействием антропогенных и природных факторов. Среди последних особенно большое значение имеет варьирование урожая, флуктуации численности позвоночных-семяеядов.

Биоценотические последствия потребления семян в условиях интенсивного лесного хозяйства. Значение рассматриваемого фактора определяется способом лесовосстановления. При создании лесных культур путем посадки естественное обсеменение почвы утрачивает свою первоначальную роль. В большом количестве самосев сохраняется лишь при частичных культурах, обычно же насаждение формируется из выращенного человеком посадочного материала.

Возрастающая ценность леса приводит к тому, что культуры создаются даже тогда, когда отрицательное влияние на них со стороны позвоночных повышает стоимость работ. В этом случае изъятие животными части семян может стать экономическим фактором, увеличивающим затраты на лесовосстановление. Однако в районах интенсивного лесного хозяйства независимо от этого обстоятельства проводится облесение всех лесокультурных площадей. С точки зрения биоценотической оценки это в значительной степени снижает, а часто и сводит на нет те отрицательные последствия карпофагии, которые имели место в ненарушенных лесах. Нужно еще раз подчеркнуть, что экономический аспект проблемы не затрагивается, ущерб от позвоночных при интенсивном ведении лесного хозяйства часто бывает весьма значительным.

В зоне промышленных лесов, где широко распространены концентрированные рубки и вызванные человеком пожары, естественное возобновление продолжает играть главную роль [Научный отчет..., 1975]. Его успешность определяется теми же факторами, от которых зависело лесовосстановление на участках, где древостой был разрушен вследствие естественных эндогенных сукцессий. Из этих факторов в данном случае для нас интересна связь успешности лесовосстановления с интенсивностью обсеменения. В практике лесного хозяйства специально для его обеспечения создана система семенно-лесосечных рубок, разработаны сроки примыкания лесосек, нормы оставления семенных деревьев, кулис и т. п. [Ткаченко М. Е., 1931; Декатов Н. Е., 1936]. Эффективность этих мер все время уточняется (Шима-



пюк А. П., 1955; Исаева Р. П., 1968; Погосов Г. П., 1969; Ермоленко П. М., 1971; Маслаков Е. Л., 1972; Санников С. Н., 1972; Судаков Н. М., 1972; и др.]. Как в перечисленных, так и в ряде других работ показана зависимость успешности возобновления от обилия и состояния обсеменителей. В целом по стране естественное возобновление можно считать довольно успешным [Научный отчет..., 1975].

Можно ли предположить прямую связь между успешностью лесовосстановления и размером изъятия семян позвоночными? В ряде случаев она, несомненно, имеет место. По отношению к наиболее привлекательным для животных семенам — буковым орешкам, орехам кедра, желудям можно считать доказанной определяющую роль поедания при естественном восстановлении этих пород на вырубках [Рафес П. М. и др., 1964; Штильмарк Ф. Р., 1961; Молотков П. И., 1966; Лоскутов Р. И., Поликарпов Н. П., 1965; Бех И. А., 1974].

Практически нет данных о влиянии на обсеменение и восстановление вырубек выедания позвоночными анемохорных семян. Нами это явление изучалось для хвойных пород, изъятие зачатков которых весьма значительно. Проведенные в Нижнем Приангарье наблюдения за восстановлением темнохвойных насаждений на месте мелколиственных указывают на прямую зависимость обилия всходов и подростов пихты от количества ее семян (рис. 23).

Условия для прорастания семян как вдоль опушки, так и в границах с ней осиннике благоприятны. На других участках при глазомерной оценке зависимости обилия подростов от расстояния до источников обсеменения прослеживалась та же закономерность. Легко заметить, что описанная картина аналогична той, которая наблюдалась при обсеменении гарей и шелкопрядников и появлении всходов на валежнике.

В этих случаях зависимость между интенсивностью обсеменения и обилием всходов четко выражена. В опушечной полосе эти показатели характеризуются максимальными значениями,

изъятие части семян в этом случае вряд ли может существенно сказаться на восстановлении пихты. По мере удаления от источников обсеменения снижается количество всходов и семян. Естественно, что усиленное поедание последних животными существенно сказывается на темпе появления подроста пихты под пологом осинника.

На зарастающих вырубках и гарях в ряде случаев наблюдается формирование смешанных молодняков, между составом которых и наличием источников обсеменения прослеживается прямая зависимость.

В таких условиях предпочтительное выедание семян отдельных пород не может не влиять на состав будущего насаждения деревьев. Изъятие, как показывают приведенные ранее данные, весьма значительно.

Для оценки роли рассматриваемого фактора большой интерес представляет работа А. К. и С. К. Денисовых (1971). Они показали, что от семенных деревьев сосны наиболее ценные для возобновления «тяжелые» семена рассеиваются на расстояние 20—25 м при средней скорости ветра 2—2,5 м/с. Эти данные, материалы, приведенные в упоминавшихся ранее работах, а также рис. 23 позволяют предположить, что даже на небольшом, порядка 20—30 м расстоянии от опушки с плодоносящим древостоем, количество семян может быть недостаточным для обеспечения обсеменения почвы.

В таком случае деятельность позвоночных-семяеда может расценить как важный фактор, препятствующий успешному лесовосстановлению.

Естественно, в случаях, когда рубки покрыты вейником, там не происходит укоренения прорастающих семян и все они могут считаться «обреченными». Изъятие позвоночными зачатков в такой и подобных ситуациях на успех лесовозобновления не влияет.

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что в природе наряду с только что рассмотренными случаями широко распространены и другие, когда для появления всходов тех или иных пород складываются неблагоприятные условия. Естественно, использование их семенной продукции способствует лишь выживанию животных-семяеда. Такое положение характерно для природных лесов, где широко распространены эндогенные сукцессии. При вмешательстве человека в этот процесс то или иное насаждение может быть разрушено как накануне его естественного распада, так и задолго до него. Первая ситуация чаще наблюдается в лесах, впервые подвергшихся сплошполесосечным рубкам, вторая характерна для районов интенсивного лесохозяйственного производства. Очевидно, в каждом конкретном случае биоценопотические последствия изъятия позвоночными семян будут различными.

ПОТРЕБЛЕНИЕ СОЧНЫХ ПЛОДОВ

Сочные плоды, как уже отмечалось ранее, не имеют защитных приспособлений против поедания позвоночными. Интенсивность использования этого корма определяется прежде всего изменением урожайности и механической доступностью. Существенное значение имеет также биохимический состав. Утилизация животными урожая предпочитаемых плодов зависит от соотношения между потребностью в этом корме и его обилием. При неурожаях используются почти все ягоды, при богатых урожаях — лишь незначительная их часть. Как правило, выше уровень потребления плодов, сохраняющихся на ветвях над поверхностью снега в течение всей зимы. Большое значение имеет соотношение между площадями ягодников и растительных сообществ с незначительным количеством ягодных растений. При урожаях на больших площадях плодоядные животные рассредоточиваются и значительная часть кормов остается неиспользованной. При плодоношении на небольших участках имеет место обратная картина. Эти общие закономерности проявляются повсеместно.

Так, в 1971 г. в Нижнем Приангарье при неурожае ягод этот корм был использован к третьей декаде августа на 70—80%. Плоды рябины независимо от урожая к середине апреля на ветвях не сохранялись. Ягоды, сброшенные при кормежке и оказавшиеся в толще снега, весной вытаивали и служили кормом перелетным птицам. Хорошо сохранялись под снегом плоды майника двулистного, а в некоторых случаях и брусники (там, где не проводился ее сбор населением).

Обильные урожаи ягод на больших площадях оставались почти не использованными как в ненарушенных лиственничниках Тувы и Кузнецкого Алатау, так и на зарастающих малиной вырубках Карпат, где на 1 га урожай достигал 1 т [Владышевский Д. В., Мойсеева В. З., 1968].

Биоценотические последствия потребления ягод и связанная с ним эндозоохория во многом сходны с синзоохорией. Основные отличия заключаются в больших возможностях ягодных растений расселяться вегетативным путем. Кроме того, их семена длительное время не утрачивают всхожести, хорошо защищены от позвоночных³. Благодаря этому накапливаются большие почвенные запасы зачатков, которые позволяют ягодным растениям вос-

³ У ягодных растений «платой за расселение» служит сочная мякоть. Сами семена хорошо защищены от потребителей. Так, из птиц их поедают снегيري, дубоносы, изредка кедровка (отмечено на Карпатах питание «косточками» сливы). Из млекопитающих — грызуны. Использование семян ягодных растений незначительное, мелкие млекопитающие выедают их из плодов, но, по-видимому, почти не отыскивают в лесной подстилке. По наблюдениям в Киевской области, использование крупных костянок черешни дубоносом и грызунами за 2 мес составило 4,2, а за 14 мес — 21%. В Прикарпатье, где дубоносы были малочисленны, а черешня произрастала в бедных мышевидными молодняках, использование ее семян за 12 мес не превышало 3,2%.

становиваться после сильных пожаров или сукцессий, когда складывается благоприятная экологическая обстановка. Все это уменьшает значение эндозоохории. В то же время синзоохория, особенно для кедра, является единственной возможностью восстановления древостоев на обширных площадях гарей или шелкопрядников.

Как и при синзоохории, рассеивание семян ягодных растений нередко производится на участках, где условия для роста благоприятны. Так, в Приангарье, как и в других местах, птицы постоянно используют для «присад» упавшие стволы, в том числе и полуразрушившиеся, а также «искори» (вывороченные вместе с почвой корни ветровальных деревьев). Там количество экскрементов птиц, содержавших семена ягодных растений, в конце августа колебалось от 2 до 18 на 1 м². На «искорях» и старом валеже условия для прорастания и укоренения всходов лучше, чем в лесной подстилке. На мертвом напочвенном покрове в тех же биотопах обилие таких же экскрементов составляло 0,043 шт/м². Произрастающие под пологом сомкнутого древостоя ягодники обычно угнетены, однако во время сукцессий они быстро разрастаются, образуя соответствующие синузии.

Наряду с широко распространенными видами ягодных растений в Нижнем Приангарье спорадично встречались можжевельник, калина, боярышник, дерен красный. Расстояние между отдельными экземплярами или куртинами этих растений колебалось до сотен метров до нескольких километров. Зоохорное происхождение этих куртин очень вероятно.

Рассеивание зачатков ягодных растений находится в прямой зависимости от обилия плодоядных животных. В Нижнем Приангарье главную роль играет орнитохория. Птицы, питающиеся ягодами, основное время проводят в местах, где имеется большое количество этого корма. В результате преобладающая часть семян ягодных растений даже после прохождения через пищеварительный тракт потребителей остается на ягодниках.

Несколько отличается от орнитохории характер диссеминации при поедании плодов крупными млекопитающими, в частности медведем. Эти звери имеют обширные индивидуальные участки, прохождение корма через пищеварительный тракт у них значительно длительнее, чем у птиц. В результате за пределы ягодников выносятся значительное число семян. Однако даже в этом случае большое их количество остается в местах, изобилующих плодами. Перечисленные особенности питания плодоядных позвоночных обуславливают формирование смешанных куртин ягодных растений (табл. 60).

В целом эндозоохория приводит к агрегированному распределению семян. При благоприятной обстановке эти семена прорастают и образуют сообщества из нескольких видов ягодных растений.

Формализованное выражение различных ситуаций, складывающихся при эндозоохории такое же, как и при синзоохории

Частота встреч куртин ягодных растений из одного и нескольких видов

Порода, составляющая ядро куртины	Число куртин из одной породы	Куртины с растениями-спутниками, шт					
		мали- ной	шипов- ником	волч- ником	бузи- ной	чере- мухой	ряби- ной
Рябина . . .	87	24	22	14	19	79	
Черемуха , .	61	38	62	22	27		41

П р и м е ч а н и е. Учитывались только те виды ягодных растений, которых не было в поле зрения вокруг куртин. Во всех случаях растения-спутники были гораздо моложе растений, составляющих ядро куртины. В большинстве случаев смешанные куртины состояли из нескольких видов ягодных растений.

[9, 10]. Эффективность эндозоохории определяется вероятностью того, сколько рассеянных таким образом семян попадает на участки, где возможно прорастание зачатков и развитие растений. Однако если при синзоохории птицы обычно устраивают запасы за пределами плодоядных насаждений, то основная масса экскрементов плодоядных животных остается на ягодниках. Заращение последних определяется успешностью вегетативного размножения и мало зависит от обсеменения почвы [Авдошенко А. К., 1949; Рысин Л. П., Рысина Г. П., 1966]. Эту общую закономерность принципиально не нарушает забор части семян на «искори» и валежник.

В нарушенных лесах значение эндозоохории существенно не изменяется. При концентрированных рубках и последующем естественном возобновлении, равно как и при природных экзогенных сукцессиях, складывается обстановка, благоприятная для ягодных растений. Их широкое распространение обусловлено прежде всего большим запасом семян в почве, о чем свидетельствуют исследования В. Г. Карпова (1969). Кроме того, на лишенных древостоя участках происходит интенсивное вегетативное расселение ягодных кустарничков [Бельков В. П., 1960]. Количество работ, в которых рассматривалась бы роль позвоночных в этом процессе, ограничено [Левин В. А., 1958; Владишевский Д. В., Мойсеева В. З., 1968]. В геоботанической литературе, относящейся к этому вопросу, основное внимание уделяется фитоценоотическим отношениям [Побединский А. В., 1955; Рысин Л. П., Рысина Г. П., 1965; Карпов В. Г., 1969].

При естественном заращении вырубок и гарей смыкание молодых затягивается и ягодные растения успевают расселиться на значительные площади. При искусственном лесовосстановлении культуры смыкаются уже к 15—18 годам. В высокополнотных жердняках живой напочвенный покров и подлесок отмирают или сильно угнетены. Такие растения, как правило, не плодоносят.

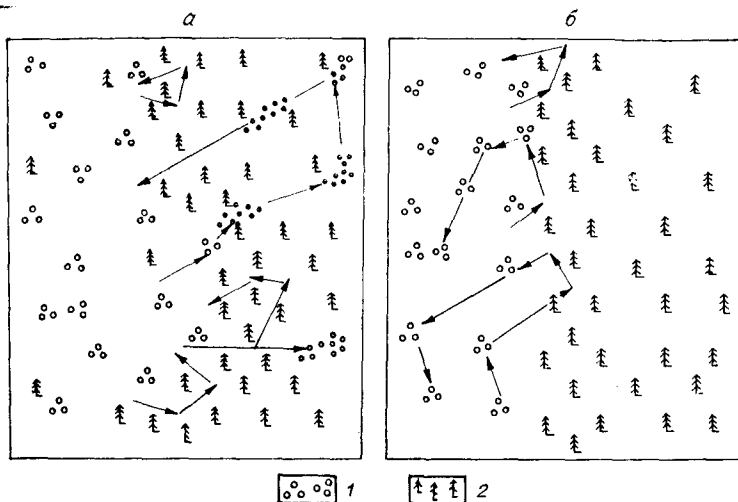


Рис. 24. Освоение территории и схема перемещения плодоядных птиц и зверей в природных лесах (а) и искусственных насаждениях (б).

1 — ягодники; 2 — сомкнутые древостои.

В результате плодоядные животные избегают искусственных мо-
лодняков, и семена ягодных растений туда почти не попадают.
Схематически это явление иллюстрирует рис. 24.

По мере развития насаждения сомкнутость верхнего яруса
снижается и под его пологом начинают появляться плодоносящие
ягодные растения. Этот процесс достигает максимального разви-
тия в перестойных древостоях, т. е. спустя значительное время
после возраста рубки. Таким образом, интенсивное лесохозяйст-
венное производство ухудшает экологическую обстановку для
растений с сочными плодами.

Помимо других причин это связано и с уменьшением интен-
сивности естественной диссеминации, хотя своего первоначального
значения она и не утрачивает. В отличие от древостоя состав
подлеска и травянисто-кустарничкового яруса в гораздо меньшей
степени контролируется направленными антропогенными воз-
действиями. Поэтому для соответствующих видов растений сохра-
няет значение естественное расселение.

Уменьшение роли эндозоохории связано не только с неблаго-
приятными для плодоядных животных изменениями структуры
многих лесов, но со снижением численности некоторых зверей.
Относится это прежде всего к крупным млекопитающим — буро-
му медведю, кабану, а также барсуку и лесной кунице. Эти жи-
вотные поедали относительно крупные плоды, которые редко
используют птицы. В результате возможность естественной дис-
семинации у соответствующих пород (яблоня, груша) ухудшилась.

Так, в Киевской области дикие животные потребляли лишь несколько процентов от урожая плодов яблони и груши, в Прикарпатье этот показатель составил 7—12%. В то же время для мелких ягод он был на уровне 50—70%, а местами даже выше.

ГЛАВА VII

ВЛИЯНИЕ НАСЕКОМОЯДНЫХ (ХИЩНЫХ) ЖИВОТНЫХ НА ПОПУЛЯЦИИ ЖЕРТВ

Анализ биоценотического значения кормодобывающей деятельности растительноядных животных заканчивался оценкой их влияния на фитоценоз. Насекомоядные (хищные) позвоночные непосредственно воздействуют на популяции жертв, среди которых преобладают фитофаги. Изменение численности последних сказывается на растительности. Оценка этого опосредованного влияния представляет значительные трудности и должна служить темой самостоятельного исследования. Сейчас его проведение, по всей вероятности, преждевременно, поскольку вопрос о роли всего комплекса беспозвоночных-фитофагов еще находится в стадии разработки [Воронцов А. И. и др., 1967; Рафес П. М., 1968; Рафес П. М. и др., 1972; Домников Г. В., Злотин Р. И., 1975; Злотин Р. И., Ходашева К. С., 1975; Дмитриенко В. К. 1976; Петренко Е. С., Дрянных Н. М., 1978]. Поэтому ниже рассматривается лишь первое звено биоценотических последствий — влияние позвоночных на численность жертв.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВЛИЯНИЯ ПТИЦ И ЗВЕРЕЙ НА ПОПУЛЯЦИЮ ЖЕРТВЫ

Основное внимание уделяется более изученным насекомоядным птицам. Для определения размеров изъятия ими беспозвоночных имеется несколько методических приемов (табл. 61).

Методы определения изъятия беспозвоночных млекопитающими гораздо менее разработаны. Каждый из перечисленных способов имеет свои преимущества и недостатки. Заманчива универсальная оценка, основанная на определении количества потребленных кормов расчетным путем. Однако информативность ее невелика. Ранее уже отмечали, что в количественном отношении охарактеризовать питание птиц по долевого составу потребленного корма очень сложно. Особенно относится это к взрослым особям. Без такой характеристики возможно определить общую биомассу использованных птицами беспозвоночных. Долевая оценка их изъятия может быть получена лишь при проведении абсолютных учетов численности потенциальных жертв. Трудоемкость

Методы определения воздействия птиц на беспозвоночных

Методический прием	Исходные данные	Полученная информация	Примечание
Расчет потребности в корме	Численность потребителей, их биоэнергетика, калорийность и переваримость беспозвоночных	Данные об абсолютном весе использованных беспозвоночных	Рекомендован Н. П. Второвым (1965)
Сопоставление использования кормов с динамикой их обилия	Состав и количество использованного корма, обилие тех же кормов в природе	Относительные и абсолютные показатели изъятия по группам жертв	Трудоемкий прием, использовался А. А. Иноземцевым (1978) и др.
Изоляция беспозвоночных от птиц	Численность беспозвоночных в опыте и контроле, численность птиц	Та же	Использовался Г. Е. Корольковой (1963)
Учет использования размещенного экспериментатором корма-индикатора	Интенсивность использования корма-индикатора за единицу времени	Показатель «нагрузки» на ту или иную поверхность питания	Использовался рядом авторов в разных целях

таких учетов очевидна. В результате указанный методический прием используется как вспомогательный для проверки материалов, полученных другими способами [Ганя И. М., Литвак М. Д., 1976; Иноземцев А. А., 1978].

С помощью остальных методов собраны данные, иллюстрирующие общие закономерности воздействия птиц на беспозвоночных. В отличие от рассмотренных ранее трофических связей, значение которых анализировалось по отношению к природным и измененным деятельностью человека лесам, оценка хищничества дается без такого разделения. Вызвано это сходством механизмов, регулирующих размеры изъятия жертв в ненарушенных и преобразованных человеком лесах. Особенно относится это к кормодобывающей деятельности насекомоядных птиц.

Формализация задачи с помощью графической модели позволяет выделить три типа экологических ситуаций, характеризующих взаимосвязи хищника и жертвы (рис. 25).

Пологий отрезок AB (до перегиба) отражает пессимальную трофическую обстановку, при которой энергозатраты на добычу данного корма не компенсируются энергией, получаемой в результате его потребления. В этом случае незначительное увеличение плотности населения жертвы не влияет на интенсивность ее использования, которое более или менее случайно.

Отрезок между точками B и C соответствует наиболее распространенному положению, при котором увеличение запасов доступ-

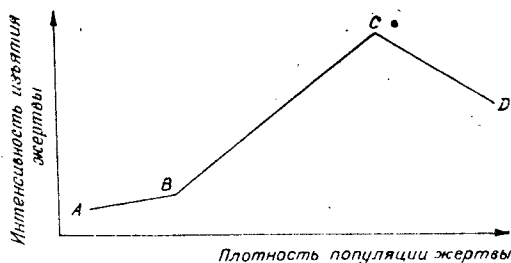


Рис. 25. Основные типы зависимости между обилием жертвы и ее использованием.

ных кормов ведет к росту интенсивности их потребления. Ниже точки максимального значения *C* увеличение численности потребителей ограничивают факторы, не связанные с питанием. Замена кривой отрезками прямых сделана в целях упрощения.

Реальность такой модели была показана Д. Джиббом [Gibb J., 1966] на примере синиц и гусениц бабочки *Ernarmonia conocolana*, Д. Коплином (Koplin D., 1972) — для дятлов и короедов. Последний пример особенно характерен. При низкой численности короедов (1000 личинок на 0,4 га) дятлы использовали этот корм как дополнительный, и воздействие их выражалось изъятием 20% личинок. Увеличение плотности последних до 160 тыс. на 0,4 га обусловило рост численности дятлов и повышение интенсивности изъятия до 85%. Дальнейшее нарастание плотности жертвы привело к снижению относительного изъятия личинок, причем численность дятлов почти не увеличилась. Как в описанном, так и в других подобных случаях интенсивность изъятия возрастала до тех пор, пока условия питания сохраняли значение лимитирующего фактора. Этими типами трофических ситуаций характеризуется не лес в целом, а отдельные его компоненты, которые рассматриваются как однородные места кормодобывания экологически близких групп птиц или других животных.

Число работ, позволяющих на конкретном количественном материале охарактеризовать положение отрезка *AB*, ограничено (табл. 62).

В перечисленных ситуациях более интенсивному потреблению кормовых объектов препятствует их высокая рассредоточенность. Относится это также к распределению поверхности питания. При значительном расстоянии между изолированными небольшими по площади местами кормежки птицы их почти не обследовали (см. приведенные ранее материалы в гл. I). Подобные случаи, при которых использование тех или иных кормов нецелесообразно, широко распространены в природе. Однако их количественная оценка сопряжена с рядом трудностей [Шварц С. С., 1967, 1973]. При общей благоприятной трофической обстановке малочисленные кормовые объекты могут не использоваться из-за перемеще-

Количественная характеристика кормовой базы, не обеспечивающей положительный энергетический кормодобывания

Корм	Потребители	Обилие корма	Интенсивность изъятия	Автор
Еловый лубоед	Дятлы	Около 1 тыс. личинок на 0,4 га	20 %	Korlin D., 1972
Гусеницы <i>Egnaetonia conopsea</i>	Синицы	10 шт. на 50 шишек	Случайное изъятие	Gibb J., 1966
Личинки хрущей	Скворец	Менее 150—200 экз/м ² верхнего слоя почвы	То же	East R., Pottinger P., 1975
Короеды	Дятлы	4 экз/дм ² коры	»	Королькова Г. Е., 1963
Беспозвоночные	Синицы	На подросте для обнаружения одной потенциальной жертвы исследователь затрачивает $83 \pm 9,2$ с	Изъятие контрольного корма 0,4—0,3% сутки	Собственные данные
Клопы-щитники	Большая синица	Менее 1,0—1,2 экз. на 100 листьев березы	Изъятие 0,2% контрольного корма в сутки	То же
Пауки и другие беспозвоночные	Синицы	Зимняя заселенность стеблей лудинка до 15%	Случайное изъятие	»

Увеличение численности кормящихся на земле насекомоядных птиц по мере роста обилия беспозвоночных, Центральная Якутия

Биотоп	Численность беспозвоночных, шт./м ²	Вес, мг/м ²	Численность птиц, особей на 10 га	Вид птиц
Сосняк беломошнотолокнянковый	$3,3 \pm 0,4$	$34 \pm 4,2$	$2,0 \pm 0,4$	Пятнистый конек
Лиственничники	$6,6 \pm 0,8$	$67 \pm 7,3$	$5,7 \pm 0,6$	Жулан, оливковый дрозд, пятнистый конек
лиминасовые и брусничные	$12,8 \pm 1,8$	$220 \pm 29,3$	$40 \pm 7,0$	Лесной и пятнистый коньки, азиатский бекас, сверчки, жулан
Опушка мелколиственно-лиственничного насаждения и аласа	$11,0 \pm 1,9$	$195 \pm 24,4$	$40,9 \pm 9,2$	Лесной и пятнистый коньки, азиатский бекас, жулан.
Сенокосы и лесные поляны				

Примечание. Осмотр 1 м² проводился 3 мин. Цифры отражают только количество беспозвоночных, находившихся сверху на лесной подстилке.

ния птиц на участки с еще более благоприятными условиями питания. Но это не означает, что относительно необильный корм не может обеспечить положительного энергобаланса кормодобывающей деятельности. В таких случаях важным показателем реального недостатка корма служит повышение численности птиц при улучшении условий питания. Причем происходить оно должно не за счет миграций, а благодаря более успешному выживанию и размножению местных популяций [Королькова Г. Е., 1963; Корлин Д., 1972; Владышевский Д. В., 1974]. К сожалению, учесть это обстоятельство при проведении полевых исследований удастся далеко не всегда.

Приведем еще один пример, иллюстрирующий свойства рассматриваемой модели. Ранее было показано, что использование того или иного элемента биотопа при низкой численности беспозвоночных-жертв минимально. Увеличение их обилия ведет к росту численности кормящихся птиц (табл. 63).

Дрозд Наума и рябинник в показатели численности не включены, так как их пища в период наблюдений на 78—87% состояла из ягод толокнянки и брусники. Увеличение обилия беспозвоночных, как и следовало ожидать, ведет к повышению численности и видового разнообразия птиц-потребителей. Леса Якутии бедны как птицами, так и беспозвоночными, в этих условиях у пернатых маловероятно появление избыточной кормовой базы. Поэтому рост количеств птиц-потребителей происходил за счет достаточно специализированных насекомоядных видов.

Иная ситуация складывается при избыточной кормовой базе. Так, в нижнем течении Ангары весной после первых появлений

веснянок на поверхности льда их поедали только белые трясогузки — наиболее специализированные береговые птицы. Эти насекомые отличались высокой заметностью и неспособностью к ускользанию. Поэтому даже при низкой плотности — 1 экз. на 100 м трещин (по отношению ко всей поверхности льда — менее 1 экз/га) — веснянки полностью использовались. В этом случае специфические свойства жертв обусловили положение отрезка *AB* асимптотически близко к оси абсцисс (см. рис. 25).

По мере увеличения обилия веснянок возрастало видовое разнообразие кормящихся ими птиц. Все чаще на льду этих насекомых ловили свиристели, вороны, сойки, лесные и другие виды коньков, юрки, чечетки, синехвостки, различные пеночки и дрозды. Такое разнообразие потребителей наблюдалось при плотности веснянок 2—3 экз. на 1 м трещин и выше. По-видимому, этот параметр можно считать количественной характеристикой точки *C* для данной трофической ситуации. В период массового лета ряд специализированных деидрофильных птиц (московка, длиннохвостая синица, малый дятел, кукушка, белоспинный дятел и др.) кормились этими насекомыми только в лесу, не вылетая на поверхность льда.

Сходные закономерности отмечены при использовании птицами майских хрущей. Их минимальная численность (встречи единичных экземпляров) наблюдалась в Нижнем Приангарье. Обычным компонентом рациона эти жуки были у скворцов, которые, несмотря на значительную пластичность, наиболее приспособлены к кормодобыванию на поверхности почвы с помощью зондирования ее верхнего слоя. В Киевской области, где майский хрущ — массовый вредитель и число жуков в период лета определяется сотнями на одно дерево, их постоянно поедали 15 видов птиц и менее регулярно — еще 10 видов. Под Красноярском при количестве хрущей порядка 1—2 десятков на одно дерево средней величины ими кормилось 4 вида пернатых (скворец, рябинник, ворона, сорока). Как и в других местах, наиболее интенсивно этих жуков использовали скворцы.

Увеличение доступности жертв по мере повышения плотности их популяций — обычное явление, отмеченное многими исследователями (Дементьев Г. П., 1951; Лэк Д., 1957; Королькова Г. Е., 1963; Иноземцев А. А., 1978; и др.). На этом основана важная положительная обратная связь между обилием корма и уровнем его потребления. Таким образом, мы возвращаемся к уже рассмотренному тезису о зависимости размеров изъятия от соотношения плотности населения хищника и жертвы. Однако в классических моделях рассматривается регуляторная роль хищника в связи с его репродуктивными возможностями, т. е. способностью за счет усиленного размножения «догнать» многочисленную популяцию жертвы. В данном случае имеет место принципиально иное положение — увеличение видового разнообразия хищников-потребителей, которые переключаются на ставших доступными

массовых жертв. Этот процесс регулируют другие механизмы, основанные на специфических особенностях насекомых и позвоночных.

Большая часть насекомых отдельные циклы развития проходят на разных элементах биотопа. Формы, зимующие в подстилке, в районах с устойчивым снежным покровом становятся временно недоступными для птиц. Если предположить, что в период развития доступной фазы тот или иной вид обеспечивал повышенную успешность размножения своих врагов из числа позвоночных, то в течение остального периода жизни они вынуждены находить другие корма. Нет никаких оснований полагать, что количество последних окажется повышенным и обеспечит выживание более многочисленной популяции. Более того, как отмечает Д. Лэк [Lack D., 1968], именно в пегнездовой период трофический фактор чаще всего старовится лимитирующим. Это положение легко объяснимо — у зимующих беспозвоночных резко снижается доступность, заметность и биомасса. Сложившиеся в летнее время благоприятные условия питания лишь в немногих случаях сохраняются зимой. Это характерно для дятлов, поедающих насекомых-ксилофагов, сов, питающихся мелкими грызунами.

Наиболее распространенными представляются ситуации, при которых птицы ограничивают численность вредных насекомых благодаря повышению доступности интенсивно размножающихся жертв. В результате число питающихся ими видов возрастает, что ведет к повышению интенсивности изъятия. Очевидно, оно окажется тем большим, чем выше видовое разнообразие и обилие животных-потребителей.

Другой важный параметр, влияющий на использование такого массового корма, — увеличение длительности его потребления. Как правило, она увеличивается при повышении численности жертв. Связано это не только с повышением растянутости тех или иных фаз развития, но и с более быстрым привыканием животных к новому корму.

Увеличение доступности происходит не только благодаря росту численности жертвы в пределах свойственного ей элемента биотопа, например веснянок на поверхности льда или клопов-щитников на листьях березы. Беспозвоночные по мере повышения плотности их населения все чаще встречаются в нехарактерных местах — веснянки залетают в глубь леса, гусеницы, полностью оголив ветви, падают на землю и перемещаются к соседнему дереву, поднимаясь по стволу в его крону. Во время таких перемещений они становятся доступными для тех позвоночных, которые неспособны кормиться на ветвях (млекопитающих, специализированным птицам-наземникам). Все это приводит к существенному увеличению размеров использования.

Логичный итог изучения воздействия птиц и млекопитающих на беспозвоночных — определение зависимости между размером изъятия отдельных видов и обилием животных-потребителей.

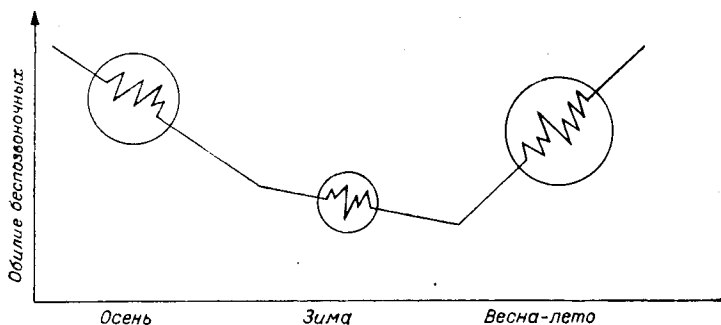


Рис. 26. Сезонная динамика кормовой базы насекомоядных птиц.

Затем для разных точек отрезка *BC* (см. рис. 25) должны быть найдены показатели увеличения интенсивности изъятия, при котором прекращается рост численности жертвы. Завершающим этапом будет разработка мероприятий, обеспечивающих соответствующее обилие потенциальных потребителей. Сложность таких исследований очевидна, и приступать к ним следует путем «нащупывания» принципиальных возможностей решения задачи.

Высказанные соображения позволяют остановиться на анализе параметра $\frac{N}{V_t}$ (обилие корма в единице объема за единицу времени) применительно к беспозвоночным и птицам. Кормовую базу насекомоядных птиц можно представить в виде следующего графика (рис. 26).

В теплое время года неблагоприятные погодные условия сходным образом влияют на большую часть беспозвоночных, особенно из числа обитателей верхних ярусов растительности. Это вызывает кратковременные ухудшения условий питания птиц-крупных. Изменение обилия отдельных видов насекомых в результате особенностей их развития (гибель имаго после откладки яиц, окукливание гусениц в лесной подстилке и т. п.) может существенно влиять на трофическую обстановку в сообществах с бедным составом беспозвоночных, где отдельные многочисленные насекомые служат основным кормом птиц. По мере увеличения разнообразия энтомофауны флуктуации условий питания уменьшаются.

Эти соображения подтверждаются обширными эмпирическими данными о численности птиц в лесных сообществах с разным составом энтомофауны. Как уже отмечалось, она оказывается наиболее богатой в насаждениях с преобладанием дуба, где и зарегистрирована наибольшая плотность птичьего населения. Таким образом, при прочих равных условиях повышение разнообразия кормов улучшает трофическую обстановку, увеличивает воздействие на популяции жертв и нагрузку на поверхность питания. Выска-

занные соображения не новы, однако они указывают на возможные пути повышения воздействия птиц на беспозвоночных. Рассмотрим доводы в пользу такой возможности.

ВОЗМОЖНОСТЬ ЭФФЕКТИВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ПТИЦАМИ ЧИСЛЕННОСТИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Основной довод в пользу птиц как достаточно эффективного регулятора численности беспозвоночных связан с оценкой роли трофического фактора. Из тезиса о его ведущем значении следует, что в природе широко распространены ситуации, при которых сохранившаяся часть населения жертвы не обеспечивает положительный энергобаланс кормодобывающей деятельности потребителей. Предполагается, что эти «остатки населения» не создают угрозы массового размножения, разрушения сообщества или не приносят значительного экономического ущерба.

Измерение этого «остатка», как показано ранее, сопряжено с большими трудностями. Обширные литературные данные свидетельствуют об изъятии одних видов на уровне процентов и долей процента, других — десятков процентов [см. обзоры, Королькова Г. Е., 1963; Иноземцев А. А., 1978]. Объясняется это разными условиями использования различных кормов.

Для анализа потенциальных возможностей воздействия птиц на популяцию жертв мы применили показатель «трофической нагрузки» (P). Под ним подразумевается количественная оценка вероятности обнаружения птицами кормовых объектов на данной поверхности питания (элементе биотопа) за единицу времени. Кроме плотности популяции потребителей «трофическая нагрузка» зависит от особенностей их кормодобывающей деятельности, свойств корма и субстрата, на котором он находится. В общем виде

$$P_t = \frac{S_t}{S}, \quad (11)$$

где S — поверхность питания на участке, осваиваемом потребителями; S_t — поверхность, обследуемая за единицу времени. Параметр P_t включает в себя информацию о свойствах кормовых объектов, субстрата и численности потребителей.

При расчете нагрузки на некоторую популяцию x используется показатель τ_x — время, проводимое жертвой на поверхности питания. Например, для веснянок на поверхности льда это — несколько дней, а для зимующих открыто яйцекладок: 150—200 дней.

Сравнивая эту формулу с приведенной ранее (3), легко заметить, что первая $\left(n_{\tau, m} = \frac{\sum_{i=1}^M \frac{4}{3} \pi \frac{\tau}{t_{R, i}} R_i^3 m_i}{V_{\tau}} \right)$, относящаяся к

кормодобыванию в кронах деревьев, является частным случаем.

Так, $n'_{\tau, m}$ соответствует P , $S = V_{\tau}$ и $S_t = \sum_{i=1}^M \frac{4}{3} \pi \frac{\tau}{r_{R,i}} R_i^3 m_i$.

Наиболее удобным субстратом для определения «трофической нагрузки» оказалась поверхность стволов. Наблюдения проводились в Нижнем Приангарье в июне 1971 и 1972 гг. на участке перестойного сосново-осинового древостоя с сомкнутостью 0,5. Поверхность стволов обследовали почти исключительно большие пестрые дятлы, численность которых составляла 40—60 пар на 100 га. Кормодобыванием птицы занимались 13—15 ч в сутки (в зависимости от погоды). На обследование стволов и ветвей затрачивалось около 10 ч в сутки. Средние затраты времени на обследование полсы длиной 1 м составляли $4,9 \pm 0,48$ с (с учетом остановок на скоевывание добычи). Обследуемая полоса имела ширину около 20 см. Таким образом, птицы затрачивали на обследование 1 м^2 округленно 25 с.

В течение светлого времени суток обследованная поверхность равнялась:

$$\frac{36000 \text{ с}}{25 \text{ с/м}^2} = 1440 \text{ м}^2.$$

По данным Л. К. Позднякова и других (1969), в сосняках, близких по таксационной характеристике тем, в которых проводились наши работы, площадь стволов и сучьев составляет около 2 га/га. Следовательно, на участке, занимаемом парой дятлов, поверхность питания составит около 40 тыс. м^2 . Можно предположить, что интенсивность изъятия открыто расположенного доступного корма на этой поверхности составит $\frac{3,0 \text{ тыс. м}^2/\text{сут}}{40 \text{ тыс. м}^2} \cdot 100\% = 7,5\%$ в сутки.

Реальность этих данных проверена путем наблюдений за использованием доступного контрольного корма (усачей р. *Strongalia*). Мертвые жуки размещались на стволах сосен и осин с помощью клея БФ. На трех участках со средней плотностью дятлов 50 пар на 100 га было расклеено 200, 300 и 300 жуков. Учет использования проводился в период выкармливания птенцов. Размер изъятия колебался в пределах 3,1—6,8% в сутки. Таким образом, полученные показатели оказываются довольно близкими.

Подобные же наблюдения были проведены в ненарушенном спелом зеленомошном пихтарнике. Там главными потребителями находившихся на стволах беспозвоночных также были большие пестрые дятлы, плотность населения которых составляла около 10 пар на 100 га. Кроме того, со стволов корм изымали другие дятлы (желна и трехпалый). Численность их колебалась в пределах 1 пары на 100 га.

В отличие от сосняков в пихтачах кроны состоят преимущественно из тонких ветвей, и дятлы на них почти не кормятся. По-

Скорость изъятия птицами контрольного корма на ветвях деревьев и кустарников

Место размещения корма	Кормовой объект	Размеще- но объек- тов, шт.	Время наблюдо- ний	Изъятие, % в сутки	Численность птиц кормильцев, шт/10 га
<i>Нижнее Приангарье</i>					
Сосняк высокоствольный, в куртинах черемухи на листьях у толстых ветвей	Долгоносики, 2—3 мм. Черные пунарин мух до 5 мм	100	Июнь	2,3—4,3	7,2—11,0
Там же, на листьях на концах тонких ветвей	Пунарин мух	100	»	3,5	»
Там же, на толстых ветвях (темных, маскирующих)	Те же, долгоносики Пунарин мух	100 100	» »	0,2—0,3	»
Там же, на ольховнике на листьях у толстых ветвей	Те же, долгоносики	100	»	0,9—2,9 0,6	»
Зрастающая гарь, на ветках красной смородины	Пунарин мух	100	»	4,6—6,5	»
Пихтач зеленомошный, на охвоенных ветвях подроста пихты	Куколки муравьев	150	Июль	3,1—5,5	33—52
Там же, на неохоженных ветвях подроста пихты	Куколки муравьев	150	Август	0,3—0,7	3,7—5,8
			Август	4,2—5,6	3,7—5,8
<i>Окрестности Красноярска</i>					
Березняк крупноствольный, на концах свисающих побегов, на листьях	Пунарин мух	180	Июль — август	0,9—1,3	4,5—8,7
Там же, на ветвях в 1—2 м от ствола (на белом контрастном фоне)	»	160	»	5,7—10,3	»

верхность стволов составляет округленно 1 га/га [Поздняков Л. К. и др., 1969]. Проведя такие же расчеты, как и в предыдущем случае, получим показатель «трофического давления» на уровне изъятия 3% в сутки. Наблюдения за использованием контрольного корма (тех же усачей, что и в предыдущем случае) дали показатели изъятия, равные 2,0—2,8 и 1,8—2,0% в сутки (по 300 жуков на двух участках).

«Трофическую нагрузку» в кронах деревьев определить значительно сложнее. Этот элемент биотопа отличается повышенной неоднородностью, его населяют разные виды птиц, которые характеризуются различным стереотипом кормодобывающей деятельности. В кронах по тонким облиственным и охвоенным ветвям многим птицам неудобно передвигаться, поэтому можно ожидать, что там нагрузка на поверхность питания окажется меньшей, чем на толстых сучьях или стволах. Опыты по размещению контрольного корма подтверждают это предположение (см. табл. 64, 3).

Эти данные проверяются с помощью приведенной ранее формулы [3].

Для осуществления такой проверки были получены следующие материалы, характеризующие кормодобывающую деятельность разных групп птиц-кронников (табл. 65).

Т а б л и ц а 65

Параметры кормодобывающей деятельности основных групп птиц-кронников

Вид и группа видов	Затраты времени на 10 перемещений, с	Дальность бросков за добычей, см	Затраты времени на кормежку, ч
Поползники	$26 \pm 2,0$	$17 \pm 4,3$	В среднем для всех видов в период гнездований 10 ч в сут
Большая синица, москворезка, пухляк	$30 \pm 1,8$	$22 \pm 3,8$	
Славки	$31 \pm 2,7$	$20 \pm 1,0$	
Зяблик	$32 \pm 2,1$	$22 \pm 2,1$	
Кукша	$34 \pm 3,0$	1—3 м	

Время, проводимое птицами в одной точке, варьирует от 1—2 до 5—6 с и определяется величиной поверхности, которая подвергается осмотру. Округленно для всех видов принимаются затраты на одно перемещение в 3 с. Среднее расстояние обнаружения корма, по-видимому, значительно больше дальности бросков за добычей. В случаях, когда имеется избыточная кормовая база и потребляется предпочитаемый корм, среднее расстояние обнаружения возрастает [Владышевский Д. В., 1978]. В период сбора материалов для указанной работы птицы использовали гусениц пядениц, клопов-щитников, пауков, т. е. относительно крупную добычу. При обычных условиях питания поедаются находящиеся

в непосредственной близости от птиц мелкие беспозвоночные, за которыми делаются броски на небольшое расстояние.

Птицы, кормящиеся в кронах, за день делают около 12 тыс. перемещений, связанных с кормодобытанием ($\frac{3600 \text{ с} \cdot 10 \text{ (ч)}}{3 \text{ с на 1 перемещение}} = 12 \text{ тыс.}$).

В Нижнем Приангарье в перестойных сосновых лесах в период размножения обитает около трех птиц-кронников на 1 га [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1976]. Следовательно, на этой площади за сутки птицы в кронах делают порядка 36 тыс. перемещений.

Определить площадь хвои, листвы, ветвей, осматриваемых птицей с одной точки, сложно. Мелкие синицы, кормясь на сухих ветвях, с одного места осматривают 10—20 см². В кронах лиственных пород этот показатель возрастает на порядок. Ориентировочно принимаем его на уровне 100 см². При таких придержках птицы за день осматривают 36·10⁵ см², или 360 м². В случаях, когда добычей служат крупные пасекомые, значительно возрастает дальность их обнаружения и осматриваемая с одной точки поверхность — до нескольких тысяч квадратных сантиметров. Очевидно, скорость изъятия такого более заметного корма будет значительно выше. Так, в 1978 г. в период подъема численности пивовой волнянки ее крупные бабочки, размещенные на серых, контрастно окрашенных по отношению к насекомым ветвях, изымались птицами со скоростью 12,8—27,5% в сутки. Этот показатель был значительно выше темпов изъятия клопов-щитников или куколок муравьев. Опыты проводились в одних и тех же местах с постоянным составом и численностью птиц-потребителей.

В Приангарье в крупнотравных сосняках, где проводились наши учеты, площадь ветвей, хвои, листвы составляет 5—9 га/га [Поздняков Л. К. и др., 1969]. Следовательно, при питании мелкими беспозвоночными птицы осматривают 0,4—0,7% всей поверхности питания, на которой находится этот корм. Приведенные расчеты очень ориентировочны, однако ошибка на порядок представляется маловероятной. Указанный показатель нагрузки на поверхность питания близок размерам изъятия контрольного корма, расположенного в неудобных для его добычи местах (см. табл. 64).

Наши исследования проводились в таежных лесах с низкой численностью птиц. В широколиственных древостоях обилие перелетных гораздо выше. Правда, там увеличивается фитомасса крон и листвы, однако в гораздо меньшей степени, чем возрастает обилие птиц. Этот вопрос подробно рассмотрен в гл. IV.

Длительность жизни в кронах насекомых на разных стадиях развития колеблется в больших пределах. Для наиболее доступной птицам личиночной стадии характерны средние сроки порядка 3—5 нед [Бей-Биенко Г. Я., 1971]. На основании приведенных материалов можно предположить, что при тридцатидневном пе-

риоде доступности птицы могут изъять в наиболее удобной для кормежки внутренней части кроны более половины личинок, лишенных защитных приспособлений. В периферической части кроны этот показатель снижается в несколько раз, часто почти на порядок. Поскольку повышение численности жертвы ведет к увеличению ее доступности и изъятия, можно предположить, что естицы имеют существенное регуляторное значение для беспозвоночных. Очевидно, реализовываться оно может лишь в пределах отрезка BC (см. рис. 25), т. е. до тех пор, пока обилие корма не стало избыточным. С другой стороны, все приведенные расчеты справедливы лишь для жертв, не приспособившихся к избеганию нападений птиц. Такое положение является исключительным и наблюдается в случаях, когда доступные беспозвоночные обитают на используемой птицами поверхности питания небольшой промежуток времени (несколько дней). В наиболее распространенных ситуациях фактическое изъятие будет равно показателю «трофического давления», умноженному на некоторый, обычно неизвестный показатель доступности (β) и время нахождения жертвы на данной поверхности питания (τ_x). В обычных условиях птицы далеко не всегда в состоянии сдерживать нарастание численности насекомых. Это объясняется рядом факторов, анализ которых представляет очевидный интерес.

ФАКТОРЫ, ПРЕПЯТСТВУЮЩИЕ ЭФФЕКТИВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ПТИЦАМИ ЧИСЛЕННОСТИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Из тезиса о лимитирующем значении условий питания в зимнее время следует, что летом в период гнездования птицы с избытком обеспечены кормом. Использование последнего в норме не достигает уровня, при котором энергобаланс кормодобывающей деятельности становится отрицательным. Таковым он оказывается главным образом в результате снижения доступности беспозвоночных под влиянием погодных факторов. Плотность же населения потенциальных жертв существенно не меняется. В таких случаях воздействие на них со стороны пернатых минимально.

О том, что в широко распространенных экологических ситуациях птицы используют очень небольшую часть беспозвоночных, имеются сведения в ряде работ [Лэк Д., 1957; Bruns H., 1961; Gibb J., Betts M., 1963; Иноземцев А. А., 1978]. Данные о высоком проценте изъятия относятся либо к зимним кормам, либо к слабо защищенным видам насекомых, что отмечают упомянутые авторы.

В специфических условиях насыщенных птицами дубрав и садов Молдавии очень высокое изъятие беспозвоночных отметили И. М. Ганя, М. Д. Литвак (1976). Данные этих авторов суммированы в табл. 66.

Использование птицами беспозвоночных в дубравах Молдавии

Год	Обилие животных	В период гнездования		Изъятие за 90 дней, %
		Контроль	Опыт	
1966	Птицы	40	77	48,8
	Беспозвоночные . .	12,3	6,3	
1967	Птицы	51	102	12,5
	Беспозвоночные . .	95,3	83,4	
1968	Птицы	36	60	50,8
	Беспозвоночные . .	6,3	3,1	
1969	Птицы	30	62	50,0
	Беспозвоночные . .	5,8	2,9	

Примечание. Обилие птиц приводится в особях/га, беспозвоночных — млн. экз/га.

Птицы в Молдавии населяют леса с плотностью, превосходящей соответствующий показатель для Сибири на порядок. К тому же широколиственные леса гораздо удобнее для кормодобывания, чем хвойные.

Сведения о значительном изъятии птицами отдельных видов чешуекрылых опубликованы Г. Е. Корольковой (1963). Отмечено оно было на участках с очень высокой естественной плотностью гнездования — до 20 пар/га.

Логично предположить, что использование жертвы на 30—50% может снизить ее обилие до уровня, при котором кормодобывающая деятельность становится неэффективной. С другой стороны, маловероятно, чтобы изъятие в пределах нескольких процентов (что отмечает большинство авторов), привело к такому же результату.

Исследователи, занимавшиеся привлечением птиц в дубравы (см. обзоры: Познанин Л. П., 1957; Зимин В. Б., 1973), не зафиксировали снижения успешности размножения при увеличении плотности гнездования. Происходить это может лишь в случаях, когда имеются избыточные запасы пищи. О наличии таких запасов свидетельствуют также опыты К. Н. Благосклонова (1964) по перемещению искусственных гнездований. То, что на не занятых ранее участках птицы из перемещенных гнездовий выкармливали птенцов успешно, также свидетельствует об избыточных запасах корма.

Второй негативный довод связан с низкой доступностью многих беспозвоночных. Основные жертвы птиц — гусеницы, жуки, пауки — обитают на растениях или поверхности почвы от нескольких недель до нескольких месяцев и в течение этого времени могут подвергаться нападению пернатых. Как уже отмечалось,

при доступности этих беспозвоночных на уровне контрольного корма изъятие на соответствующих фазах развития могло бы достигать десятков процентов. То, что его фактический размер обычно гораздо меньше, объясняется эффективными защитными приспособлениями. Многие насекомые при обнаружении их птицами не подвергаются нападению, что обуславливает хорошо известную избирательность питания пернатых [Иноземцев А. А., 1963]. По нашим наблюдениям, в норме не подвергаются нападению следующие группы беспозвоночных: голые слизни (основной потребитель — певчий дрозд); насекомые с предупреждающей окраской; волосатые гусеницы; дневные бабочки (нерегулярно поедают многие птицы); пауки впау тинных сетях; муравьи (основные потребители — седой, зеленый, большой пестрый дятлы, вертишейка, отчасти — тетерев); жалящие перепончатокрылые; личинки листоедов и пилильщиков (нерегулярно едят многие птицы); гусеницы в свернутых листьях, минующие гусеницы, гусеницы в паутинных гнездах.

У всех видов более или менее выражены локомоторные реакции. Покоящиеся стадии развития имеют надежную механическую защиту или находятся в труднодоступных птицам местах. Ранее (см. гл. I и II) рассмотрен ряд ситуаций, снижающих доступность беспозвоночных. Все это обуславливает их пониженное изъятие в сравнении с контрольным кормом. К сожалению, крайне недостаточная изученность эффективности защитных приспособлений беспозвоночных позволяет дать этому явлению лишь ориентировочную качественную оценку [Владышевский Д. В., 1978]. В частности, как по литературным данным [Рожков А. С., Реймерс Н. Ф., 1958; Королькова Г. Е., 1963; и др.], так и по нашим наблюдениям, к видам с эффективной защитой относится такой серьезный вредитель леса, как сибирский шелкопряд, а также другие представители этого семейства.

По мере повышения надежности защитных приспособлений снижается число птиц, которым доступен соответствующий вид беспозвоночного. В результате такие виды испытывают пониженное влияние со стороны пернатых. По мере роста численности хорошо защищенных форм увеличения количества их потребителей не происходит или происходит относительно медленно, достигая максимальных показателей при очень высокой плотности населения жертв, которые разрушают лесное сообщество. Очевидно, в таких случаях регуляторная роль хищников несущественна.

Третий негативный довод связан с высокой потребностью птиц в пище в период размножения. В это время взрослым особям приходится добывать в несколько раз больше корма, что связано с выкармливанием птенцов. Поэтому резко возрастает тот уровень его обилия, ниже которого кормодобывающая деятельность пернатых не обеспечивает положительного энергобаланса птичьего населения. Как уже отмечалось, такие явления чаще всего вызы-

вают неблагоприятные погодные условия. Кроме того, подобное положение нередко наблюдается в олиготрофных местообитаниях [Владышевский Д. В., 1974].

В этих случаях деятельность птиц не может существенно мешать популяции жертвы выйти за точку *C* (см. рис. 25), после чего регуляторная роль хищников резко ослабевает.

Четвертый довод имеет более частное значение. Он основан на ограниченных возможностях птиц концентрироваться в местах повышенной плотности жертвы в период гнездования. В результате интенсивность ее изъятия нарастает недостаточно быстро для того, чтобы сдерживать увеличение численности. Основная масса вредителей леса — насекомые-филлофаги. Как правило, у них наиболее доступные для птиц стадии развития (гусеницы и куколки) приходится на первую половину лета, т. е. на период гнездования пернатых.

Все перечисленные негативные доводы относятся к теплomu времени года. Они свидетельствуют о недопустимости оценки птиц как фактора, регулирующего численность беспозвоночных в целом. У последних в процессе эволюции возникли самые разнообразные адаптации против естественных врагов. Эффективность этих адаптаций непостоянна, она меняется в зависимости от конкретной экологической обстановки, специализации хищника к тому или иному виду жертв. Среди последних очень многие в обычных условиях для птиц труднодоступны. Разумеется, могут быть и обратные ситуации, при которых воздействие на беспозвоночных может быть повышенным. Такие ситуации в большинстве случаев имеют частное значение.

ФАКТОРЫ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ ПОВЫШЕНИЮ ИЗЪЯТИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ЖЕРТВ

Среди параметров, определяющих размер изъятия жертвы, очевидно его линейная зависимость от длительности периода потребления. Он оказывается очень длительным в холодное время года.

Потребление беспозвоночных зимой. В этот период птицы могут оказывать на их численность гораздо более существенное влияние, чем в теплое время года. Объясняется это следующими обстоятельствами.

1. Широким распространением ситуаций, при которых трофический фактор становится лимитирующим в связи с истощением потребителями кормовой базы.

2. Снижением потребности в корме и, как следствие этого, уменьшением величины «неиспользуемого остатка».

3. Длительным периодом потребления беспозвоночных, зимующих над поверхностью снега.

В результате многие виды, доступные птицам в холодное время года, подвергаются весьма интенсивному воздействию (табл. 67).

Использование птицами беспозвоночных в холодное время года

Кормовой объект	Потребители	Интенсивность изъятия за зиму, %	Место наблюдений	Автор
Ложнощитовки	Большая синица, лазоревка	90	Венгрия	Тигсек F. 1957
Короеды	Дятлы	42—46	Телермановские дубравы	Королькова Г. Е., 1963
Насекомые-ксилофаги	»	80—90	Разные пункты	Иноземцев А. А. 1965, обзорные данные
Зимующие беспозвоночные	Все птицы	Почти полное использование	Англия	Cibb J., 1954
Черный пихтовый усач	Желна	50	Нижнее Приангарье	Наши данные
Яйца тлей (на хвое сосны)	Синицы	27—32	Красноярская лесостепь	» »
Пупарии мух-саркофагов (открыто размещенные на ветвях и стволах)	Поползень, синицы, дятлы	100	То же	» »
Гусеницы боярышницы (зимуют в паутиных гнездах)	Синицы	19,0	Окрестности Красноярска, сады	» »

Причины различной интенсивности изъятия очевидны — открыто расположенных незащищенных беспозвоночных птицы поедают гораздо быстрее, чем личинок насекомых-ксилофагов, находящихся под корой и в древесине.

Весьма высокой оказывается эффективность такого защитного приспособления, как паутиные гнезда зимующих гусениц [Федотова К. М., 1957; Королькова Г. Е., 1963]. При общей благоприятной трофической обстановке незначительно использование мелких спорадично расположенных кормовых объектов, например яиц тлей. Таким образом, в некоторых случаях даже беспозвоночные, зимующие открыто на ветвях или хвое, могут испытывать со стороны птиц сравнительно небольшое воздействие.

Использование беспозвоночных на удобном для кормодобычания субстрате. Возможность добычи корма, находящегося на разном субстрате, существенно различается. Наблюдения за питанием птиц и скоростью изъятия контрольного корма позволяют описать ряд ситуаций, благоприятствующих охоте на беспозвоночных.

1. Изъятие рябинниками беспозвоночных на пешеходных дорожках. Наблюдения проводились под Красноярском в березнике

травянистом. Учет кормящихся птиц с рассвета до 8—9 ч показал, что на дорожках рябинники встречались в 26—39 раз чаще, чем среди травы. Скорость изъятия контрольного корма (жуков-щелкунов), размещенных на дорожках, составляла 4,9—10,3% в час (5 опытов по 30 жуков в каждом). При прямых визуальных наблюдениях пять раз было зафиксировано поедание выложенного корма дроздами и один раз — зябликом. Среди травы из 70 размещенных жуков за все время опыта изъято только 2 экз.

В 1978 г. при проведении такого же эксперимента с ивово-воллянкой, основными потребителями которой были сорока и зяблик, показатель изъятия на опушке достигал 73% в сутки, в березняке: 30—43, и под пологом сосняка, где кормящиеся на земле птицы встречались единично, 3—5% в сутки. Среди травы скорость изъятия бабочек не превышала 1,5% в сутки.

2. Изъятие беспозвоночных на свежих (не покрытых мхом) стволах ветровальных деревьев. Опыт проводился в сосновых лесах Нижнего Приангарья. На стволах упавших сосен и осин за все время было размещено 138 жуков (усачи рода *Strongalia*, сосновые долгоносики, шестизубый короед). Наблюдения проводились в июне—июле. Скорость изъятия составляла 13,3—17,9% в сутки. На двух стволах, изолированных капроновой сетью, сохранились все жуки (20 экз.). В сети обнаружен запутавшийся большой пестрый дятел.

3. Использование контрольного корма, находящегося на бревнах в воде вдоль берега Ангары. В июле на этом субстрате было размещено 145 жуков (шестизубый короед). Скорость их изъятия в ранние утренние часы составляла 14,3—27,2% в час. Непосредственно отмечено девять случаев склевывания короедов белыми трясогузками и два раза — перевозчиком. Все использовавшиеся в опыте бревна потеряны при сплавке леса, т. е. представляли собой антропогенный элемент биотопа.

4. Использование веснянок с поверхности льда при их низкой численности. Наблюдения проводились в низовьях Ангары. При низкой численности этих насекомых — до 1 экз. на 10 м, трещин, из которых взрослые особи выползали на лед, скорость их изъятия по прямым визуальным наблюдениям составила 3,8—16,2% в час. Всего зарегистрировано 97 случаев поедания (81 — белыми трясогузками, 10 — воронами, 6 — дроздами). Легко ловили птицы также летящих веснянок.

5. Скорость изъятия пластинчатоусых жуков на тропах и дорогах. Наблюдения проводились под Киевом в лесопарковых насаждениях за птицами, использовавшими майских хрущей. Всего было зарегистрировано 186 случаев поедания этих жуков (149 — скворцом, 11 — вороной, 6 — удоом, 3 — черным дроздом, 3 — дубоносом, 3 — поползнем, 3 — домовым воробьем, по 2 раза — седым и большим пестрым дятлом и по одному разу еще четырьмя видами птиц). За это же время на дорожках учтено 87 живых (уползающих) жуков. Среди живого и мертвого напочвенного

покрова птицы, кормившиеся хрущами, встречались в 17—32 раза реже, чем на дорожках.

Сходное положение отмечено на Карпатах при наблюдениях за птицами, поедавшими лесных навозников. Эти жуки были многочисленны на скотопрогонных дорогах. Там их поедали дрозды — белозобый, певчий и деряба. Скорость изъятия жуков, размещенных на дорогах (213 экз.), составляла 9,2—16,3% в сутки. Опыт проводился в течение недели сразу же после прекращения выпаса скота, в первых числах сентября.

Места размещения жуков приурочивались к опушкам. Другой пример интенсивного изъятия корма, расположенного в 30—50 м от границы с насаждением, относится к галечниковым отмеям Ангары. Там скорость изъятия куколок муравьев трясогузками достигала 10% в час (куколки размещались у уреза воды).

Рассматривая приведенные данные, легко заметить, что наиболее характерные, широко распространенные в лесу элементы биотопов — ветви, листья, живой и мертвый напочвенный покров, не оказываются в числе мест, характеризующихся повышенной доступностью кормов. Как правило, наиболее высокой скоростью изъятия пищевых объектов характеризуются элементы биотопов антропогенного происхождения. Поэтому маловероятно, чтобы в ненарушенных лесах беспозвоночные часто попадали на субстрат, характеризующийся особо неблагоприятными защитными свойствами и подвергались там повышенному воздействию со стороны птиц.

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА БИОЦЕНОТИЧЕСКУЮ РОЛЬ НАСЕКОМОЯДНЫХ И ХИЩНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Повышенная частота массовых размножений в искусственных насаждениях была отмечена еще Ф. Арнольдом (1895). В настоящее время появилось много публикаций, объясняющих это явление [Руднев Д. Ф., 1959; Гримальский В. И., 1964; Падий П. П. и др., 1965; Рафес П. М., 1968]. Среди вызывающих его причин существенную роль играет снижение физиологической устойчивости дерева против повреждений. Кроме того, ухудшаются условия существования естественных врагов насекомых-филлофагов. Так, в насаждениях младших возрастов вследствие высокой сомкнутости не развиты живой напочвенный покров и подлесок, что ухудшает кормовую базу так называемых индифферентных видов. Из-за низкой численности последних ухудшаются условия питания многоядных хищников и паразитов. В результате последние не оказывают существенного воздействия на вредных растительоядных беспозвоночных.

Своеобразная экологическая ситуация складывается в местах массовых размножений некоторых вредителей: в частности волнянок. Их хорошо защищенных от позвоночных гусениц исполь-

зуют немногие птицы (кукушки, большой пестрый дятел, иволга, большая синица). В то же время другие насекомые-филлофаги в таких местах малочисленны. Поэтому большая часть птиц находит там неблагоприятную трофическую обстановку, что ведет к снижению их обилия. Благодаря антропогенным нарушениям лесов такие ситуации сейчас стали, по-видимому, более обычным явлением. Другие неблагоприятные для птиц изменения экологической обстановки рассмотрены в отдельной работе [Владышевский Д. В., 1975].

Таким образом, с одной стороны, происходит улучшение условий питания многих насекомых-фитофагов и с другой, — ухудшение экологической обстановки у их естественных врагов. Снижение регулирующей роли последних человек стремится компенсировать направленными воздействиями — химическими и другими истребительными мероприятиями, улучшением экологической обстановки для птиц. Все это позволяет считать, что антропогенные факторы приводят к уменьшению первоначального биоценотического значения хищничества и паразитизма. Такая общая оценка не исключает появления специфических ситуаций, при которых роль рассматриваемого фактора возрастает. Это положение иллюстрируется примерами, которые были получены при изучении воздействия хищников на позвоночных-жертв.

Антропогенные факторы оказывают существенное отрицательное влияние на специализированных хищников из числа позвоночных. Численность их в современном преобразованном ландшафте ниже, чем в природных ненарушенных местообитаниях. С другой стороны, благодаря деятельности человека значительно возросло обилие пластичных многоядных форм, особенно врановых. В отличие от специализированных хищников они нападают преимущественно на птенцов и детенышей, регулярно разоряют гнезда. В отдельных случаях ощутимой оказывается хищническая деятельность таких видов, как сойка, полчок, серая крыса. Несколько существенно различие в воздействии на структуру популяции жертвы специализированных хищников и пластичных позвоночных-эврифагов свидетельствуют следующие данные (табл. 68).

В современном антропогенном ландшафте численность ворон и сорок возросла во много раз. Например, в сплошном лесном массиве Беловежской пуши эти птицы отсутствовали. Вдоль границ с неизмененными речными поймами гнездились единично. В природно-антропогенном ландшафте, примыкающем к заповедной территории, плотность населения ворон составляла 2—5 и сорок 3—12 пар на 100 га. Сходные закономерности отмечены в Нижнем Приангарье. Ненарушенные таежные леса эти птицы заселяли вдоль крупных рек, сороки гнездились только у сенокосов и пастбищ. В то же время окрестности населенных пунктов и расположенный южнее лесопольный ландшафт был повсеместно заселен обоими видами.

Возрастная структура жертв, добываемых специализированными и многоядными хищниками в различных ландшафтах

Места наблюдений	Отмечено случаев гибели		Винновники гибели	
	взрос- лых птиц	яиц и птен- цов	взрослых птиц	яиц и птенцов
Ненарушенные леса вдоль Ангары	97	9	Чеглок	?
Охраняемые леса вдоль субальпийских лугов Карпат	83	22	Тетеревит- ник, переле- зняк	Канюк, пол- чек
Поля и окружающие их насаждения, Киев- ская область, Прикар- патье	112	243	Перелест- ник, чеглок	Ворона, со- рока, собака, домашняя кош- ка

Изменение воздействия хищников на копытных также заклю-
чается в снижении роли крупных форм, главным образом волка
и рыси, и увеличении значения более пластичных видов, включая
одичавших собак. В качестве примера подобного явления может
быть приведена динамика численности косули в Беловежской пу-
ще и изменение структуры ее популяции под воздействием лисицы
и других зверей [Владышевский Д. В., 1968]¹.

В целом наши наблюдения подтверждают высказывание
В. П. Теплова (1956) о широком распространении ситуаций, при
которых многочисленный пластичный хищник может стать основ-
ным регулятором численности второстепенных жертв. Экологи-
ческой предпосылкой таких явлений служит отсутствие зависи-
мости между обилием таких хищников и плотностью населения
их второстепенных жертв. В ненарушенных сообществах такое
положение наблюдается гораздо реже.

Повышенное воздействие может быть также следствием ухуд-
шения условий существования жертвы. Классическим примером
такой ситуации служит экологическая обстановка для специали-
зированных растительноядных насекомых в смешанных насажде-
ниях. В этом случае в поисках корма насекомые вынуждены пере-
мещаться на значительные расстояния, подвергаясь во время та-
ких перемещений повышенной опасности нападения со стороны
хищников.

Снижают защитные свойства местообитаний ряд специфических
антропогенных воздействий. Например, беглые низовые пожары,
при которых выгорает ветошь травянистых растений. К сходным

¹ В настоящее время возросла численность и увеличилось влияние волка
на диких животных.

результатам приводит сенокосение, интенсивный выпас скота, сгребание лесной подстилки, разработка ветровала и бурелома. В целом же подобные воздействия более характерны для сельскохозяйственных угодий.

ГЛАВА VIII

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОЦЕНКИ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ КОРМОДОБЫВАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Биогеоценотическое значение кормодобывающей деятельности птиц и млекопитающих определяется тремя основными параметрами — количеством использованного корма, показателем его долевого изъятия по отношению к общему запасу, последствиями этого изъятия для популяции жертвы или всего сообщества. Связь между первыми двумя параметрами очевидна, поэтому они рассматриваются одновременно. Сложнее установить последствия изъятия, которые зависят не только от его размеров, но и ряда других факторов, в том числе и трудноучитываемых.

Анализ последствий использования кормов проводится для основных их групп, имеющих общих потребителей, а в ряде случаев — для отдельных видов кормовых объектов.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОЗВОНОЧНЫМИ ОСНОВНЫХ ГРУПП КОРМОВЫХ ОБЪЕКТОВ

В выводах ко второй главе уже рассматривались закономерности использования разных групп кормов в зависимости от их свойств. Сейчас этот же вопрос анализируется с учетом особенностей животных-потребителей, прежде всего — их численности и ее изменений.

Абсолютное количество использованного корма определяется плотностью населения питающихся им позвоночных. Этот показатель в свою очередь связан с условиями питания. Их улучшение ведет к росту численности животных и увеличению использованию кормов. Поскольку беспредельно плотность населения возрастать не может, увеличение изъятия в конце концов также прекращается. Максимальным оно оказывается в случае, когда многочисленные потребители выедают всю доступную пищу, т. е. трофический фактор в течение некоторого времени оказывается лимитирующим. Одновременно для всех видов позвоночных такого положения, как правило, не бывает. В то время как численность одних видов ограничивает запас доступных кормов, плотность населения других лимитируют факторы, не связанные с трофическим. Эти сооб-

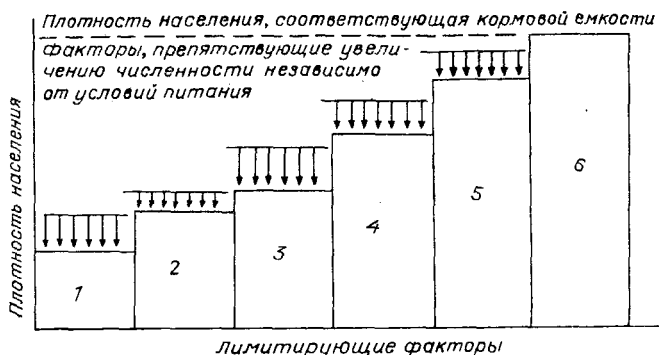


Рис. 27. Схема действия лимитирующих факторов на плотность популяций разных групп позвоночных.

ражения могут быть суммированы в виде следующего правила: чем больше время, в течение которого позвоночные испытывают лимитирующее воздействие трофического фактора и чем выше обилие таких позвоночных, тем большим оказывается относительное изъятие кормов за это время.

Иллюстрирует высказанное положение рис. 27, который помогает уточнить возможности экстраполяции конкретных данных о размерах изъятия кормов.

Положение, соответствующее графе 6, означает, что некоторая группа животных использует запас корма до уровня, ниже которого энергобаланс кормодобывающей деятельности оказывается отрицательным. Логично предположить, что при сходных экологических ситуациях этот остаток — относительно постоянная величина. В таких случаях экстраполяция допустима.

Группы животных, численность которых ограничивают другие факторы (см. графы 1—5), также потребляют некоторое количество корма. Однако оно мало зависит от величины доступной части его запаса и в каждом конкретном случае может характеризоваться разными показателями. В этом случае экстраполяция приводит к существенным ошибкам. Их можно устранить при учете такого труднозамеряемого параметра, как разница между фактической численностью животных-потребителей и той, которая соответствовала бы кормовой емкости местообитаний.

Вероятность возникновения ситуаций, при которых животные-потребители испытывают лимитирующее воздействие трофического фактора, существенно различается при использовании разных групп кормовых объектов.

Корм
Побеги, поедаемые
зимой

Вероятность появления ситуаций, при которых происходит истощение кормовой базы
Обилие корма изменяется медленно, благодаря чему численность животных-потребителей успевает достичь уровня, соответствующего кормовой емкости местообитаний. В результате запасы корма истощаются

Сочные плоды, охотно поедаемые семена

Беспозвоночные, поедаемые зимой

Беспозвоночные, поедаемые летом

Корм характеризуется высокой привлекательностью, поэтому при неурожаях потребители быстро используют его запасы

Высокая пищевая ценность и относительное постоянство обилия беспозвоночных позволяет животным-потребителям поддерживать численность на уровне, соответствующем емкости кормовой базы. Последняя используется почти полностью

Разрыв между скоростью роста численности (биомассы) жертв и потребителей делает обычными ситуации, при которых хищники избыточно обеспечены кормом. Истощения его запасов, как правило, не происходит

У каждой группы кормовых объектов существенно различается механизм связей с животными-потребителями. Поэтому наиболее типичные случаи следует рассмотреть отдельно.

Побеги, поедаемые в холодное время года. Условия питания побегами закономерно изменяются по мере развития растительных сообществ. На эти долговременные изменения накладываются флуктуации, связанные с погодой (характер снежного покрова, засухи в период вегетации). В частности, именно снежный режим вызывает миграции копытных.

Частота появления ситуаций, при которых из-за истощения кормовой базы лимитирующим становится трофический фактор, определяется следующими условиями. Когда $\frac{\bar{M}}{M_1 x} \approx 1$, истощение кормовой базы происходит ежегодно. Здесь $\bar{M}$ — численность животных-потребителей, соответствующая кормовой емкости местообитаний; M_1 — фактическая численность; x — темп ее восстановления, % в год. При больших спадах численности или медленном ее восстановлении условие $M k x \approx \bar{M}$ может выполняться спустя k лет (репродуктивных циклов). Истощение кормовой базы может происходить только через k лет.

В настоящее время нередки ситуации, при которых $M k x$ не достигает значения $\bar{M}$, что обусловлено постоянным действием отрицательных факторов, не связанных с условиями питания. Эти отрицательные факторы могут быть как антропогенного, так и естественного характера. Примером первых может служить систематический перепромысел, вторых — хищники, не позволяющие растительной фауне достигнуть уровня, соответствующего емкости кормовой базы.

Семена и сочные плоды. Отличаются ежегодными изменениями обилия, в связи с чем у животных, использующих эти корма, появились различные приспособления к неустойчивой кормовой базе.

1. Полифагия. Наблюдается у грызунов, хищников-полифагов, кабана и ряда других зверей. Животные, относящиеся к этой группе, относительно оседлы, при недостатке семян и сочных пло-

дов используют другие кормовые объекты. Вынужденные смены рациона приводят к снижению численности потребителей.

2. Способность к широким кочевкам в поисках корма. Характерна для зерноядных и плодоядных птиц, белки. Несовершенство этого приспособления в широком распространении ситуаций, при которых неурожаи охватывают большие площади и животные не находят мест с достаточным количеством пищи.

Специфические особенности рассматриваемой группы кормов и их потребителей приводят к отсутствию параметра $\bar{M}_m$, который заменяется показателем $M_{t,m}$ [см. 6], являющимся функцией от урожаев предыдущих лет и текущего года. Помимо этого имеется и другой фактор, влияющий на численность зерноядных и плодоядных птиц — мера вероятной концентрации в местах плодоношения [см. 7].

Эти два фактора дают качественную оценку явления, позволяющую сформулировать следующее правило: чем стабильнее плодоношение на том или ином участке и чем меньше относительная площадь такого участка, тем выше вероятность того, что животные-потребители используют там весь доступный урожай. Обычно такое максимальное использование кормов наблюдается в случаях, когда урожай текущего года ниже предыдущего, и гораздо реже — при обратном положении.

Беспозвоночные, поедаемые в летнее время. В отличие от рассмотренных выше кормов потребление беспозвоночных летом происходит одновременно с увеличением их численности и биомассы. Этот процесс регулируется многими факторами и выделить из него значение хищничества птиц и млекопитающих достаточно сложно. Так, имеется много данных о снижении успешности размножения и даже гибели взрослых птиц из-за лимитирующего влияния трофического фактора. Однако вызывалось ухудшение условий питания не выеданием жертв, а другими причинами, чаще всего — неблагоприятными погодными условиями. Вероятность появления таких ситуаций особенно значительна в первую половину лета, когда эффективность кормодобывающей деятельности пернатых должна быть особенно высокой в связи с необходимостью выкармливания птенцов. Причины ухудшения трофической обстановки в этом случае связаны как с гибелью части беспозвоночных, так и с изменением их образа жизни — перемещением в укрытия, снижением подвижности. Это резко снижает возможность обнаружения добычи. Такие явления чаще наблюдаются в высокогорье. Для равнинных лесов они нехарактерны. В целом же наши материалы еще раз подтверждают уже упоминавшееся высказывание Д. Лэка [Lack D., 1968] о достаточно благоприятных условиях питания птиц в летнее время и лимитирующем значении для них этого фактора в период зимовки.

Механизмы, определяющие потребление позвоночных-жертв, во многом сходны с таковыми рассмотренными для беспозвоночных. Основная масса птиц и зверей избегает пападений благодаря

криптическим приспособлениям и эффективным локомоторным реакциям. Возможность реализации этих приспособлений во многом зависит от конкретной экологической обстановки. Поэтому число птиц и зверей, попадающих в неблагоприятные условия и оказывающихся жертвами хищников, определяется, с одной стороны, плотностью населения тех и других¹, и с другой — флуктуациями доступности жертв.

Таким образом, можно выделить три основные группы факторов, препятствующих использованию кормов до уровня, при котором кормодобывание становится неэффективным.

1. Непостоянное в разные годы количество корма и запаздывающая реакция со стороны животных-потребителей на изменение его обилия.

2. Кратковременные флуктуации доступности под влиянием погоды и перемещения кормовых объектов с одних элементов биотопа на другие.

3. Не связанные с условиями питания ограничения численности потребителей, которые препятствуют ее увеличению до уровня, соответствующего кормовой емкости местообитаний.

Действие первых двух групп факторов сходно по своему механизму, однако для популяций жертв они имеют разное значение. В первом случае при запаздывающей реакции на ухудшение трофической обстановки истощение запасов корма очень вероятно, во втором оказывается тем меньшим, чем больше флуктуаций доступности, снижающие численность потребителей и гораздо меньше влияющие на популяцию жертвы.

Третья группа факторов хотя и не исключает истощения запасов корма до уровня, при котором кормодобывание становится неэффективным, однако делает такое положение маловероятным.

Соотношение между доступным потребителям и абсолютным запасом корма. Само по себе снижение обилия жертв до уровня, не обеспечивающего положительный энергобаланс кормодобывающей деятельности, еще не свидетельствует о существенном воздействии на популяцию жертв. Например, в случаях, когда доступна очень небольшая ее часть, воздействие неизбежно оказывается незначительным. Поэтому несомненный интерес представляет определение характера зависимости между обилием кормов и их доступностью. Здесь может быть три принципиально разные ситуации.

1. После увеличения обилия корма до уровня, обеспечивающего положительный энергобаланс кормодобывания, дальнейший рост численности жертв (кормовых объектов) приводит к пропорциональному увеличению их доступной части. Характерно это

¹ Этот параметр входит в модели взаимоотношений хищник — жертва, в то время как другой, также достаточно существенный, как правило, остается неучтенным [Исаев А. С. и др., 1978].

для семян, сочных плодов, безпозвоночных в покоящихся стадиях, трупов животных. Описывается простым выражением $n = \beta b - c$, где n — доступная часть корма; b — обилие корма; c — постоянная, соответствующая обилию корма, не обеспечивающему положительного энергобаланса кормодобывания.

2. Увеличение доступности жертв происходит быстрее, чем возрастает плотность их населения. Описывается формулой: $n = \beta b + \beta_1 \Delta b$, где β — показатель доступности при плотности населения жертв b , соответствующей емкости субстрата с оптимальными защитными свойствами; β_1 — показатель доступности для жертв, вынужденных в связи с ростом их численности (Δb) жить в условиях пониженной защищенности от хищников.

3. Величина доступной части кормов (в абсолютных показателях) мало зависит от их обилия. Такое положение может иметь место по отношению к кормовым объектам с биохимической защитой, которые используются в некоторой пропорции к неядовитым. В этом случае долевое изъятие $n^1 = \frac{b'}{zn(b)}$, где b' — корм с биохимической защитой; b — основной «неядовитый» корм; z — долевое участие ядовитого корма в рационе; $n(b)$ — изъятие основного корма.

Как правило, в рационе позвоночных долевое участие жертв с биохимической защитой составляет несколько процентов, в то время как в природе они многочисленны, поэтому использование таких кормовых объектов незначительно и относительно постоянно в каждом сообществе.

При ситуации, описанной в пункте 1, вероятность использования основной массы корма по отношению к его абсолютному запасу наиболее велика, что и подтверждает эмпирические данные. Во втором случае эту вероятность определяют связанные с плотностью популяции показатели доступности. В третьем — истощение запасов потенциальных кормовых объектов маловероятно.

Зависимость между специализацией потребителей и использованием кормов. Выше мы проанализировали лишь те регулирующие изъятие механизмы, которые связаны со свойством корма. Существенное значение имеют биологические и экологические особенности его потребителей. Так, общей закономерностью является повышенное использование кормов более приспособленными к ним видами позвоночных. Чем меньше тот или иной потребитель приспособился к использованию данного корма, тем выше должно быть обилие последнего для обеспечения положительного энергобаланса кормодобывания. Этот тезис может быть формализован в виде следующего графика (рис. 28).

На первый взгляд может показаться, что наиболее жесткую регуляцию осуществляют монофаги, поскольку они оставляют неиспользованными минимальный остаток. Однако реализация этой возможности может быть осуществлена лишь при определенном условии — устойчивой кормовой базе и соответствующей ей

Рис. 28. Изменение численности видов-потребителей в зависимости от обилия их кормов.

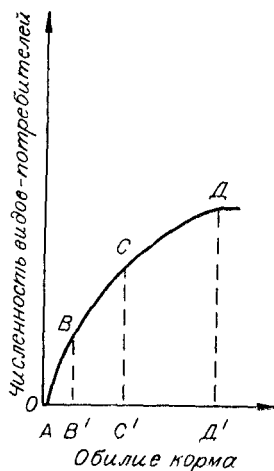
ОА — обилие корма, не обеспечивающее положительный энергобаланс кормодобывания; АВ' — обилие, при котором корм могут использовать только узкоспециализированные к нему виды; В'С' — возросшее обилие, позволяющее использовать корм видам-олигофагам; С'Д' — еще более высокое обилие, при котором корм используют все способные питаться им виды.

плотности потребителей. При большой изменчивости обилия кормов запаздывание не позволяет специализированным видам осуществлять достаточно жесткую регуляцию. В этом случае важную роль начинают играть пластичные виды, которые переключаются на массовые корма. Такое переключение также осуществляется с некоторым запаздыванием, однако оно незначительно и связано с перестройкой кормодобывающей деятельности. В то же время запаздывание монофагов вызывается низким темпом их размножения или медленной концентрацией на участках, богатых кормом.

Таким образом, узкоспециализированным видам позвоночных принадлежит главная роль в регуляции жертв с относительно постоянной численностью и эффективными против неспециализированных видов защитными приспособлениями. Чем сильнее и нерегулярнее изменения обилия корма, тем большее значение в сглаживании пиков численности приобретают позвоночные-эврифаги. В последнем случае эффективность регуляции тем выше, чем больше насыщенность местообитаний такими многоядными животными.

Подтверждением первого тезиса служат взаимоотношения хищников и копытных в ряде районов нашей страны, второго — ограниченные возможности птиц предотвращать всплески массовых размножений насекомых в лесах умеренного пояса.

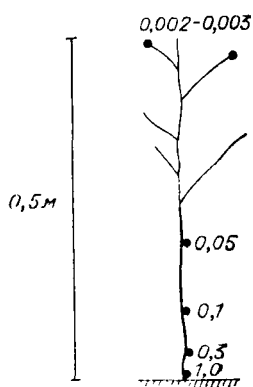
Полученные выводы представляют значительный интерес, в связи с чем целесообразно рассмотреть вопрос о возможности их распространения на другие группы животных-полифагов. Пами он изучался для муравьев рода *Formica*. Исследователи, анализирующие хищническую деятельность этих насекомых, отмечают, что возможность добычи ими таких жертв, как гусеницы зеленой дубовой листовертки, личинки пилильщиков и прочего, зависит от подвижности, заметности и места расположения добычи. По нашим наблюдениям, голые гусеницы листоверток и пядениц, находящиеся на листьях трав, для муравьев рода *Formica* малодоступны. Эти жертвы в момент прикосновения к ним хищника (ощупывания усиками) падают с листа или стебля, повисая на паутине. Так, в эксперименте, при котором провоцировался кон-



такт муравьев с этими гусеницами, только в двух случаях муравьи *Formica aquilonia* успели захватить добычу и падали вместе с ней. Те же виды гусениц на поверхности лесной подстилки смогли избежать нападения и захвата после первоначального контакта всего в 18% случаев (50 опытов в каждом варианте).

Другие жертвы (науки, долгоносики, клопы-щитники, гусеницы березовой хохлатки и пр.) также подвергались наиболее результативным нападениям на почве или подстилке и были почти недоступны для муравьев рода *Formica* на растениях. Сказанное особенно относится к паукам, которые после контакта с муравьями энергично убегали и, взобравшись на растения напочвенного покрова, затаивались.

Следующий фактор, определяющий захват жертвы, — это возможность группового нападения. Все относительно крупные беспозвоночные легко «отбиваются» от одиночных муравьев. Причем защитные реакции у представителей разных групп специфичны. Кокценеллиды, клопы-щитники, многие долгоносики замирают и после прекращения нападения хищников продолжают движение, вползая на растения напочвенного покрова. Муравьи обычно легко оставляют этих насекомых. Щелкуны отбрасывают муравьев с помощью щелчков, часто на расстояние порядка 20 — 25 см. Гусеницы отбиваются посредством резких изгибов тела. Сильно опущенные гусеницы в одних случаях на попытки нападения внешне не реагируют, в других — останавливаются. Эти беспозвоночные оказываются добычей муравьев после нескольких десятков контактов. Очевидно, лишь небольшое число таких жертв оказывается на тропах муравьев и подвергается нападению достаточно большого их числа².



Наблюдения за распространенным лесных рыжих муравьев показывают, что у них основным местом добычи корма служат поверхность лесной подстилки, отмершие части растений, деревья. Подобно тому как частота обследования птицами периферической части кроны значительно ниже, чем ее внутренних частей, так и у этих муравьев почти выпадают из зоны охоты растения напочвен-

Рис. 29. Закономерности использования кормовых объектов муравьями *p. Formica* на травянистых растениях. (0,1 — вероятность использования корма, находящегося у основания растения).

² Крупных голых гусениц совок, березовой хохлатки (2,5—3,5 см) муравьи *F. polyctena* начинали транспортировать после 20—40 контактов, сопровождавшихся нападениями. Для волосатых гусениц ивовой волнянки этот показатель возрастал до 50—60 контактов, семиточечных божьих коровок — 35—50 контактов. Примерно таким же был этот показатель для щелкунов средних размеров.

ного покрова. Схематически вероятность обнаружения имеющихся там кормов иллюстрирует рис. 29.

Вероятность обследования муравьями находящегося над почвой субстрата зависит от соотношения между периметром основания обследуемого предмета и поверхностью его надземных частей, а также высоты расположения кормового объекта.

Как эти, так и другие наблюдения, в частности за скоростью использования муравьями контрольного корма [Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П., 1976], свидетельствуют об общности механизмов воздействия этих насекомых и птиц на популяции жертв. В обоих случаях доступная потребителю часть популяции оказывается незначительной, хотя причины этого и различны.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ КОРМА

В приведенном выше анализе близкие группы кормовых объектов рассматривались как внутренние однородные. Следующая степень анализа — выявление закономерностей, определяющих использование отдельных видов жертв (кормовых объектов).

У позвоночных существует два способа кормодобывания. Основной — обследование поверхности питания при равномерном или скачкообразном передвижении. Второй, наблюдающийся только у хищников, — подстерегание движущейся добычи. В первом случае кормодобывающую деятельность характеризует следующая схема (рис. 30).

Вероятность поедания того или иного объекта определяется его заметностью и доступностью. Траектория движущегося кормящегося животного зависит от многих обстоятельств (свойств субстрата, используемого для передвижения, сигналов, свидетельствующих о более высокой вероятности обнаружения корма на участке, защищенности кормящегося животного от неблагоприятных факторов и пр.).

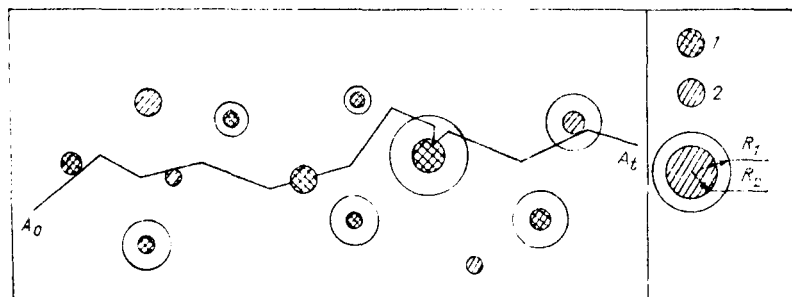


Рис. 30. Схема кормодобывающей деятельности насекомоядной птицы. 1 — предпочитаемый корм, всегда подвергается нападению, 2 — дополнительный (вынужденный) корм; R_2 — среднее расстояние обнаружения корма; R_1 — средняя дистанция нападения; A_0, A_t — длина траектории движения птицы за время t .

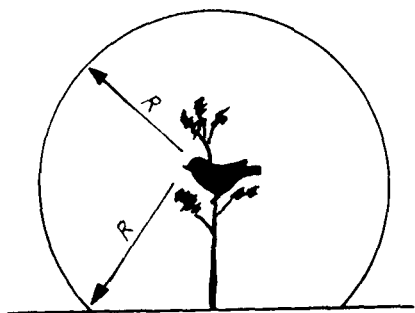


Рис. 31. Схема охоты птицы, подстерегающей двигающихся беспозвоночных. R — среднее расстояние броска за добычей.

Схема кормодобывания животных, подстерегающих движущуюся добычу, несколько отличается (рис. 31).

При таком способе охоты число подвергающихся нападению животных — также функция от их заметности и доступности. Причем первый параметр представляет собой отношение $\frac{N_e}{N}$, где N — общее число потенциальных жертв в полусфере с радиусом R , а N_e — число особей, находящихся в движении³.

Неодинаковая ценность и доступность разных кормовых объектов приводят к тому, что даже при общем незначительном изъятии потенциальных жертв отдельные виды корма могут выедаться очень интенсивно. Это обстоятельство имеет большое значение и позволяет рассчитывать на значительную регуляторную роль позвоночных даже в тех случаях, когда общий уровень использования корма невысок. Приведенное высказывание имеет и обратную силу, т. е. в случаях, когда необходимо предотвратить использование каких либо кормовых объектов, должны учитываться их видоспецифические свойства и ситуационные условия потребления.

Все эти соображения, на первый взгляд, достаточно очевидны. Однако их анализ позволяет построить систему иерархии факторов, определяющих использование отдельных групп кормов (табл. 69).

Последовательность перечня факторов соответствует переходу от сообщества, в котором происходит взаимодействие потребителей с кормовыми объектами, к отдельным процессам, регулирующим эти взаимодействия, а затем — оценке параметров, определяющих изъятие отдельных видов жертв (кормов). Очевидно, регуляция их использования может осуществляться тремя путями — изменением общей численности и видового разнообразия животных-потребителей, степенью приближения плотности их населения к кормовой емкости местообитаний, изменением свойств кормовых объектов и условий их потребления.

Каждый из этих путей регуляции имеет свои специфические особенности. Первый может в очень небольшой степени влиять на изъятие отдельного вида корма, который благодаря своим свойствам в разной степени используется различными видами животных.

³ Приведенная схема упрощает реальную ситуацию, так как каждый кормовой объект характеризуется своим параметром R .

Иерархия факторов, регулирующих использование кормов (животных-жертв)

Фактор	Оценка фактора	Его значение для популяции жертв (кормовых объектов)	Возможности управления фактором
Общий уровень насыщенности местообитаний позвоночными	Индекс разнообразия	При высоком обилии потребителей происходит сглаживание пиков численности жертвы, элиминация незащищенных кормовых объектов	Изменение обилия ресурсов, лимитирующих численность позвоночных
Соотношение численности потребителей и состояния кормовой базы	Обилие кормов, численность потребителей	Основной механизм, регулирующий изъятие слабозащищенных жертв	Прямое воздействие на животных-потребителей или изменение условий их существования
Свойства корма (жертвы)	Переменные α , β , τ	Регуляция изъятия отдельных видов жертв (кормовых объектов)	Изменение параметров α , β , τ

Во втором случае соответствие плотности населения позвоночных-потребителей обилию отдельных групп кормов приводит к пропорциональному увеличению их изъятия. В третьем — изменение возможностей поедания отдельных категорий кормовых объектов является наиболее важным моментом как в экологии кормодобывающей деятельности потребителей, так и в эволюции их связи с жертвами. Появление у первых эффективных приспособлений против защитных реакций жертв служило важной предпосылкой биологического прогресса. Очевидно, для последних такое явление имело обратное значение. Эти процессы были мало связаны с общей насыщенностью местообитаний позвоночными или другими «общебиоценопотическими» параметрами.

Высказанные положения имеют не только познавательную, но и практическую ценность. То, что наблюдаемый в природе уровень использования кормов определяется разными причинами, указывает на необходимость его регуляции посредством воздействия на различные факторы. Другими словами, в случаях, когда используется вся доступная часть кормовых объектов, пытаться увеличить размер изъятия посредством воздействия на численность потребителей нецелесообразно. Наиболее рациональный путь в этом случае — влияние на доступность кормов. Наоборот, если низкое изъятие обусловлено несоответствием численности животных значительной кормовой емкости местообитаний, воздействие на потребителей должно быть главным регулятором изъятия корма. В настоящее время управление размеров его изъятия в значи-

тельной степени проводится «наощупь», преимущественно путем воздействия на численность позвоночных.

Как литературные данные, так и наши исследования указывают на эффективность регуляции размеров использования растительных кормов посредством воздействия на численность питающихся ими видов. По отношению к животным кормам такой подход может быть эффективным гораздо реже, и основное внимание следует уделять воздействию на доступность потенциальных жертв.

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА КОРМОДОБЫВАЮЩУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПТИЦ И ЗВЕРЕЙ

Антропогенные преобразования лесов не привели к принципиальным изменениям способов питания и состава кормов птиц и млекопитающих. Новые кормовые объекты, лишенные эффективных защитных приспособлений, появились на полях, в окрестностях населенных пунктов и доступны лишь более пластичным лесным позвоночным. Это оказало существенное влияние на плотность населения соответствующих видов и привело к повышению их численности. В результате возросло воздействие этих животных на кормовые объекты с повышенной доступностью (молодых позвоночных, имаго некоторых насекомых в период размножения). Интенсивность этих воздействий выше в небольших островных насаждениях, окруженных сельскохозяйственными угодьями. Для позвоночных, населяющих большие лесные массивы, а также для специализированных дендрофильных форм, нарушение экологической обстановки в открытом ландшафте существенного значения не имело.

Антропогенные изменения трофической обстановки в лесу проходят в двух основных направлениях.

1. Влияние на обилие доступных кормов.
2. Воздействие на животных-потребителей и условия их жизни вне связи с условиями питания.

В большинстве случаев одни и те же виды животных-потребителей сталкиваются как с теми, так и с другими изменениями трофической обстановки.

Влияние на обилие доступных кормов. Неспецифично и приводит в основном к таким же реакциям животных-потребителей, как и в ненарушенных сообществах.

Воздействие на животных-потребителей. Прямому систематическому воздействию подвергаются охотничьи животные. При перепромысле их численность не соответствует кормовой емкости местообитаний, что приводит к снижению воздействия на запасы корма. При ограниченной добыче и создании благоприятной экологической обстановки происходит рост численности пот-

Антропогенные изменения условий питания ряда групп позвоночных

Группа животных-потребителей	Антропогенное нарушение	Изменение условий питания
Птицы, кормящиеся на почве и подстилке	Появление троп, дорог, просек, минерализованных полос, плужных борозд и площадок под лесные культуры, беглые низовые пожары, сенокосение, выпас скота	Улучшение благодаря повышению заметности корма; снижение вероятности ускользания
Та же	Уборка ветровала, бурелома	Ухудшение из-за неудобства обслеживания живого напочвенного покрова после дождя, снижение защитных свойств мест кормежки
Мелкие млекопитающие	То же	Существенное ухудшение из-за снижения защитных свойств мест кормежки и уменьшения количества подснежных пустот. Исчезновение удобных для передвижения и обзора мест
Копытные	»	Несущественное улучшение благодаря повышению удобства передвижения
Мелкие млекопитающие	Создание посадочных с мертвым напочвенным покровом	Существенное ухудшение из-за низких защитных свойств, отсутствия подснежных пустот

ребителей и истощение кормовой базы. Наблюдается это по отношению к зимним кормам у специализированных видов, главным образом копытных. Это обстоятельство хорошо известно.

На животных-потребителей влияют и другие антропогенные факторы (беспокойство, изменение обилия укрытий, интоксикация в результате применения пестицидов и т. п.). В результате численность тех или иных видов соответственно меняется, что ведет к соответствующим изменениям изъятия кормовых объектов.

Гораздо меньше внимания привлекают антропогенные изменения условий питания в связи с нарушением структуры местообитаний. В формализованном виде эта ситуация может быть оценена

как некоторое отношение двух сумм $\sum_{i=1}^k n_i / \sum_{j=1}^{k_1} n_j$, где k — число элементов биотопа в ненарушенном сообществе; k_1 — в нарушенном; n_i и n_j — изъятие кормов с этих элементов биотопа. Показателем антропогенного воздействия является сравнение абсолютного изъятия корма с «парных» элементов, один из которых испытывает антропогенное воздействие, а другой — нет. В слу-

чаях, когда это отношение $\frac{n_i}{n_j}$ близко 1, изменение условий питания не происходит, при $\frac{n_i}{n_j} < 1$ изменения благоприятны и при обратном положении — неблагоприятны.

Таким путем для ряда групп позвоночных дана качественная оценка возможности использования кормовой базы в лесах, измененных деятельностью человека (табл. 70).

В отдельных случаях могут быть получены данные, характеризующие соотношение $\frac{n_i}{n_j}$. Так, при сравнении интенсивности использования корма на пешеходных дорожках и вне их на участках с естественным покровом $\frac{n_i}{n_j} \approx \frac{1}{10} \div \frac{1}{20}$.

Как перечисленные, так и подобные им изменения нарушают соотношение между абсолютным количеством пригодных в пищу объектов и их доступной потребителям частью. Количественная характеристика этих изменений может быть дана не всегда, поскольку она зависит от большого числа ситуационных факторов. В то же время это явление заслуживает самого пристального внимания, поскольку таким путем можно не только регулировать размер изъятия кормов, но и влиять на условия существования животных-потребителей.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИЗЪЯТИЯ КОРМОВ ПОЗВОНОЧНЫМИ

Этот вопрос рассматривается с двух точек зрения. Первая заключается в оценке последствий изъятия для популяции жертвы. Вторая — в характеристике последствий этого изъятия для всего сообщества.

В первом случае может быть две альтернативные ситуации: либо все съеденные кормовые объекты были «обречены» и их потребление непосредственного значения для жертвы не имело, либо все они должны были бы сохраниться и участвовать в последующей жизни популяции, включая репродуктивный цикл. Стопроцентное выживание или гибель наблюдаются редко. Чаще существует промежуточное положение, при котором одна часть кормовых объектов выжила бы, а другая — погибла.

Сделав допущение о равноценности изъятых потребителями и сохранившихся особей, рассмотрим значение трофических связей позвоночных применительно к каждой ситуации. При «обреченности» всех кормовых объектов последствия прямого воздействия очевидны и заключаются в ускорении деструкции. Сложнее оценить косвенное влияние, которое заключается в том, что увеличе-

ние использования «обреченных» особей способствует повышению численности животных-потребителей. Это в свою очередь приводит к увеличению нагрузки на поверхность питания и росту воздействия на другие группы кормовых объектов.

При противоположной ситуации количественная оценка последствий изъятия прямо пропорционально его размеру. Характеристика наиболее распространенного промежуточного положения сопряжена с рядом трудностей и различается по отношению к разным группам кормов в зависимости от сезона их потребления.

Возможности восстановления численности (биомассы) разными группами организмов после воздействия на них животных-потребителей

Посадочные организмы и их части	Компенсаторские механизмы
	<i>Покоящиеся организмы</i>
Побеги	Восстановление в ближайший вегетационный сезон путем развития из спящих почек. Описывается уравнением $a = nx$
Кора (луб)	Повреждения зарастают неиспользуемым животными калюсом
Семена	Не восстанавливаются, компенсация осуществляется за счет избыточной генеративной продуктивности
Животные, их яйца, личинки, куколки и т. п.	Более успешное выживание в ближайшем репродуктивном цикле благодаря ослаблению действия факторов, зависящих от плотности популяции

Активно функционирующие организмы

Побеги	Восстановление описывается уравнением $a = nx_t$
Генеративные органы	Обладают ограниченными возможностями восстановления, которое наблюдается только в начале вегетации
Проростки	Появление новых проростков за счет урожая следующего года и покоящихся семян
Животные	Повышенное выживание и более успешное размножение за счет снижения отрицательного воздействия факторов, зависящих от плотности популяции. Описывается уравнением $a = Ny - (N - n)y'$

В приведенных уравнениях a — размер восстановленной части популяции жертвы (особи, биомасса); n — изъятая потребителями часть популяции; x — переменная, характеризующая процесс восстановления. В случаях, когда восстановление начинается сразу же после изъятия, оно зависит от времени, когда это изъятие произошло. N — первоначальная численность жертвы; n — показатель ее выживания в популяциях с повышенной плотностью; y' — выживание в популяциях, разреженных вследствие хищничества.

Эти формулы нуждаются в пояснениях. При питании покоящимися организмами время их изъятия прямо не влияет на про-

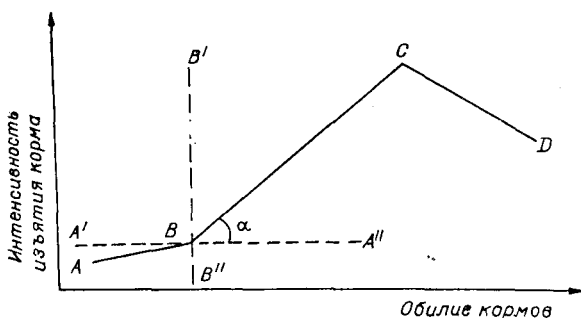


Рис. 32. Общая схема регуляции животными-потребителями обилия кормовых объектов.

цесс последующего восстановления⁴. Значение переменной x в этом случае зависит только от состояния популяции жертвы и условий среды. Яйца птиц, вегетативные части растений восстанавливаются тем успешнее, чем раньше произошло их поедание.

Вопрос о восстановлении численности жертвы, подвергшейся воздействию хищников, является одним из наиболее интересных и должен быть проанализирован подробно (рис. 32).

Ряд параметров, влияющих на поведение системы, был рассмотрен ранее (см. рис. 25). Теперь рассмотрим ряд других ее свойств. Положение точки B зависит от степени специализации животных к данному корму и их численности. Ее движение по прямой $A'A''$ определяется совершенством пищевой специализации. Чем она выше, тем ближе точка B оказывается к оси ординат. Движение параллельно этой оси зависит от численности потребителей, повышение последней вызывает удаление точки от оси абсцисс, т. е. увеличивается размер изъятия. Скорость увеличения размера изъятия определяется углом α . Он возрастает по мере увеличения плотности населения животных-потребителей. Рост плотности населения потребителей и повышение их специализации к корму вызывает смещение точки C вверх и вправо. Очевидно тот же эффект, который вызывает повышение специализации потребителей, может быть достигнут при росте доступности кормовых объектов.

Регуляторное воздействие позвоночных на численность жертв (т. е. изменение интенсивности изъятия корма в зависимости от его обилия) осуществляется в зоне BC . Общая схема регуляции представляется следующей. По мере увеличения численности жертвы возрастает количество питающихся ею хищников и увеличивается абсолютный показатель изъятия. Результат этого может

⁴ В отдельных случаях быстрое использование кормовой базы может привести к резкому снижению численности животных-потребителей, и в последующем они окажут меньшее влияние на своих жертв.

быть двоякий, что объясняет формализация: $a = Ny - (N - n)y'$. При $a < 0$ рост численности жертвы будет продолжаться, при $a > 0$ произойдет обратный процесс. Очевидно, под влиянием хищников система может вернуться в исходное положение (к точке B) только до достижения численностью жертвы положения C .

Проанализируем возможности управления переменными, определяющими параметр a .

Изъятие ($N - n$). Факторы, влияющие на него, рассмотрены в начале главы. К этому следует добавить материалы о возможности регуляции численности потребителей. На примере лесных птиц удалось показать, что плотность их населения зависит от класса бонитета древостоя, его возраста, породного состава, пространственной неоднородности леса. Эти параметры замеряемы и включают в себя такие трудно оцениваемые факторы, как условия питания и защитность. Отдельные специализированные виды используют специфические корма (ягоды, семена тех или иных растений, и т. п.), обилие которых мало или вовсе не зависит от перечисленных параметров. Возможности управления численностью этих животных в большинстве случаев достаточно очевидны, хотя и не всегда технически осуществимы.

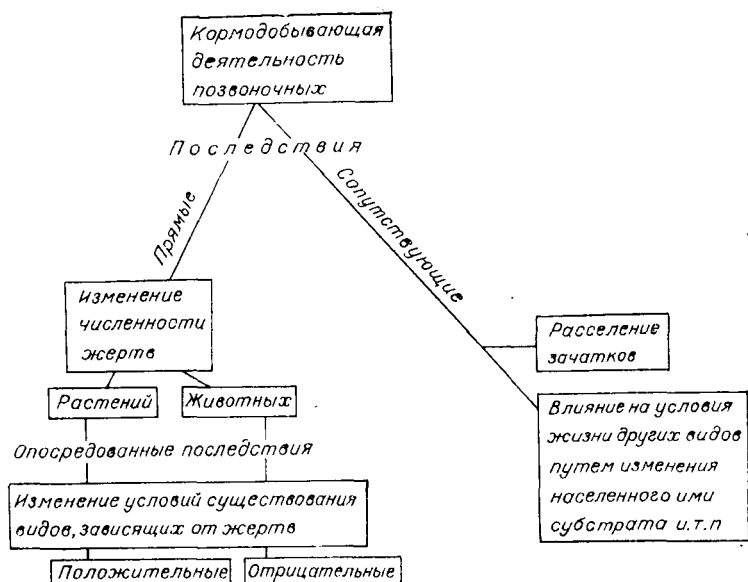
Такие свойства пасаждений, как класс бонитета или возраст, с трудом поддаются регулировке, во всяком случае сейчас трудно рассчитывать на их перестройку с целью изменения условий существования позвоночных⁵.

Поэтому установленные закономерности следует рассматривать как оценку одного из аспектов биогеоценотического процесса. В частности, их надо учитывать при прогнозировании путей развития тех или иных лесных сообществ, поскольку позвоночные могут оказывать существенное влияние на этот процесс.

Повышенное выживание разреженной популяции $[(N - n)y']$. Определяется видовыми особенностями жертв и спецификой факторов, которые регулируют плотность популяций. У беспозвоночных, обладающих огромными репродуктивными возможностями и имеющих много врагов кроме позвоночных, хищничество птиц и млекопитающих может легко компенсироваться. Чем ниже репродуктивные возможности жертвы (и, следовательно, выше выживание), тем меньше разница между y и y' . Это ведет к соответствующему увеличению значения хищничества. В еще более общем виде можно сказать, что для любых жертв значение хищничества определяется интенсивностью действия других факторов, зависящих от плотности популяции.

Место трофических связей позвоночных в структуре сообщества. Структура сообщества характеризуется, с одной стороны, ви-

⁵ Такая перестройка в ограниченных масштабах проводится в охотничьих хозяйствах для создания благоприятных условий для дичи. Регуляция биоценотического значения позвоночных обычно осуществляется путем специальных мероприятий (применение репеллентов, огораживание и т. п.).



И.т.д.

Рис. 33. Биоценотические последствия кормодобывающей деятельности позвоночных.

довым составом и численностью слагающих его организмов и, с другой — взаимодействием между ними. Эти два компонента структуры связаны между собой. Так, видовой состав и обилие отдельных видов определяют характер взаимодействий. Последние в свою очередь влияют на состав сообщества. Оценка места трофических связей и кормодобывающей деятельности в этом процессе усложняется по мере перехода от анализа значения прямых воздействий к опосредованным.

Ранее были рассмотрены прямые воздействия, выражающиеся в изменении обилия и состояния жертвы (кормовых объектов). Следующий этап оценки значения трофических связей иллюстрирует рис. 33.

На этой схеме, как и на приведенной ранее (см. рис. 19), можно до бесконечности увеличивать число звеньев, испытывающих опосредованные воздействия. Характеристика большого их числа слишком сложна и в настоящее время вряд ли целесообразна, поэтому мы ограничиваемся только анализом второго звена биоценотических последствий. Проводится анализ отдельно по отношению к растениям и животным.

Биоценотические последствия выедания растительных кормов. В случаях, когда под влиянием позвоночных формируются растительные сообщества с измененным составом и структурой, биоценотические последствия фитофагии логичнее всего оценивать путем

сопоставления сообществ, испытывших и не испытывших соответствующие зоогенные воздействия. Критерии, по которым может проводиться такое сравнение, достаточно разнообразны. Ими может быть общая продуктивность (количество ассимилированной солнечной энергии), различия в видовом составе и численности живых организмов, нарушения популяционной структуры отдельных видов и пр. Трудностью такого сравнения является сложность получения контрольного варианта. Так, логично предположить, что, если бы ранее в период сукцессии семенной фонд или молодое насаждение не испытали зоогенного влияния, на месте существующего могло быть другое сообщество. Однако нет оснований считать, что за время развития это сообщество не претерпело бы значительных изменений, сгладивших значение первоначального воздействия позвоночных.

Точность оценки первоначального влияния кормодобывающей деятельности на состав сообществ возрастает при сокращении времени между моментом выедания кормов и проявлением последствий этого выедания. Так, в Беловежской пуше изменения в составе растительности, происходящие благодаря питанию копытных, ведут к выпадению из состава насаждений таких ягодных растений, как черника, рябина, крушина, можжевельник, бересклеты. Следствием этого является резкое снижение численности многих плодоядных животных. В более общем виде последствия таких зоогенных изменений состава сообществ можно представить как выпадение соответствующих консорций.

При благоприятных почвенно-климатических условиях место погибших растений занимают другие, обычно — с плеядой сопутствующих им видов животных. При неблагоприятной для растительности обстановке место погибших особей, популяций, синузий может оставаться незанятым.

Для сообществ значение этих явлений не ограничивается пропорциональным изменением «консортивной структуры». Ранее уже подчеркивалось, что менее распространенные виды растений часто оказываются источником дефицитного ресурса. Поэтому влияние их на животных, нуждающихся в соответствующем дефицитном ресурсе, очень значительно. Может быть и противоположное положение. Ресурсами, источником которых служили выпавшие из сообщества растения, животные были обеспечены с избытком. В этом случае биоценотические последствия выедания незначительны. Между этими крайними ситуациями встречается большое число промежуточных. В настоящее время количественная оценка таких явлений может быть сделана лишь ориентировочно для наиболее изученных видов животных.

Для фитоценоза косвенные последствия изъятия растений заключаются как в появлении на их месте других, так и в изменении конкурентных отношений у сохранившихся экземпляров. Например, если на месте пихты, погибшей в результате систематических повреждений копытными, появится спирея, для травянистых

растений это будет безразлично и вызовет изменения в составе живого напочвенного покрова. Такие различия можно обозначить соответствующими символами и написать более или менее сложные формулы. Однако наполнить фигурирующие в них переменные конкретным содержанием в настоящее время вряд ли возможно. Все приведенные рассуждения распространяются и на выедание зачатков. Если вместо одних видов, семена которых съедены позвоночными, появятся другие, это будет сопровождаться для сообщества такими же биоценотическими последствиями, как и выедание всходов, подроста и т. д.

Биоценотические последствия хищничества. Замещение растений, погибших из-за воздействия животных, другими экземплярами того же или иных видов — характерное явление. Такое замещение у животных, особенно у позвоночных, наблюдается реже. Если оно имеется, последствия хищничества оцениваются так же, как и фитофагии. Если же замещения не происходит, принципы оценки изменяются.

При отсутствии хищников часть жертв осталась бы в живых, и они использовали бы некоторую сумму ресурсов, равную $\sum N_n$. Благодаря деятельности хищников эти ресурсы не выедаются и достаются другим потребителям (m). Обычно $\sum N_n > \sum N_m$, т. е. другие потребители используют лишь часть сохранившихся ресурсов. Равенство имеет место при использовании дефицитного ограниченного корма, отличающегося повышенной доступностью (трупов животных, сочных плодов, семян синзоохорных растений). Разница между $\sum N_n$ и $\sum N_m$ является количественной оценкой косвенных биоценотических последствий хищничества. Эти последствия могут быть названы «экономией хищниками ресурсов жертв».

Использование той или иной части этих ресурсов другими животными не может быть для них безразлично. Оно в норме приводит к повышенному выживанию. Это повышенное выживание также может рассматриваться как косвенные последствия хищничества и служить оценкой его последствий.

ВЫВОДЫ

При отсутствии «пресса» хищники наращивают плотность населения до уровня, при котором лимитирующим фактором становятся условия питания. В этом случае интенсивное использование побегов приводит к истощению их запасов и усыханию предпочитаемых видов растений. Регулируется этот процесс двумя параметрами: соответствием численности животных состоянию кормовой базы и флуктуацией ее доступной части. Определяется доступность лимитирующих зимних кормов глубиной снега, изменением состава растительности, фактором беспокойства.

Значение повреждений для растений зависит от количества

использованных побегов и коры, частоты объедания, видоспецифических свойств поедаемых пород, условий их произрастания. Общей закономерностью является повышение устойчивости по мере улучшения экологической обстановки. Лиственные породы в целом устойчивее хвойных.

Значение зоогенной гибели растений для лесных сообществ определяется состоянием последних. В ненарушенных лесах, особенно коренных разновозрастных древостоях, погибшие экземпляры подроста и подлеска даже наиболее повреждаемых пород быстро замещаются. Сам уровень повреждений и частота усыхания невелики, поскольку в сомкнутых насаждениях запасы кормов ограничены, а использование их незначительно. При неизбежных спадах численности животных-потребителей молодые деревца успевают достичь размеров, при которых опасность их гибели от повреждений уменьшается.

При сукцессиях, как естественных, так и антропогенных, доступность кормов возрастает и увеличивается их использование. В результате растительности наносятся существенные повреждения. Их значение определяется составом сообщества. При острой межвидовой конкуренции предпочитаемые животными-потребителями породы отстают в росте и частично выпадают из данного сообщества. Это существенно влияет на состав смешанных насаждений. В чистых молодняках повреждения задерживают смыкание, ведут к увеличению количества фауных деревьев. Однако к заметным изменениям в составе сообщества это обычно не приводит.

Среди параметров, определяющих биоценотическое значение копытных, наиболее управляемым является их численность. В случаях, когда ее ограничения по каким-либо соображениям нежелательны, возможно снижение повреждений за счет «отвлекающей подкормки» из порубочных остатков или посредством специального проведения рубок ухода в зимнее время. Следует также избегать выращивания охотно поедаемых пород в местах зимовок животных.

Огораживание или применение репеллентов могут рекомендоваться в виде исключения, поскольку эти мероприятия дороги и приводят лишь к повреждению других растений вместо защищаемых.

В отличие от вегетативных частей растений семена — более дискретный корм. Интенсивность его использования определяется прежде всего пищевой ценностью одного семечка — количеством содержащихся в нем питательных веществ и степенью их защищенности. При агрегированном распределении зачатков, когда затраты времени на обнаружение одного кормового объекта сокращаются, могут интенсивно использоваться менее ценные семена. Перечисленные факторы являются эволюционной предпосылкой более или менее интенсивного использования этого корма.

В сложившихся сообществах размер изъятия семян определяется величиной доступной потребителям части урожая и соотношением между нею и численностью животных-потребителей. Высокая изменчивость урожайности приводит к постоянному несоответствию этих двух параметров. В результате значительная часть семян не используется.

Интенсивному потреблению зачатков препятствуют особенности их пространственного распределения — опадание после созревания на поверхность лесной подстилки или снега. Там резко снижается заметность этого корма, и для позвоночных-кронников он становится труднодоступным. В то же время для кормящихся на поверхности почвы мелких млекопитающих доступность семян также оказывается невысокой вследствие вмерзания их в мокрый снег, попадания в толстый моховой покров, рыхлую подстилку и т. п. Исчезает агрегированность распределения семян, так как они высыпаются из соплодий и рассеиваются относительно равномерно. Описанные закономерности сходно проявляются в ненарушенных и измененных деятельностью человека лесах. Последние часто отличаются обедненным составом позвоночных-семяеда, в результате интенсивность использования семян снижается.

Несмотря на перечисленные ограничивающие потребление факторы, широко распространены ситуации, при которых позвоночные изымают большую часть не использованных насекомыми семян, что особенно характерно для хвойных пород.

Последствия изъятия зачатков имеют для лесных сообществ разное значение и зависят от состояния последних. В спелых и перестойных лесах рассматриваемая трофическая связь на состояние растительности прямого влияния не оказывает. Во время сукцессий роль карпофагии резко возрастает и может в значительной степени определить состав формирующегося насаждения. При искусственном лесовосстановлении поедание семян утрачивает первоначальное биоценотическое значение и становится экономическим фактором, удорожающим в ряде случаев стоимость проведения лесовосстановительных работ.

Синзоохория и эндозоохория связаны с запасанием семян и поеданием сочных плодов. Позвоночные используют эти корма в большом количестве. При синзоохории поедание семян эволюционно неизбежно, и, хотя их изъятие очень велико, оставшейся в почве и лесной подстилке части урожая достаточно для того, чтобы обеспечить восстановление соответствующих пород. При искусственном лесоразведении высокая привлекательность для позвоночных семян пород, расселяющихся путем синзоохории, становится важным отрицательным фактором.

Эндозоохория имеет для соответствующих видов растений меньшее значение, чем синзоохория, поскольку в расселении и восстановлении ягодных кустарников ведущую роль играет вегетативное размножение. Для деревьев с сочными плодами роль

эндозоохории очень велика, так как они редко образуют сплошные насаждения и обычно встречаются в виде отдельных экземпляров. Такой характер распределения скорее всего связан с зоохорной диссеминацией.

При питании позвоночных животными кормами разного возраста сложность оценки биоценотической роли этой трофической связи, и для ее характеристики приходится использовать такой несовершенный показатель, как изъятие. Интенсивность воздействия насекомоядных животных на популяции жертв определяется следующими параметрами.

1. Возможностью обнаружения жертвы и доступностью после обнаружения.

2. Длительностью периода использования жертвы.

3. Плотностью ее населения.

4. Плотностью населения животных-потребителей¹.

Плотность населения беспозвоночных и их потребителей в значительной степени является свойством того или иного лесного сообщества. В то же время возможность обнаружения жертв, их доступность и длительность периода потребления — видоспецифические особенности.

Механизм регуляторного воздействия позвоночных-потребителей на численность насекомых представляется следующим. Повышение численности потенциальных жертв приводит к освоению ими местообитаний или элементов биотопа с пониженными защитными свойствами. Одновременно все большее число хищников (потребителей) начинает направленно охотиться за более многочисленной добычей. В результате размер ее изъятия возрастает.

Степень повышенного воздействия на более многочисленные виды определяется плотностью населения потенциальных потребителей. Их обилие в свою очередь зависит от абсолютной насыщенности животными того или иного сообщества, эффективности защитных реакций жертв и длительности периода их потребления. Два последних параметра видоспецифичны. Это заставляет оценивать насекомоядных животных не как регуляторов численности беспозвоночных в целом, а применительно к каждому их виду.

Поскольку даже в сообществах с относительно невысоким обилием насекомоядных позвоночных «давления» их на поверхность питания достаточно для обеспечения регуляции численности жертв, главным фактором, ограничивающим размер изъятия, следует считать видоспецифические особенности беспозвоночных.

¹ Основные теоретические положения, иллюстрирующие взаимодействия в системе хищник — жертва, разработаны в энтомологии (см. библиогр. Holling C., 1966; Hassel M., Moran V., 1976; Исаев А. С. и др., 1978). В нашей работе внимание уделяется специфическим особенностям хищничества позвоночных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения экологии кормодобывающей деятельности лесных птиц и зверей выявлены основные закономерности использования ими различных групп кормовых объектов. Сочные плоды, семена растений, расселяющихся путем синзоохории, и трупы животных не имеют надежных защитных приспособлений против поедания. Размеры изъятия этого корма определяются соответствием между его обилием и численностью животных-потребителей.

Все другие используемые в пищу части растений и животные корма имеют более или менее эффективные защитные приспособления против поедания. Общей эволюционно сложившейся закономерностью является повышение надежности защитных приспособлений, с одной стороны, по мере увеличения длительности времени, в течение которого животные используют данный корм, и с другой, — по мере роста отрицательных последствий изъятия для популяции жертвы. Величина изъятия зависит от особенностей пищевой специализации потребителей, соотношения между их численностью и обилием кормовых объектов. Кроме того на возможность использования кормов существенно влияют ситуационные факторы, определяющие эффективность защитных приспособлений. Эти факторы характеризуются высокой изменчивостью, и в лесах постоянно складывается обстановка, при которой потенциально пригодные в пищу объекты оказываются недоступными для тех или иных потребителей. Флуктуации доступности обуславливаются прежде всего фенологическими явлениями, а также особенностями тех или иных растительных сообществ. Преобладание в составе последних растений с длинными, тонкими, не способными выдержать вес позвоночных стеблями, густой напочвенный покров снижают возможности обнаружения и добычи многих кормовых объектов.

В целом потенциально пригодная для использования кормовая база как бы состоит из трех частей, соотношение между которыми постоянно меняется. Первая — это используемый корм, который при его потреблении обеспечивает положительный энергобаланс

кормодобывающей деятельности. Вторая — доступный корм, который в силу высокой дисперсности распределения не обеспечивает положительного энергобаланса кормодобывания и обычно не используется. Третья часть — корма, не доступные при данной экологической обстановке.

Размер этой последней части обычно значителен и в долевых показателях очень изменчив. Последнее обстоятельство затрудняет экстраполяцию данных о размерах использования тех или иных кормовых объектов. В настоящее время удалось выделить далеко не все типы экологических ситуаций, при которых можно со значительной уверенностью прогнозировать размер изъятия тех или иных групп кормов. Более точными такие прогнозы оказываются по отношению к фитофагам.

Источником пищи животных прямо или косвенно служат растения. Поэтому логично предположить, что между развитием фитомассы и численностью птиц или зверей имеется прямая зависимость. Однако такую зависимость удалось проследить в весьма узких пределах — до тех пор, пока увеличение фитомассы не приводит к изменению качества кормов и возможностей их использования. Такие изменения происходят очень быстро — при увеличении фитомассы на 10—20%. Для птиц условия жизни в лесу определяются не развитием общей или зеленой фитомассы, а таким свойством насаждений, как их гетерогенность и класс бонитета древостоя.

Изучение связи между фитомассой, которая влияет на абсолютное количество кормов, и численностью позвоночных подтвердило хорошо выраженную нелинейность этой зависимости.

Вторая часть работы посвящена изучению биоценотических последствий кормодобывающей деятельности. Определяют их следующие параметры.

1. Долевой показатель изъятия кормовых объектов по отношению к общему запасу. При прочих равных условиях увеличение этого показателя ведет к повышению влияния кормодобывающей деятельности на популяции жертв. Изменение их обилия в свою очередь сказывается на жизни сообщества.

2. Роль жертв (кормовых объектов) в жизни сообщества. Те виды жертв, для которых складывается неблагоприятная экологическая обстановка, постепенно выпадают из соответствующего сообщества. Кормодобывающая деятельность животных-потребителей может усилить этот процесс, однако определяющего влияния она не имеет. При противоположном положении роль изъятия определяется компенсаторными возможностями популяции жертвы. В случаях, когда они недостаточны, позвоночные — потребители оказывают решающее влияние на состав сообщества.

3. Влияние деятельности человека на биоценотические процессы. Вмешиваясь в жизнь природных сообществ, человек нарушает их устойчивость и направляет развитие в нужную ему сторону. Позвоночные могут как содействовать, так и препят-

ствовать этому процессу. В результате деятельность птиц и зверей приобретает экономическое значение, поскольку влияет на объем и интенсивность проводимых мероприятий. Однако лишь в редких случаях это значение оказывается настолько существенным, чтобы человек отказался от создания нужных ему растительных сообществ. Другими словами, трансформирующую роль позвоночных обычно нейтрализуют направленные антропогенные воздействия.

В теоретическом отношении проведенная работа позволяет перейти к представлению о размерах использования того или иного корма как к некоторой области значений. Такие области значений специфичны для каждой группы кормовых объектов и характеризуют размеры их изъятия при определенных экологических ситуациях. Тип распределения конкретных показателей в той или иной области значений отражает особенности данных трофических связей.

Среди факторов, определяющих флуктуации размеров изъятия, могут быть выделены влияющие закономерно и случайно. К первым относятся связанные с условиями питания изменения численности животных-потребителей, сезонная динамика обилия и доступности кормов, а также потребности в них. Ко вторым — независимые от трофической обстановки изменения численности птиц и зверей, связанные с породой колебания доступности корма, незакономерные изменения его обилия. Измерение основных параметров, определяющих условия питания, позволяет прогнозировать размер изъятия данного корма.

Другой теоретической задачей, стоящей перед настоящим исследованием, был анализ возможностей управления позвоночными-потребителями и, прежде всего, их кормодобывающей деятельностью таким образом, чтобы максимально использовать ее положительные для леса стороны и свести на нет — отрицательные. Для этого, очевидно, необходимо как знание экологии кормодобывающей деятельности, так и ее биоценотических последствий. Большое количество экологических ситуаций, складывающихся в системе потребитель — корм и кормодобывание — его биоценотические последствия указывает на необходимость очень осторожного подхода к разработке и осуществлению мероприятий по управлению кормодобывающей деятельностью. Возможности ее направленной регуляции ограничиваются также рядом других факторов. Изменения условий питания позвоночных как правило затрагивают многие биоценотические процессы. Это оказывает некоторое влияние на другие полезные свойства сообщества. Количественная оценка такого влияния довольно сложна. Недостаточная изученность лесных сообществ заставляет характеризовать лишь ближайшие, наиболее выраженные последствия деятельности позвоночных. В то же время сложная взаимообусловленность биоценотических процессов делает такую характеристику слишком односторонней, поскольку опосредованное воздействие

может иметь для леса не меньшее значение, чем прямое.

Другой формой антропогенного влияния на роль позвоночных является изменение биоценотических последствий их кормодобывающей деятельности. Здесь возможны два пути. При отрицательном для лесных сообществ значении кормодобывающей деятельности — улучшение условий питания «обреченными» особями или популяциями (или снижение доступности «процветающих»). При положительном — искусственно создается противоположная ситуация.

Любое направленное изменение деятельности животных требует некоторых затрат. Эти затраты должны быть достаточно обоснованы по сравнению со стоимостью других мероприятий как природоохранительного, так и экономического характера. Однако сейчас многие ценные свойства леса с трудом поддаются количественной характеристике. Это усложняет обоснование и проведение мероприятий по регулированию ряда сторон деятельности позвоночных, включая и их трофические связи.

Разумеется, высказанные положения не отрицают целесообразности использования птиц и млекопитающих для повышения устойчивости лесных сообществ или более эффективного управления протекающими в них процессами. Однако проведению практических мероприятий должны предшествовать достаточно тщательные разработки. В противном случае вместо ожидаемого положительного эффекта оказывается видимость принятых мер. Угроза же неблагоприятных изменений биоценотических процессов остается. Выполненные исследования указывают на те предержки, которые позволяют сузить предшествующие практическим рекомендациям исследования и в известной мере предвидеть их результаты.

.

СПИСОК ВИДОВ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

- | | |
|-----------------------------------|---|
| Аист белый | <i>Ciconia ciconia</i> (L.) |
| Балобан | <i>Falco cherrug</i> J. E. Gray. |
| Бекас | <i>Callinago gallinago</i> (L.) |
| Бекас азиатский | <i>Gallinago stenura</i> (Bp.) |
| Белобровик | <i>Turdus iliacus</i> L. |
| Беркут | <i>Aquila chrysaetos</i> (L.) |
| Вертишейка | <i>Jynx torquilla</i> L. |
| Воробей домовый | <i>Passer domesticus</i> (L.) |
| — полевой | — <i>montanus</i> (L.) |
| Ворон | <i>Corvus corax</i> L. |
| Ворона серая | <i>Corvus cornix</i> L. |
| Вьюрок канаресный | <i>Serinus serinus</i> (L.) |
| Вяхирь | <i>Columba palumbus</i> L. |
| Гаичка болотная | <i>Parus palustris</i> L. |
| Глухарь | <i>Tetrao urogallus</i> L. |
| Гоголь | <i>Bucephala clangula</i> (L.) |
| Горихвостка обыкновенная | <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.) |
| горлица | <i>Streptopelia turtur</i> (L.) |
| — большая | — <i>orientalis</i> (Lath.) |
| — кольчатая | — <i>decaocto</i> (Frisvald.) |
| Дербник | <i>Aesalon columbarius</i> (L.) |
| Деряба | <i>Turdus viscivorus</i> L. |
| Дикуша | <i>Falci pennis falci pennis</i> (Hartl.) |
| Дрозд-белобровик (см. белобровик) | |
| Дрозд — белозобый | <i>Turdus torquatus</i> L. |
| — Науманна | — <i>naumanni</i> Temm. |
| — оливковый (бледный) | — <i>obscurus</i> Gm. |
| — певчий | — <i>philomelos</i> Brehm. |
| — пестрый | <i>Oreocincla dauma</i> (Pall.) |
| Дрозд чернозобый | <i>Turdus ruficollis</i> Pall. |
| — черный | — <i>merula</i> L. |
| Дубонос | <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (L.) |
| Дубровник | <i>Emberiza aureola</i> Pall. |
| Дупель | <i>Gallinago media</i> (Lath.) |
| Дупель лесной | — <i>megala</i> Swinh. |
| Дятел белоспинный | <i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechst.) |
| — большой пестрый | — <i>major</i> (L.) |
| — зеленый | <i>Picus viridis</i> (L.) |
| — малый пестрый | <i>Dendrocopos minor</i> (L.) |
| — седой | <i>Picus canus</i> Gm. |
| — средний | <i>Dendrocopos medius</i> (L.) |

— трехнальный
 Жаворонок лесной
 — полевой
 Желна
 Жулан
 Журавль-красавка
 Завирушка лесная
 Зарянка
 Зеленушка
 Зяблик
 Камышевка садовая
 Кедровка
 Кеклик
 Клест белокрылый
 Клест-еловик
 Клинтух
 Конек горный
 — лесной
 Конек полевой
 — пятнистый
 Коноплянка
 Королек желтоголовый
 Коршун черный
 Крапивник
 Кукушка
 Кукушка глухая
 Кукша
 Куропатка даурская
 — серая
 Лазоревка
 Московка
 Мохноногий курганник
 Мухоловка-белошейка
 — касатка
 — малая
 — пеструшка
 — серая
 — ширококлювая
 Овсянка белшапочная
 — обыкновенная —
 — ремез
 — садовая
 Пеночка-весничка
 — зеленая
 — корольковая
 — таловка
 — теньковка
 — толстоклювая
 — трещотка
 Перевозчик
 Перепел
 Перепелятник
 Пищуха
 Подорлик большой
 Поползень
 Пустельга
 Пухляк
 Рябинник
 Рябчик
 Сапсан

Picoides tridactylus (L.)
Lullula arborea (L.)
Alauda arvensis L.
Dryocopus martius (L.)
Lanius collurio L.
Anthropoides virgo (L.)
Prunella modularis (L.)
Erithacus rubecula (L.)
Chloris chloris (L.)
Fringilla coelebs L.
Acrocephalus dumetorum (Blyth.)
Nucifraga caryocatactes (L.)
Alectoris kakelik (Falk.)
Loxia leucoptera Gm.
Loxia curvirostra L.
Columba oenas L.
Aithya spinoletta (L.)
 — *trivialis* (L.)
Anthus campestris (L.)
 — *hodgsoni* Richm.
Cannabina cannabina (L.)
Regulus regulus (L.)
Milvus korschun (Gm.)
Troglodytes troglodytes (L.)
Cuculus canorus L.
Cuculus saturatus Blyth.
Perisoreus infaustus (L.)
Perdix daurica (Pall.)
 — *perdix* (L.)
Parus caeruleus L.
Parus ater L.
Ruteo humiliasius Temm. et Schleg.
Ficedula albicollis Temm.
Muscicapa sibirica Gm.
Siphia parva (Bechst.)
Ficedula hypoleuca (Pall.)
Muscicapa striata (Pall.)
Muscicapa latirostris Raffl.
Emberiza leucocephalos Cm.
 — *citrinella* L.
 — *rustica* Pall.
 — *hortulana* L.
Phylloscopus trochilus (L.)
 — *trochiloides* (Sund.)
 — *proregulus* (Pall.)
 — *borealis* (Blas.)
 — *collybita* (Vieill.)
 — *schwarzi* (Rodde)
 — *sibilatrix* (Bechst.)
Actitis hypoleucos (L.)
Coturnix coturnix (L.)
Accipiter nisus (L.)
Certhia familiaris L.
Aquila clanga (Pall.)
Sitta europaea L.
Cerchneis tinnunculus (L.)
Parus montanus (Bald.)
Turdus pilaris (L.)
Tetrastes bonasia (L.)
Falco peregrinus (Tunts.)

Сарыч	<i>Buteo buteo</i> (L.)
Сверчок таежный	<i>Locostella fasciolata</i> (Grey)
Свиристель	<i>Bombicilla garrulus</i> (L.)
Сизоворонка	<i>Coracias garrulus</i> L.
Синехвостка	<i>Tarsiger cyanurus</i> (Pall.)
Синица большая	<i>Parus major</i> (L.)
— длиннохвостая	<i>Aegithalos caudatus</i> (L.)
— хохлатая	<i>Parus cristatus</i> L.
Славка-завирушка	<i>Sylvia curruca</i> (L.)
— садовая	— <i>birin</i> (Bodd.)
— серая	— <i>communis</i> (Lath.)
— черноголовая	— <i>atricapilla</i> (L.)
— ястребиная	— <i>nisoria</i> (Bechst.)
Снегирь	<i>Pyrhula pyrrhula</i> (L.)
— длиннохвостый	<i>Uragus sibiricus</i> (Pall.)
Сова ястребиная	<i>Surnia ulula</i> (L.)
Сойка	<i>Garrulus glandarius</i> (L.)
Соловей	<i>Luscinia luscinia</i> (L.)
— красношейка	<i>Calliope calliope</i> (Pall.)
— синий	<i>Larvivora cyane</i> (Pall.)
Сорока	<i>Pica pica</i> (L.)
Сорокопут серый	<i>Lanius excubitor</i> L.
— чернолобый	— <i>minor</i> (Gm.)
Тетерев	<i>Lyrurus tetrix</i> (L.)
Тетереvятник	<i>Accipiter gentilis</i> (L.)
Трясогузка белая	<i>Motacilla alba</i> L.
Удод	<i>Upupa epops</i> L.
Цапля серая	<i>Ardea cinerea</i> L.
Чеглок	<i>Hipobrychis subbuteo</i> (L.)
Чекан черноголовый	<i>Saxicola torquata</i> (L.)
Чечевица	<i>Carpodacus erythrinus</i> (Pall.)
Чечетка	<i>Acanthis flammea</i> (L.)
Чиж	<i>Spinus spinus</i> (L.)
Щур	<i>Pinicola enucleator</i> (L.)
Щегол	<i>Carduelis carduelis</i> (L.)
Юрок	<i>Fringilla montifringilla</i> L.

Млекопитающие

Барсук	<i>Meles meles</i> (L.)
Белка	<i>Sciurus vulgaris</i> (L.)
Бурозубка обыкновенная	<i>Sorex araneus</i> (L.)
Бурундук	<i>Eutamias sibiricus</i> (Laxm.)
Волк	<i>Canis lupus</i> (L.)
Заяц-беляк	<i>Lepus timidus</i> L.
— русак	— <i>europaeus</i> (Pall.)
Кабан	<i>Sus scrofa</i> (L.)
Косуля	<i>Capreolus capreolus</i> (L.)
Крот	<i>Talpa cordata</i> (Mill.)
Крыса серая	<i>Rattus norvegicus</i> (Bork.)
Куница лесная	<i>Martes martes</i> (L.)
Летяга	<i>Pteromys volans</i> (L.)
Лось	<i>Alces alces</i> L.
Медведь бурый	<i>Ursus arctos</i> (L.)
Мышь желтогорлая	<i>Apodemus flavicollis</i> (Melch.)
— лесная	<i>Apodemus silvaticus</i> (L.)
Олень благородный	<i>Cervus elaphus</i> (L.)
Ондатра	<i>Ondatra zibethica</i> (L.)
Пищуха северная (альпийская)	<i>Ochotona alpina</i> (Pall.)
Полевка красно-серая	<i>Clethrionomys rufescens</i> (Sund.)

- темная
- узкочерепная
- экономка

Рысь

Соболь

Сося-полчок

Microtus agrestis (L.)
Microtus grogalis (Pall.)
Microtus oeconomus (Pall.)
Felis linx (L.)
Martes zibellina (L.)
Glis glis (L.)

П а с с к о м ы е

Боярышница
 Божья коровка семиточечная
 Волнянка ивовая
 Долгоносик сосновый
 Короед шестизубый
 Листовертка зеленая дубовая
 Листоед щавелевый
 Усач черный лихтовый
 Хрущ майский (восточный)
 Хохлатка березовая
 Шелкопряд сибирский

Aporia crataegi (L.)
Coccinella septempunctata (L.)
Leucoma salicis (L.)
Hylobius abietis (L.)
Ips sexdentatus (Boern.)
Tortrix viridana (L.)
Gastroidea viridula (Dg.)
Monochamus urusovi (Fisch.)
Melolontha hippocastani (F.)
Phoesia ghoma (F.)
Dendrolimus sibiricus (Tschetv.)
Formica aquilonia (Garr.)
 — *polycтена* (Forst.)
Ernarmonia conicolana (Heyl.)

Р а с т е н и я

Акация желтая
 Амурский бархат
 Арктоус красноплодный
 Бересклет европейский
 Береза бородавчатая
 Брусника
 Бузина красная
 — сибирская
 Василек скабиозовый
 Волчник обыкновенный
 Вороний глаз
 Горец птичий
 — шероховатый
 Гравилат аленский
 Груша лесная
 Дерен красный
 Дуб красный
 — черешчатый
 Ежовник «Петушь просо»
 Ель европейская
 — сибирская
 — Шренка
 Ива козья
 Кедр европейский
 — корейский
 — сибирский (сосна сибир-
 ская)
 Кизильник черноплодный
 Кипрей
 Клен остролистный
 Клен ясенелистный
 Конопля сорная
 Крапива жгучая

Caragana arborescens (Lam.)
Phellodendron amurense (Rupr.)
Arctous erythrocarpa (Smoll.)
Eunymus europaea (L.)
Betula verrucosa (Ehrh.)
Vaccinium vitis—idaea (L.)
Sambucus racemosa (L.)
 — *sibirica* (Nakai)
Centaurea scabiosa (L.)
Daphne mezereum (L.)
Paris quadrifolia (L.)
Polygonum aviculare (L.)
 — *scabrum* (Moench.)
Geum allepicum (Jacq.)
Pyrus communis (L.)
Cornus sanguinea (L.)
Quercus rubra
 — *robur* (L.)
Echinochloa crus galli (L.)
Picea abies (Karst.)
 — *obovata* (Lab.)
 — *schrenkina* (Fisch. et Meg.)
Salix caprea (L.)
Pinus cembra (L.)
 — *koraiensis* (Sieb. et Zucc.)
Pinus sibirica (Rupr.)
Cotoneaster melanocarpa (Lodd.)
Epilobium (chamaenerium) angustifolium
 (L.)
Acer platanoides (L.)
Acer negundo (L.)
Cannabis ruderalis (Anusck.)
Urtica urens (L.)

Крушина ломкая
Крыжовник
Купена лекарственная
Ландыш
Лебеда раскидистая
Липа мелколистная
Лиственница сибирская
Майник двулистный
Малина обыкновенная
Марь белая
Недотрога обыкновенная
Ольха зеленая
— черная
Омела
Орех маньчжурский
Паслен сладко-горький
Пикульник двенадцатипестичный
Пихта дугласовая
— сибирская
Пырей ползучий
Рододендрон (даурский)
Свидина белая
Смородина красная
Снежноягодник белый
Сосна горная
Тимофеевка луговая
Тисс ягодный
Толокнянка обыкновенная

Frangula alnus (Mill.)
Grossularia reclinata (Mill.)
Polygonatum officinale (All.)
Convallaria (L.)
Atriplex patula (L.)
Tilia cordata (Mill.)
Larix sibirica (Lab.)
Majanthemum bifolium (L.)
Rubus idaeus (L.)
Chenopodium album (L.)
Impatiens noli-tangere (L.)
Alnus viridis (Dc.)
Alnus glutinosa (L.)
Viscum album (L.)
Juglans manshurica (Maxim.)
Solanum dulcamara (L.)
Caleopsis bifida (Bochn)
Pseudotsuga taxifolia (Poir.) Britt.
Abies sibirica (Lab.)
Agropyrum repens (L.)
Rhododendron dahuricum (L.)
Thelycrania alba (L.)
Ribes rubrum (L.)
Symphoricarpos albus (L.)
Pinus montana (Mill.)
Phleum pratense (L.)
Taxus baccata (L.)
Arctostaphylos uva-ursi (L.)

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Реакция растительности на стравливание копытными. — В кн.: Копытные фауны СССР. М., Наука, 1975, с. 156—157.
- Авдошенко А. К. Биология северных брусничников. — Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена, 1949, т. 8, с. 181—203.
- Александров В. Н. Экология кавказского оленя. — Тр. Кавказского гос. заповедника, 1968, вып. 10, с. 95—200.
- Александрова И. В., Красовский Л. И. О зимнем питании лося в Кировской области. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 8, с. 1246—1250.
- Александрова И. В., Красовский Л. И. Документы о лосиных и их значение для оценки прежней численности лосей в Европейской России. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1962, т. 68, вып. 2, с. 24—33.
- Альбицкая И. А. Сравнительные данные о содержании семян в почве природных травянистых сообществ и искусственных лесов степной зоны. — В кн.: Проблемы ботаники. М., Наука, 1967, т. 10, с. 114—119.
- Альтум Б. Мыши и их значение в лесном хозяйстве. Спб., 1884. 38 с.
- Апостолов Л. Г., Булахов В. Л., Губкин А. А., Ромашев Н. С. Энергетическая оценка трофики птиц в лесных биогеоценозах степного Приднепровья. — В кн.: Материалы 7-й Всес. орнитол. конф. Киев, Наукова думка, ч. 1, 1977, с. 190—191.
- Арманд Д. Л. Нам и внукам. М., Мысль, 1966. 254 с.
- Арнольд Ф. К. История лесоводства в России, Франции и Германии. Спб., 1895. 403 с.
- Банников А. Г., Рустамов А. К. Охрана природы. М., Высшая школа, 1977. 208 с.
- Бешенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М., Наука, 1977. 208 с.
- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М., Высшая школа, 1971. 497 с.
- Бельков В. П. Некоторые закономерности развития живого напочвенного покрова. — Докл. АН СССР, 1960, т. 130, № 6.
- Берг Л. С. Основы климатологии. Л., Учпедгиз, 1938, 456 с.
- Бех И. А. Кедровники Южного Приобья. Новосибирск, Наука, 1974. 210 с.
- Благосклонов К. Н. Экспериментальное изучение гнездовых участков у мелких птиц. — В кн.: Проблемы орнитологии. Львов, Изд-во Львовск. ун-та, 1964, с. 168—173.
- Благосклонов К. Н., Иноземцев А. А., Тихомиров В. Н. Охрана природы. М., Высшая школа, 1967. 441 с.
- Блузма П. П. Влияние размера отдельных лесов на плотность населения козули. — В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис, 1975, с. 44—46.
- Бромлей Г. Ф., Костенко В. А. Особенности питания грызунов в кедрово-широколиственных лесах юга Дальнего Востока. — В кн.: Вопросы зоологии. Томск, 1966, с. 178—180.

- Бромлей Г. Ф., Костенко В. А. Влияние позвоночных животных на возобновление кедра корейского. — В кн.: Изучение лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1970, с. 195—197.
- Бромлей Г. Ф., Костенко В. А., Охотина М. В. Роль амурского молотня в возобновлении кедра корейского. — Тр. биол.-почвен. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1974, № 14(120), с. 162—166.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М., Мысль, 1977, 327 с.
- Бутев В. Т. Структура населения птиц северной тайги Европейской части СССР. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, Билим, 1969, кн. 1, с. 153—168.
- Ванин С. И. Древесиноведение. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949. 472 с.
- Вержущий Б. Н. Беспозвоночные в топогеосистемах. — В кн.: Природные режимы и топогеосистемы приангарской тайги. Новосибирск, Наука, 1975, с. 210—245.
- Верхунов П. М., Шанин С. С. Рациональное использование лесосечного фонда Сибири. М.—Л., Лесная промышленность, 1961. 53 с.
- Владышевский Д. В. До питання про захисні властивості різних деревно-чагарникових порід для відкрито-гніздуючих птахів. — Збірник праць зоол. музею АН УРСР, 1962, № 32, с. 101—103.
- Владышевский Д. В. О значении ягод в биоценозах горных лесов Восточных Карпат. — В кн.: География плодonoшения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, значение их урожаев в народном хозяйстве и жизни фауны. М., Изд-во МОИП, 1964, с. 155—156.
- Владышевский Д. В. Вплив оленів на поновлення лісу — Лісове господарство, лісова, паперова та деревообробна промисловість, 1967, № 1, с. 20—22.
- Владышевский Д. В. О факторах численности европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 3, с. 438—443.
- Владышевский Д. В. Определение оптимальной плотности оленя и косули в лесах юго-западной части Союза. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970, вып. 2, с. 13—15.
- Владышевский Д. В. О значении трофического фактора для птиц в разных экологических ситуациях. — В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 119—165.
- ✓ Владышевский Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск, Наука, 1975. 197 с.
- Владышевский Д. В. Методика изучения доступности корма для птиц на различном субстрате. — Вестн. зоол., 1976, № 6, с. 73—75.
- Владышевский Д. В. Экология питания лесных птиц. — В кн.: Экология питания лесных животных. Новосибирск, Наука, 1978, с. 5—36.
- Владышевский Д. В., Кестер Б. В. Опыт Беловежской пуши. — Охота и охотничье хозяйство, 1965, № 12, с. 12—13.
- Владышевский Д. В., Мойсеева В. З. До питання про роль наземних хребетних у формуванні фітоценозів на вирубах. — У кн.: Господарство лісових підприємств. Ужгород, вид. Карпати, 1968, с. 180—184.
- Владышевский Д. В., Островский А. И. Учет численности оленей в Карпатах — В кн.: Первая научн. конф. по развитию охотн. хоз-ва УкрССР. Киев, 1968, с. 37—39.
- Владышевский Д. В., Ельский Г. М. Некоторые закономерности зимнего питания оленя и косули. — В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 87—102.
- ✓ Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П. Закономерности географического и биотопического размещения лесных птиц. — В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 37—63.
- Владышевский Д. В., Шишкин А. С. Биоценотическая роль зайцев в интенсивно эксплуатируемых лесах. — В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис, 1975, с. 95—97.
- Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П. Закономерности изменений птичьего

- населения лесных биоценозов Нижнего Приангарья. — В кн.: Исследования экологии таежных животных. Красноярск, 1976, с. 3—33.
- Вониственский М. А. Птицы стеной полосы Европейской части СССР. Киев, Изд-во АН УССР, 1960. 289 с.
- Волков В. А. Роль белки, мышевидных грызунов и землероек как потребителей семян ели в биоценозах темнохвойной тайги. — В кн.: Фитоценология и биоценология темнохвойной тайги. Л. Наука, 1970, с. 143—149.
- Волков Н. И. Об одном условии питания белых куропаток в зимний период. Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970, т. 75, вып. 1, с. 123—127.
- Волкова М. С. К количественной характеристике орнитофауны Центрально-лесного заповедника. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, кн. 2, с. 137—138.
- Воронов А. Г. О биоценологических отношениях в лесах умеренного, субтропического и тропического поясов. — В кн.: Вопросы географии. Мысль, М., 1966, т. 69, с. 32—40.
- Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. М., Лесная промышленность, 1963. 321 с.
- Воронцов А. И., Иерусалимов Е. Н., Мозолевская Е. Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биоценозе. — Журн. общ. биол., 1967, т. 23, вып. 2, с. 172—187.
- Воронцов Е. М. Птицы Горьковской области. Горький, Волжско-Вятское кн. изд-во, 1967. 165 с.
- Второв П. П. Об оценке значимости насекомоядных птиц в экономике природы. — Орнитология, 1965, вып. 7, с. 385—388.
- Второв П. П. Проблемы изучения наземных экосистем и их животных компонентов. Фрунзе, Ылим, 1971. 94 с.
- Второв П. П., Дроздов Н. Н. Летне-осеннее население птиц таежных ландшафтов Вологодской области. — Орнитология, 1960, вып. 3, с. 131—138.
- Гаврин В. Ф., Донауров С. С. Волк в Беловежской пуще. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 4, с. 904—924.
- Галушин В. М. Большой подорлик долины р. Оки и его воздействие на численность некоторых птиц. — Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1962, № 186, с. 115—151.
- Галушин В. М., Голодушко Б. З. Характер изменчивости и факторы, определяющие размеры охотничьих участков хищных птиц. — В кн.: Материалы V Прибалтийской орнитологической конференции. Тарту, 1963, с. 36—40.
- Ганя И. М., Литвак М. Д. Птицы — истребители вредных насекомых. Кипшинев, Штинница, 1976. 176 с.
- Гейгер Р. Климат приземного слоя воздуха. М.—Л., Сельхозгиз, 1934. 183 с.
- Генсирук С. А. Леса Украины. М., Лесная промышленность, 1975. 280 с.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Копытные. М., Высшая школа, 1961. 775 с.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. Морские коровы и хищные. М., Высшая школа, 1967. 1004 с.
- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л., Наука, 1949. 280 с.
- Гладков Н. А. О географической изменчивости численности видов и численности особей. — В кн.: Материалы совещания по вопросам зоогеографии суши. Львов, Изд-во Львовск. ун-та, 1957, с. 57—63.
- Гладков Н. А., Рустамов А. К. Основные проблемы изучения птиц культурных ландшафтов. — В кн.: Современные проблемы орнитологии. Фрунзе, Ылим, 1965, с. 111—156.
- Гладков Н. А., Рустамов А. К. Орнитофауна и культурные ландшафты. — Природа, 1966, № 4, с. 54—65.
- Голованова Э. Н. Птицы и сельское хозяйство. Л., Лениздат, 1975. 166 с.
- Голодушко Б. З., Данилюк И. И. Численность и стацiальное распределение воробьиных птиц в Беловежской пуще. — В кн.: Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии. Минск, 1961, с. 132—142.

- Гортинский Г. В., Молчанов А. А., Абражко М. А., Вакуров А. Д., Гусев И. И., Забоева И. В., Нешатаев Ю. И., Смирнов В. В., Уткин А. И. Продуктивность лесов Европейской части СССР.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л., Наука, 1975, вып. I, с. 34—42.
- Гримальский В. И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М., Лесная промышленность, 1964. 150 с.
- Гримальский В. И., Загайкевич И. К. Повреждения медведями деревьев в Карпатах.— Природа, 1957, № 3.
- Груздев В. В. О значении освещенности для распределения насекомоядных птиц в лесных массивах и лесопосадках.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 4.
- Груздев В. В. Экология зайца русака. М., Изд-во МОИП, 1974. 163 с.
- Гусынин И. А. Токсикология ядовитых растений. М., Изд-во сельхозлитературы, журналов и плакатов, 1962. 624 с.
- Данилов Д. Н. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и дятлами.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1937, т. 46, вып. 5.
- Данилов Д. Н. Охотничьи угодья СССР (промысловая оценка и устройство угодий). М., Гослесбумиздат, 1960. 281 с.
- Данилов Д. Н. Охотничье хозяйство СССР (продуктивность охотничьих угодий). М., «Лесная промышленность», 1963. 371 с.
- Данилов Д. Н., Рusanов Я. С., Рыковский А. С., Солдаткин Е. И., Юргенсон П. Б. Основы охотустройства. М., Лесная промышленность, 1966. 331 с.
- Данилов Н. Н. Изменения в орнитофауне зарастающих вырубок на Среднем Урале.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 12, с. 1898—1903.
- Данилов Н. Н. Роль хищников в ограничении численности птиц в гнездовой период.— Тр. Уральск. отд. МОИП, 1959, вып. 2, с. 93—97.
- Дацкевич В. А., Боровик А. А. Особенности размещения и изменения численности глухаря в Беловежской пуще.— Беловежская пуща, 1974, вып. 8, с. 147—158.
- Декатов Н. Е. Простейшие мероприятия по возобновлению леса при концентрированных рубках. Л., Гослестехиздат, 1936. 112 с.
- Декатов Н. Е., Зюзь Н. С. Указания по аэросеву семян сосны и ели. Л., 1956. 19 с.
- Дементьев Г. П. Отряд хищные птицы.— В кн.: Птицы Советского Союза. М., Советская наука, т. 1, 1951, с. 69—341.
- Денисов А. К., Денисов С. А. Взаимосвязь аэродинамических и посевных свойств семян сосны и ее влияние на обсеменение вырубок.— Изв. высш. уч. зав. Лесн. журн., 1971, № 4, с. 9—12.
- Динесман Л. Г. Влияние зайца-беляка на возобновление лиственничных лесов в Центральной Якутии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959, т. 64, вып. 5, с. 17—25.
- Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М., Изд-во АН СССР, 1961. 165 с.
- Динесман Л. Г. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза.— В кн.: Программа и методика биогеоценотических исследований. М., Наука, 1966, с. 148—162.
- Дмитриенко В. К. Сезонное освоение фитофагами листьев в лесах Нижнего Приангарья.— В кн.: Исследование экологии таежных животных. Красноярск, 1976, с. 107—126.
- Дмитриенко В. К., Дрянных Н. М., Петренко Е. С., Сухинина Л. В. Характеристика комплексов беспозвоночных животных в сосняке-черничнике нижнего течения Ангары.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 166—188.
- Долбик М. С. Численность певчих птиц в лесах Белоруссии и ее связь с ландшафтами.— В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, кн. 1, с. 203—213.
- Долгушин И. А. Птицы Казахстана. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР, т. 1, 1960. 486 с.
- Домников Г. В., Злотин Р. И. Изучение зоогенной дефолиации древостоев в

- дубравах средней лесостепи.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука, 1975, с. 28—31.
- Доппельмайр Г. Г. Значение архитектоники деревьев и кустарников для гнездования птиц.— Природа, 1939, № 12, с. 44—51.
- Дорст Ж. До того, как умрет природа. М., Прогресс, 1968. 405 с.
- Дроздов Н. Н. Фауна и население птиц культурных ландшафтов.— Орнитология, 1967, вып. 8, с. 3—46.
- Дубинин Н. П., Торопанова Т. А. Некоторые закономерности распространения птиц лесной зоны.— Орнитология, 1960, вып. 3, с. 114—121.
- Дучиц В. Н. К изучению орнитофауны верховых и низинных болот Белорусской ССР.— В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, Изд-во АН ЛатвССР, 1961, с. 317—222.
- Евтушевский Н. Н. Полезная и вредная деятельность диких копытных Среднего Приднепровья в связи с обеспеченностью их кормами.— В кн.: Развитие охотничьего хозяйства УкрССР. Киев, 1973, с. 71—73.
- Ельский Г. М. Качественная оценка лесных местообитаний копытных животных.— Лесное хозяйство, 1976, № 1, с. 66—68.
- Ельский Г. М., Шишкин А. С., Швецова В. Я. Экологическая оценка влияния растительноядных млекопитающих на формирование молодых насаждений.— В кн.: Охрана и рациональное использование лесов Красноярского края. Красноярск, 1975, с. 112—124.
- Ельский Г. М., Швецова В. Я., Шишкин А. С. Экологические особенности растительноядных млекопитающих Юго-Западного Приангарья.— В кн.: Исследования экологии таежных животных. Красноярск, 1976, с. 34—58.
- Ермоленко П. М. Обсеменение сплошных вырубок в Восточном Саяне.— Лесное хозяйство, 1971, № 9, с. 23—26.
- Ершова И. П. О некоторых особенностях обонятельного рецептора у грызунов.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 3, с. 146—149.
- Жарков И. В. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника.— Труды Кавказск. гос. заповед., 1938, вып. 1, с. 153—187.
- Жиряков В. А. Роль белки как потребителя семян ели Шренка в еловых биоценозах Заилийского Алатау.— В кн.: Труды гос. заповедников Казахстана. Алма-Ата, 1973, т. 3.
- Заблюцкая Л. В. Растаскивание семян хвойных и липы землеройками бурозубками.— Труды Приокско-Террасного гос. заповедника, 1957, вып. 1, с. 242—247.
- Заборовский Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М., Гослесбуиздат, 1962. 303 с.
- Зайцев В. С. Влияние белки на семеношение лиственницы Сукачева в борах лесостепного Зауралья.— Экология, 1974, № 1, с. 102—103.
- Захов С. Повреждения от зайцы в зависимости от временете залесяване.— Горско стопанство, 1962, № 12.
- Зеликман А. А. Органическая целесообразность и естественный отбор.— В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л., Наука, 1967, с. 296—341.
- Зимин В. Б. Итоги работ по привлечению птиц-дуплогнезdnиков.— Труды гос. заповедника «Кивач», 1973, вып. 3, с. 40—63.
- Злотин Р. И. Жизнь в высокогорье. М., Прогресс 1975. 238 с.
- Злотин Р. И., Ходашева К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., Наука, 1974. 199 с.
- Злотин Р. И., Исаков Ю. А., Ходашева К. С. Цели и задачи совещания по изучению роли животных в функционировании экосистем.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука, 1975, с. 3—5.
- Зонов Г. Б. О зимних ночевках синиц в Прибайкалье.— Орнитология, 1967, вып. 8, с. 251—354.
- Зырянов А. Н. Дикie животные заповедника «Столбы» и прилегающих территорий.— В кн.: Вопросы экологии. Красноярск, 1975, с. 224—338.
- Зябров М. И. Динамика орнитофауны широколиственных лесов в связи со

сплошными рубками. — Уч. зап. Горьковск. ун-та, 1954, № 25, с. 255—256.

Иваненко І. Д. Матеріали до вивчення біоценозів цілинного степу Асканія Нова. — Праці наук. — дослідн. Зоолого-біолог. ін-ту Харків. ун-ту, 1936, т. 1, с. 217—229.

Ивантер Э. В. Птицы Северо-Восточной Карелии. — В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969.

Иноземцев А. А. Элективность питания птиц и некоторые причины ее изменчивости. — Орнитология, 1963, вып. 6, с. 424—450.

Иноземцев А. А. Значение высокоспециализированных птиц — древолазов в лесном биоценозе. — Орнитология, 1965, вып. 7, с. 416—436.

Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л., Изд-во Ленинград. ун-та, 1978. 263 с.

Интенсификация охотничьего хозяйства в системе лесного хозяйства. Минск, 1975. 163 с.

Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск, Наука, 1975. 247 с.

Исаев А. С., Недорезов Л. В., Хлебопрос Р. Г. Влияние эффекта ускользания на динамику системы хищник — жертва. Перепринт ВЦ СО АН СССР. Красноярск, 1978, 31 с.

Исаева Р. П. Устойчивость и эффективность еловых обсеменителей на концентрированных вырубках в таежной зоне Предуралья. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1968, вып. 1, с. 233—245.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л. Наука, 1971. 139 с.

Казневский П. Ф. Взаимоотношения леса и настоящих оленей в заповедниках СССР. — Сообщения Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13.

Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 6.

Калиниченко Н. П., Писаренко А. И., Смирнов И. А. Лесовосстановление на вырубках. М., Лесная промышленность, 1973. 326 с.

Калуцкий К. К., Мальцев М. П., Молотков П. И., Нечаев Ю. А., Синицын Е. Н., Шутяев А. М. Буковые леса СССР и хозяйство в них. М., Лесная промышленность, 1972. 200 с.

Карасева Е. В., Герман А. Л., Коренберг Э. И. Питание полевого луны и его роль в течении эпизоотии безжелтушного лептоспироза на популяции полевки-экономки. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1957, т. 52, № 1.

Карпенко А. В. Биоэкологическое обоснование системы мероприятий защиты леса от вредного влияния косули в лесах левобережной лесостепи УССР. Автореф. канд. дис. Харьков, 1966. 28 с.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., Наука, 1969. 333 с.

Карпов В. Г., Патриевская Г. Ф. Тип лесного биоценоза и механизм регуляции численности видовых популяций в фазе прорастания семян и развития проростков. — В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л., Наука, 1970, с. 56—75.

✓ Карта лесов СССР. Под ред. Ф. М. Козлова, В. П. Цепляева. М 1 : 2 500 000. М., 1955.

Карпов Г. Беловежская пуща. Спб., 1903.

Керзина М. Н. Влияние рубок и гарей на формирование лесной фауны. — В кн.: Роль животных в жизни леса. М., Изд-во Московск. ун-та, 1956, с. 217—304.

Кириков С. В. Изменения животного мира в природных зонах СССР в XVIII—XIX вв. Степная зона и лесостепь. М., Изд-во АН СССР, 1959. 173 с.

Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек. М., Наука, 1966. 346 с.

Кожевникова Р. К. Птицы сосновых насаждений Березинского заповедника. Орнитология, 1965, вып. 5, с. 55—62.

Козло П. Г. Дикий кабан. Минск, Урожай, 1975. 221 с.

Козло П. Г., Пачкаев В. И. О влиянии хищников на популяции диких парнокопытных животных. — В кн.: Интенсификация охотничьего хозяйства в системе лесного хозяйства. Минск, 1975, с. 76—77.

- Козлов В. П., Кузьменко В. Я.** К орнитофауне верховых болот Белорусского поозерья. — В кн.: Материалы VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев, Наукова думка, 1977, кн. 1, с. 68—69.
- Кондаков Ю. П.** Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда. — В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 206—265.
- Копытные фауны СССР** (экология, морфология, использование, охрана). М., 1975, Наука. 351 с.
- Коренберг Э. И.** Темпы лесозаготовки и изменения населения птиц в европейских южнотаяжных лесах. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, № 6, с. 32—35.
- Коренберг Э. И., Рудинская Л. В., Чернов Ю. И.** Пищевые связи лесных птиц с насекомыми в условиях южной тайги. — Орнитология, 1972, вып. 10, с. 151—160.
- Кормилицина В. В.** Мыши и вред, причиняемый ими лесовозобновлению. — В кн.: О сохранении заповедных буковых лесов Крыма. Симферополь, 1970, с. 105—117.
- Корнеева Т. М.** Деятельность животных-потребителей семян ели в урожайный год. — В кн.: Основные типы биогеоценозов северной тайги. М., Наука, 1977, с. 270—275.
- Королькова Г. Е.** Опыт изучения воздействия птиц на численность массовых насекомых — вредителей леса. — Труды Ин-та леса АН СССР, 1957, т. 35, с. 137—160.
- Королькова Г. Е.** Влияние птиц на численность вредных насекомых. М., Изд-во АН СССР, 1963. 127 с.
- Королькова Г. Е.** Закономерности распределения животных в дубравах Теллермановского леса (лесостепная зона). — В кн.: Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М., Наука, 1966, с. 113—145.
- Королькова Г. Е.** Влияние землероек-бурозубок на беспозвоночных животных лесной подстилки и почвы. — В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука, 1975, с. 140—143.
- Корочкина Л. Н.** Вопросы реакклиматизации зубров и емкость кормовых угодий Беловежской пушчи. — Беловежская пушча, 1974, вып. 8, с. 118—133.
- Котт Х.** Приспособительная окраска животных. М., ИЛ, 1950. 543 с.
- Крайнев Е. Д.** Некоторые итоги учета численности и добываемой дичи на Украине. — В кн.: Первая научн. конф. по развитию охотничьего хозяйства УССР. Киев, 1968, ч. I, с. 123—127.
- Кругликов Г. Г.** Вред, причиняемый белкой и дятлом лесному хозяйству. — Лесное хозяйство, 1939, № 1, с. 79—81.
- Кудуле М.** Обыкновенная бурозубка как биологический фактор уничтожения вредных беспозвоночных. — Изв. АН ЛатвССР, № 10 (207), 1964, с. 41—47.
- Кудряшова И. В.** Почвенная фауна и ее роль в лесу. — В кн.: Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М., Наука, 1975, с. 179—198.
- Кудряшова И. В.** Население ночнообитающих беспозвоночных северотаяжных биогеоценозов. — В кн.: Основные типы биогеоценозов северной тайги. М., Наука, 1977, с. 214—228.
- Куликов М. И.** Типы шелкопрядников таяжной зоны Западной Сибири и особенности их лесовосстановления. — В кн.: Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1971, вып. 9, с. 159—178.
- Куражковский Ю. И.** Очерки природопользования. М., Мысль, 1969. 268 с.
- Куркин К. А.** Системные исследования динамики лугов. М., Наука, 1976. 284 с.
- Ланина Л. Б.** Опыт изучения пастбищ лося в Печоро-Илычском заповеднике. — Труды Печоро-Илычск. зап., 1959, вып. 7.
- Лаптев И. П.** Теоретические основы охраны природы. Томск, Изд-во Томск. ун-та, 1975. 276 с.
- Ларина П. И.** О роли обонятельного и зрительного рецептора у грызунов. — Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 3, с. 419—421.

- Лебедева Л. С. Экологические особенности кабана Беловежской пуши.— Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. Потемкина, 1956, т. 61, вып. 4—5, с. 105—271.
- Левин В. А. Участие дрозда-рябинника в формировании малиновых вырубков.— В кн.: Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, областат, 1958, с. 225—227.
- Леса СССР. Т. 2. Подзона южной тайги и смешанных лесов. М., Наука, 1966а, 471 с.; Т. 3., 1966б. 462 с.; Т. 4., 1969. 767 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. И. Физиология древесных растений. М. 1974. Лесная промышленность. 423 с.
- Лихонек Е. А. О трофических связях обыкновенного канюка в условиях лесной зоны.— Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1970, № 8, с. 21—24.
- Лобов А. А. К вопросу о естественном возобновлении хвойных пород в черномберезняках Амуро-Зейского плато.— В кн.: Труды Дальневосточного НИИ лесного хозяйства, 1974, вып. 12, с. 114—118.
- Поскутов Р. И., Поликарпов И. П. Искусственное возобновление кедров сибирского.— В кн.: Возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1965, с. 224—257.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957. 200 с.
- Макаров Е. И. Естественное возобновление в зеленомошных лесах.— Труды Коми фил. АН СССР, 1970, № 19, с. 71—76.
- Максимов А. А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.—Л., Наука, 1964. 237 с.
- Малиновский А. В. Охотничье хозяйство европейских социалистических стран. М., Лесная промышленность, 1973. 175 с.
- Малиновский К. А. Продуктивность горных сообществ СССР.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л., Наука, 1975, вып. 1, с. 167—199.
- Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. 281 с.
- Марин Ю. Ф. Расхищение почвенного запаса кедрового ореха млекопитающими на Алтае.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 11, с. 1740—1742.
- Маслаков Е. Л. Устойчивость и эффективность обсеменителей в сосновых лесах среднегаежного Зауралья.— В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1972, с. 119—126.
- Медведев Ю. О. Некоторые фитоценоотические и динамические особенности темнохвойной тайги.— В кн.: Южная тайга Приангарья. Л. Наука, 1969, с. 219—262.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.—Л., Гослестехиздат, 1948. 123 с.
- Михайловский Б. А. Степень использования рябчиком древесно-веточных кормов.— Сборн. научн. техн. информ. ВНИИ охотн. хоз-ва и звероводства, 1972, вып. 37—39, с. 61—65.
- Мишнев В. Г. Проблемы Крымских лесов и дикие копытные.— Природа, 1970, № 3, с. 88—91.
- Молотков П. И. Буковые леса и хозяйство в них. М., Лесная промышленность, 1966. 224 с.
- Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса. М., Изд-во АН СССР, 1960. 487 с.
- Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М., Наука, 1971. 275 с.
- Морозов Г. Ф. К вопросу о возобновлении сосны.— Лесн. журн., 1900, № 2, с. 222—227.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. 6-е изд. М.—Л., Госиздат, 1931а. 438 с.
- Морозов Г. Ф. Учение о типах насаждений. М.—Л., Госиздат, 1931б. 410 с.
- Наконечный В. С. Роль запаса семян в подстилке в возобновлении грабовых дубрав.— Лесоведение, 1969, № 4.
- Насимович А. А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных на территории СССР. М., Изд-во АН СССР, 1955. 403 с.
- Наумов Н. П. Экология животных. М., Высшая школа, 1963. 617 с.
- Наумов Н. П. Волк. Биология.— В кн.: Млекопитающие Советского Союза. М., Высшая школа, 1967, т. 2, с. 146—193.

- Наумов Р. Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита в Козульском районе Красноярского края. — В кн.: Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., Медицина, 1968, с. 76—100.
- Научный отчет (сводный и заключительный) по теме: Изучить процессы возобновления, смены пород и формирования древостоя, разработать системы и способы рубок в лесах различных групп. Разработать лесоводственные требования и применительно к ним новую технику, а также новую технологию для сплошных и несплошных рубок главного пользования, обеспечивающих выращивание высокопродуктивных посадочного материала. № темы №653626 в, 1975. 101 с. Пушкино, ВНИИЛМ.
- Нестеров В. Г. Общее лесоводство. М.—Л., Гослесбуиздат, 1949. 664 с.
- Нечаев А. П., Нечаева В. А. Материалы по орнитохории представителей семейства аралиевых. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1969, № 5. Сер. биол. науки, вып. 1, с. 56—61.
- Никифоров Л. П. Опыт абсолютного учета мелких млекопитающих в лесу. — В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 237—243.
- Никифоров Л. П. Млекопитающие природного очага клещевого энцефалита в Козульском районе Красноярского края. — В кн.: Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., Медицина, 1968, с. 43—75.
- Новиков Г. А. Роль позвоночных животных в жизни леса. — В кн.: Животный мир СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953, т. 4, с. 599—630.
- Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и их роль в жизни млекопитающих и птиц. — В кн.: Роль животных в жизни леса. М., Изд-во Моск. ун-та, 1956, с. 3—180.
- Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. 350 с.
- Новиков Г. А. Географическая изменчивость плотности населения лесных птиц в европейской части СССР и сопредельных стран. — Зоол. журн. 1960, т. 39, вып. 3, с. 433—447.
- Обозов Н. А. Проблема рационального использования кормовых ресурсов лесного фонда. Автореф. докт. дис. М., 1963. 41 с.
- Образцов Б. В. Основные черты деятельности мышевидных грызунов в нагорной дубраве. — Труды Ин-та леса АН СССР, 1951, т. 7, с. 199—209.
- Образцов Б. В. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи. — Сообщения лаб. лесовед., 1961, вып. 3, с. 69—88.
- Образцов Б. В., Штильмарк Ф. Р. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР. — Труды Ин-та леса АН СССР, 1957, т. 35, с. 5—121.
- Одум Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975. 740 с.
- Олейник Я. В. Влияние европейских оленей на леса Горган. — В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис, 1975, с. 83—85.
- Оскретков М. Я. Изменения количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев. — Труды Брянск. лесохоз. ин-та, 1956, т. 7, с. 29—37.
- Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис, 1975. 185 с.
- Падайга В. И. Влияние зверей семейства оленевых на лесовозобновление и основы регулирования их плотности в лесах Литовской ССР. М., 1964, кн. 1, с. 75—76.
- Падайга В. И. Допустимая плотность косули в лесах Литвы. — Лесоведение, 1968, № 2.
- Падайга В. И. Методы регулирования численности оленей в интенсивном лесном хозяйстве. Каунас, 1970. 32 с.
- Падайга В. И. Факторы, определяющие зимние падежи косуль (*Capreolus capreolus* L.). — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 10, с. 1546—1552.

- Падайга В. П. Некоторые закономерности повреждений лесных насаждений дикими животными.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирнонис, 1975, с. 92—94.
- Падий Н. Н., Руднев Д. Ф., Рывкин Д. В., Храмцов Н. Н. Лесная энтомология. М., Лесная промышленность, 354 с.
- Панченко С. Г. Численность птиц в лесах различных типов Ворошиловградской области.— «Вест. зоол.», 1975, № 4, с. 55—62.
- Парсон Р. Природа предъявляет счет. М., Прогресс, 1969. 566 с.
- Петренко Е. С., Дрянных Н. М. Биоценотические закономерности использования кормовой базы насекомыми — филофагами в лесах Нижнего Приангарья.— В кн.: Экология питания лесных животных. Новосибирск, Наука, 1978, с. 76—88.
- Петров В. В. Степень влияния мышевидных грызунов на лесовозобновительный процесс под пологом дубравы.— Докл. АН СССР, 1954, т. 95, № 3, с. 665—668.
- Петров О. В. Некоторые данные о стационарном распределении и вредной деятельности мышевидных грызунов в лесных посадках.— Уч. зап. Ленингр. ун-та, 1950, т. 134, Серия биол. наук, вып. 25, с. 189—207.
- Петров О. В. Воздействие мышевидных грызунов на фитомассу растений лесостепных дубрав.— Уч. зап. Ленингр. ун-та, 1974, № 367, вып. 53, с. 153—168.
- Петруевич К., Гродзинский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6, с. 5—17.
- Побединский А. В. Возобновление леса на концентрированных вырубках. М.—Л., 1955, Гослесбумиздат. 95 с.
- Побединский А. В. Рубки главного пользования. М., Лесная промышленность, 1964. 208 с.
- Побединский А. В. Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М., Лесная промышленность, 1973. 200 с.
- Погосов Г. П. Естественное возобновление на вырубках и под пологом сосняков Приленского плато.— Возобновление и формирование лесов Сибири. Красноярск, 1969, с. 96—110.
- Погребняк П. С. Общее лесоводство. М., Колос, 1968. 440 с.
- Поздняков Л. К. Продуктивность лесов Сибири.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л., Наука, 1975, вып. 1, с. 43—56.
- Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. Биологическая продуктивность лесов Сибири и Якутии. Красноярск, 1969. 156 с.
- Познанин Л. П. Изучение насекомоядных птиц как истребителей вредителей лесного и сельского хозяйства и разработка способов привлечения и переселения этих птиц.— В кн.: Труды Второй Прибалтийской орнитологической конф. М., Изд-во АН СССР, 1957, с. 225—238.
- Поливанов В. М., Поливанова Н. Н. К вопросу о соотношении внутривидовой специализации и экологической пластичности у птиц.— Труды заповедника «Кедровая падь», 1971, вып. 2, с. 7—29.
- Полугаева А. Г. Обонятельный анализатор и пищедобывающая роющая деятельность грызунов.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 4.
- Попов М. В. Распространение и численность зайца-беляка в Якутии.— В кн.: Исследование причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1960, с. 7—16.
- Прокофьева И. В. О некоторых особенностях питания мелких лесных птиц.— В кн.: Экология позвоночных животных Ленинградской области. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1963, с. 33—56.
- Протопопов В. В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, Наука, 1975, 327 с.
- Птицы Советского Союза. М., Советская наука, 1954а, т. 5. 803 с; 1954б, т. 6. 792 с.
- Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М., Изд-во Моск. ун-та, 1968. 450 с.
- Пузаченко Ю. Г. Географическая изменчивость обилия и структуры населения птиц лесных биоценозов.— Орнитология, 1967, вып. 8, с. 109—122.

- Пукиский Ю. Б. Жизнь сов. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1977. 240 с.
- Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск, Наука, 1973. 373 с.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск, Наука, 1978. 288 с.
- Равкин Ю. С., Доброхотов Б. П. К методике учета птиц лесных ландшафтов.— В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 130—136.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1976. 338 с.
- Разумовский Б. И., Гунчак Н. С. Пути развития охотничьего хозяйства на кабана в Карпатах.— В кн.: Развитие охотничьего хозяйства Украинской ССР. Киев, 1973, с. 85—86.
- Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., Наука, 1968. 234 с.
- Рафес П. М., Гниненко Ю. Н., Соколов В. К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1972, т. 77, № 6, с. 8—19.
- Рафес П. М., Динесман Л. Г., Перель Т. С. Животный мир как компонент лесных биогеоценозов.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., Изд-во АН СССР, 1964, с. 216—229.
- Реймерс Н. Ф. Роль млекопитающих и птиц в возобновлении кедровых лесов Прибайкалья.— Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 4, с. 595—599.
- Реймерс Н. Ф. Облесение гарей и лесных массивов, уничтоженных шелкопрядом, в горной кедровой тайге юга Прибайкалья и роль позвоночных животных в этом процессе.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958, т. 63, № 4, с. 49—56.
- Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.—Л. Наука, 1966. 420 с.
- Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по международной биологической программе) Л., Наука 1975, вып. 1. 286 с.
- Римский-Корсаков М. И., Гусев В. И., Шиперович В. Я., Полубояринов И. И., Яценгковский А. В. Лесная энтомология. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949. 507 с.
- Рогачева Э. В. Численность и размещение птиц нижнего Елогуя (приенисейская тайга).— Орнитология, 1962, вып. 5, с. 118—135.
- Родин Л. Е. Продуктивность пустынных сообществ СССР.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л., 1975, вып. 1, Наука, с. 128—167.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., Наука, 1965. 253 с.
- Рожков А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М., Наука, 1965. 197 с.
- Рожков А. С., Реймерс Н. Ф. Материалы по питанию птиц сибирским шелкопрядом (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschtev.) в очаге массового размножения вредителя.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 11, с. 1749—1750.
- Романов В. С., Янушко А. Д., Дуин В. Ф. Классификация лесных охотничьих угодий для лося — Березинский заповедник, 1975, вып. 4, с. 146—156.
- Руднев Д. Ф. Влияние физиологического состояния леса на массовое размножение вредителей леса.— Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 3, с. 313—323.
- Русанов Я. С. Учет копытных в Беловежской пуще.— Охота и охотничье хозяйство, 1961, № 2.
- Рысин Л. П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса.— В кн.: Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М., Наука, 1970, с. 7—51.
- Рысин Л. П., Рысина Г. П. Почвенный запас семян травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание.— В кн.: Леса Подмосковья. М., Наука, 1965, с. 5—27.
- Рысин Л. П., Рысина Г. П. Опыт популяционного анализа лесных сообществ.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, № 1.

- Саблина Т. Б. Копытные Беловежской пушч. М., Изд-во АН СССР, 1955. 191 с.
- Савченко А. М. Возобновление пихтовых лесов. М., Лесная промышленность, 1970. 97 с.
- Санников С. Н. Естественное возобновление на сплошных вырубках и вырубках-гарях в притавдинских сосновых лесах. — Труды Ин-та экологии растений и животных Уральск. научн. центра АН СССР, 1972. вып. 83, с. 217—238.
- Свириденко П. А. Значение мышевидных грызунов при естественном и искусственном возобновлении леса. — Лесное хозяйство, 1940, № 4, с. 45—49.
- Свириденко П. А. Теоретические разногласия и роли обонятельного рецептора у грызунов и практическое их преломление. — Зоол. журн., 1951а, т. 30, вып. 4, с. 344—351.
- Свириденко П. А. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и защитных полос. — Труды Ин-та зоол. АН УССР, 1951б, т. 6, с. 3—45.
- Свириденко П. А. Запасание корма животными. Киев, Наукова думка, 1965. 156 с.
- Симкин Г. Н. Биогеоценозы таежного леса (на примере Пермской области) М., Изд-во Моск. ун-та, 1974. 147 с.
- Симкин Г. Н. Групповое поведение большого пестрого дятла. — Орнитология, 1977, вып. 13, с. 134—145.
- Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М., Наука, 1971. 362 с.
- Смит Д. М. Модели в экологии. М., Мир., 1976. 184 с.
- Соколов Г. А., Швецова В. Я., Балагура Н. Н. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна. — В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 77—86.
- Соколов Е. А. Охотничьи животные (корма и питание промысловых зверей и птиц). М., 1949. 255 с.
- Соколов Г. А., Швецова В. Я., Балагура Н. Н. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна. — В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, Наука, 1974, с. 77—86.
- Соломатин А. О. Состояние кабана в Воронежской области. — В кн.: Копытные фауны СССР. (Экология, морфология, использование и охрана). М., Наука, 1975, с. 128—129.
- Судаков Н. М. Роль источников обсеменения в восстановлении сплошных вырубков. — Труды Коми фил. АН СССР, 1972, № 24, с. 124—131.
- Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., Наука, 1964, с. 5—49.
- Телегин В. И. Распространение и численность бурундука. — В кн.: Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск, Наука, 1969, с. 98—102.
- Теплов В. П. О значении хищных млекопитающих в различных зонах. — В кн.: Вопросы экологии. Киев, Изд-во Киевск. ун-та, 1957, т. 6, с. 71—75.
- Тимофеева Е. К. О поедании дикими копытными ядовитых растений. — Вопросы экологии и биоценологии, 1969, вып. 9, 135—147.
- Тимофеева Е. К. Лось. (Экология, распространение, хозяйственное значение). Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 168 с.
- Тимофеева Е. К. Экология кабана на северо-западе европейской части СССР. — В кн.: Копытные фауны СССР. М., 1975, с. 134—135.
- Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М., Мир, 1970. 343 с.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М., Колос, 1971. 454 с.
- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.—Л., Гослесбуиздат, 1952. 598 с.

- Товкач Л. Н., Алексеев И. С. Характеристика подроста кедра под пологом насаждений различных пород.— Лесное хозяйство, 1972, № 5, с. 18—20.
- Толкач В. Н. Влияние копытных на естественное возобновление леса в основных формациях Беловежской пушчи.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гириони, 1975а, с. 74—76.
- Толкач В. Н. Влияние копытных на состав естественных дубравных фитоценозов Беловежской пушчи.— В кн.: Копытные фауны СССР. М., 1975, Наука, с. 186—187.
- Тупикова Н. В. Питание и характеристика суточной активности землероек средней полосы СССР.— Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 6, с. 561—572.
- Тышкевич Г. Л. Еловые леса Советских Карпат. М., Изд-во АН СССР, 1962. 173 с.
- Уатт К. Е. Экология и управления природными ресурсами. М., Мир, 1971. 463 с.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., Мир., 1975. 271 с.
- Утенкова А. П. Биологическая продуктивность и круговорот веществ в некоторых биогеоценозах Беловежской пушчи.— Беловежская пушча, 1974, вып. В, с. 73—98.
- Утенкова А. П., Михалевич П. К., Стрелков А. З. Фитомасса дубового леса и влияние на ее величину паразитных трутных грибов.— Беловежская пушча, 1971, вып. 5, с. 75—96.
- Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты).— В кн.: Лесоведение и лесоводство. 1975, т. 1, М., с. 9—190.
- Фалькенштейн Б. Ю. О так называемых теоретических разногласиях по вопросу о роли обонятельного рецептора у грызунов.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 2, с. 139—145.
- Федотова К. М. Значение паразитов и насекомоядных птиц в ограничении развития златогузки.— Труды Ин-та энтомол. и фитопатол., 1950, вып. 2.
- Филонов К. П. Колебания численности зимних птиц.— Труды Баргузинского гос. заповедника, 1962, вып. 4, с. 191—202.
- Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д. Красная книга. Дикая природа в опасности. М., Прогресс, 1976. 477 с.
- Формозов А. Н. Об освоении фауны наземных позвоночных и вопросах ее реконструкции.— Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 3, с. 407—441.
- Формозов А. Н. Роль снежного покрова в жизни млекопитающих и птиц.— Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Новая сер. Отд. зоол., 1946, вып. 5. 141 с.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг.— Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Нов. сер., т. 17. Материалы по грызунам, 1948, вып. 3, с. 3—110.
- Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязь со средой обитания. М., Наука, 1976. 309 с.
- Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.—Л., Сельхозгиз, 1932. 672 с.
- Фуриев В. В. Шелкопрядники тайги и их выжигание. М., Наука, 1966. 92 с.
- Хлебников А. И. Экология соболя Западного Саяна. Новосибирск, Наука, 1977. 123 с.
- Хлебникова И. П. Воздействие северной пищухи на растительность таежных биогеоценозов в условиях Западного Саяна.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири.— Новосибирск, Наука, 1974, с. 64—76.
- Хлонов Ю. П., Реймерс Н. Ф. Почвенный запас семян и роль некоторых позвоночных в возобновлении лиственного леса Горной Шории.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1960, вып. 4, с. 126—128.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., Наука, 1966, с. 7—39.

- Холодный Н. Г. О расселении дуба в естественных условиях. — Бот. журн., 1941, т. 26, вып. 2—3, с. 139—147.
- Хуторцев И. И. Закономерности плодоношения буковых лесов Северо-Западного Кавказа и возможности использования орешков в народном хозяйстве. — В кн.: География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников, значение их урожаев в народном хозяйстве и жизни фауны. М., Изд-во МОИП, 1964, с. 74—76.
- Цветков М. А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М., Изд-во АН СССР, 1957, 211 с.
- Цыбулин С. М. Географическая изменчивость населения птиц лесных ландшафтов зимой. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 4, с. 588—594.
- Ченцова Н. Ю. Поведение мышевидных грызунов при отыскивании пищи и защита от них семян в посевах. — Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 3, с. 422—423.
- Черепнин М. М. Растительный покров южной части Красноярского края и задачи его изучения. — В кн.: Уч. зап. Красноярск. пед. ин-та. Красноярск, 1956, т. 5, с. 3—43.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир. М., Наука, 1975. 222 с.
- Чунихин С. П. Фауна и распределение птиц горнотаежных лесов Салаирского края. — Орнитология, 1965, вып. 7, с. 67—82.
- Шавровский В. А. Роль подстилочного запаса еловых семян в возобновлении ельника-черничника. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1972, с. 132—135.
- Шаров А. Г. Ильмовый ногохвост — вредитель лесопосадок степной зоны. — Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 4, с. 594—597.
- Шварц С. С. Эффективность криптической окраски. — Труды Ленингр. об-ва естествоиспыт. Отд. зоол., 1950, т. 70, вып. 4, с. 196—234.
- Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биоценозах. — Журн. общ. биол., 1967, т. 38, № 5.
- Шварц С. С. Эволюция и биосфера. — В кн.: Проблемы биоценологии. М., Наука, 1973, с. 213—228.
- Шиманюк А. П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М., Изд-во АН СССР, 1955, 354 с.
- Штильмарк Ф. Р. Защита посевов дуба от мышевидных грызунов в телермановском лесном массиве. — Сообщ. Лаб. лесоведения АН СССР, 1961, вып. 3, с. 4—32.
- Штильмарк Ф. Р. Изменения фауны млекопитающих и птиц в лесах Западного Саяна и Салаирского края под влиянием деятельности человека. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968, т. 73, вып. 3, с. 45—55.
- Юргенсон П. Б. Учет зимнего пребывания лосей в лесных угодьях средней полосы. — В кн.: Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 118—124.
- Юргенсон П. Б. Охотничьи звери и птицы. (Прикладная экология). М., Лесная промышленность, 1968а. 308 с.
- Юргенсон П. Б. Лесная куница. Биология. — В кн.: Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. I. Хищные. М., Высшая школа, 1968б, с. 570—585.
- Юргенсон П. Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М., Лесная промышленность, 1973. 176 с.
- Яхонтов В. В. Экология насекомых. М., Высшая школа, 1969. 487 с.
- Armstrong E. Breeding name range in the nighthawk and other birds; its evolutionary and ecological significance. — Ecology, 1965, v. 45, N 6, p. 619—629.
- Allen J. Further evidence for apostatic selection by wild passerine birds Training experiments. — Heredity, 1974, v. 33, N 3, p. 361—372.
- Alcock J. Cues used in searching for food by red winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). — Behaviour, 1973, v. 46, N 1—2, p. 174—178.
- Balen J. H. van. A comparative study of the breeding of the great tit *Parus major* in different habitats. — Ardea, 1973, v. 61, N 1—2, p. 1—93.
- Baldap. Foliage use by birds on the oak-juniper woodland and ponderosa pine

- forest in southern Arisona.— Condor, 1969, v. 71, N 4, p. 399—412.
- Balster D., Dill H., Nelson H. Effect of predator reduction on water fowlnesting success.— J. Wildlife Manag., 1968, v. 32, N 4, p. 669—682.
- Bengston S.—A. Jaktbete ende och bytesval hos enis Ländsk population an stenfalk.— Fauna och flora, 1975, v. 70, N 5, p. 8—12.
- Borowski S. O pocarmie jemiofuszki, *Bombicilla garrulus* L.— Prz. zool. 1966, r. 10, N 1, s. 62—64.
- Bruns H. Die wirtschaftliche Bedeutung der Vögel im Walde, Stand der Forschung über die Beziehungen zwischen Vögeln und Insecten.— Naturwiss. Rundschau, 1961, Bd 14, N 3.
- Catchpole C. K. A comparative study of territiry in the Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sange varbler (*A. schoenobaenus*).— J. Zool., 1972, v. 166, N 2, p. 213—231.
- Conder P. J. Individual distance.— Ibis, 1949, v. 9, N 4, p. 549—655.
- Corner E. J. The evolution of tropical forest.— In: The Evolution as a procrss. London, 1954.
- Coppinger. R. F. The effect of experience and novelti on avian feeding coloration in butterflies.— Part 1. Reaction of wildganged adult Blue Jais to novel insects.— Behaviour, 1969, v. 35, N 1—2, p. 45—60.
- Dhondt A. A. Some factors influenting territory in the great tit *Parus major* L.— Gerfaut, 1971, v. 61, N 2, p. 125—135.
- Dierschke F. Die Sammervogelbestände nordwestdeutscher Kiefernforesten.— Vogelwelt, 1974, Bd 94, N 6, S. 201—225.
- East R., Pottinger P. F. Sturling (*Sturnus vulgaris* L.) predation on grass grub (*Costelaria zealandica* (White) *Melolontinae*) populations in Cantenbury.— N. Z. J Agr. Res., 1975, v. 18, N 4, p. 417—452.
- Freeland W. J., Janzen D. H. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds.— Amer. Natur., 1974, v. 108, N 961, p. 269—289.
- Fry C. H. The recongation and non—venomous insects by smoll bee-eating.— Ibis, 1969, v. 111, N 1, p. 23—29.
- Gibb J. A. Feeding ecology of tits with notes on treecreper and goldcrests.— Ibis, 1954, v. 94, N 4, p. 513—534.
- Gibb J. A. Tit predation and the abundanse of *Ernarmonia conicolana* (Hey.) of Weeting Heath, Norfolk, 1962—1963.— J. Animal. Ecol., 1966, v. 35, N 1, p. 43—53.
- Gibb J. A. Betts M. M. Food and food supply of nestling tits (*Paridae*) in Blackland pine.— J. Animal Ecol., 1963, v. 32, N. 2, p. 489—533.
- Glowacinski Z., Weiner J. A bird community of a mature desidious forests: its organization standing crop and energy balance.— Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci biol., 1975 (1976), 23, N 10, p. 691—697.
- Gurchinoff S., Robinson W. Chemical characteristics of needles selected by feeding sprus grouse.— J. Wildlife Manag., 1972, v. 36, N 1, p. 80—87.
- Harrison C. J. O. Dunnok's method of obtaining seeds from an rhinumus.— Brit. Birds. 1962, v. 55, N 7, p. 279.
- Hassel M. P., Moran V. C. Equilibrium levels and biological control.— J. Entomol. Soc. South. Afr., 1976, v. 39, N 2, p. 357—366.
- Henni C. J., Schmid F. C., Martin E. M., Hood L. L. Territorial behavior pesticides, and the population ecology of red-shultered hawks in central Maryland, 1943—1971.— Ecology, 1973, v. 54, N 3, p. 545—554.
- Henze. Höhlenbrütende Singvögel des Waldes wollen nicht nahe bei einane der brütten.— Allgem. Forstzeitzeitschrift, 1968, 23, N 47, S. 817—819.
- Hespenheide H. A. Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, withe special reference to the tyranidae.— Ibis, 1971, v. 113, N 1, p. 59—72.
- Holling C. S. The functional response of invertebrate predators to prey density.— Mem. Entomol. Soc. Canada, 1966, N 48, 86 p.
- Holioak D. Territorial and behavior of the magpie.— Brit. studi, 1974, v. 21, N 2, p. 117—128.

- Holms R. T. Density, habitat and the mating system of the western sandpiper (*Calidris mauri*). — *Oecologia*, 1971, v. 7, N 2, p. 191—208.
- Holms R. T., Sturges F. W. Bird community dynamics and energetics in a northern hardwoods ecosystem. — *J. Animal Ecol.*, 1975, v. 44, N 1, p. 175—200.
- Huhle J. The population density of great and blue tits in two municipal parks 1958—1961. — *Gerfaut*, 1962, v. 52, N 2, p. 344—352.
- Jalden D. V. Population density in the common shrew, *Sorex araneus*. — *J. Zool.*, 1974, v. 73, N 2, p. 262—264.
- Karr J. R. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. — *Ecol. Monogr.*, 1971, v. 41, N 3, p. 207—233.
- Karr J. R. Production, energy pathways, and community diversity in forest birds. — *Ecol. Stud.*, 1975, v. 11, p. 72—98.
- Knapton R., Krebs J. Settlement patterns, territory size, and breeding density in the song sparrow (*Melospiza melodia*). — *Can. J. Zool.*, 1974, v. 52, N 11, p. 1413—1420.
- Koplin J. R. Measuring predator impact of woodpeckers on spruce beetles. — *J. Wildlife Manag.*, 1972, v. 62, N 2, p. 308—320.
- Lack D. Bird migration and natural selection. — *Oikos*, 1968, v. 19, N 1, p. 1—9.
- Lack D. Ecological isolation in birds. London, 1971. 404 p.
- Lauckhart J. B. Wildlife population fundamentals. In: Trans. 27th Amer. Wildlife and nature. Resources Conf., Denver, Colo, 1962. Washington, D. C. Wildlife Manag. Inst., 1962, p. 233—244.
- Lea R. G., Turner J. R. Experiments on mimicry: The effect of Batesian mimic on its model. — *Behaviour*, 1972 v, 42, N 1—2, p. 131—151.
- Mattäs U., Schröder H. Ungewöhnliche des Großen Buntspechtes (*Dendrocopos major*) in einem Berliner Park. — *Vogelwelt*, 1972, 93, N 2, S. 72—74.
- Migula P., Gano B., Stepin Z., Bugdal U. Ozena zageszczenia i przeplywu energii przez populacje drobnych ssacow w byczynach wawazu Zaskalskie (Male Pieniny) — *Prz. zool.*, 1975, r. 19, N 4, S. 467—474.
- Möhring G. Die Beerenäsung unseres Federwildes. — *Arch. Forstwesen*, 1957, Bd 6, H. 4—5, S. 330—332.
- Morse D. H. Interaction between Tit flocks and Sparrow hawks *Accipiter nisus*. — *Ibis*. 1973, v. 115, N 4, p. 591—593.
- Muller H. C. The development of prey recognition and predatory behaviour in the American Kastler *Falco spervirius*. — *Behaviour*, 1974, v. 49, N 3—4, p. 313—332.
- Olney P. Berries and birds. — *Birds*. 1966, v. 1, N 5, p. 98—99.
- Ondersheca K. Wildtierrernahrung und Wildtierökologie aus der sicht der Veterinärmedizin. — *Allg. Forstzeitung*, 1975, Bd 86, N 2, S. 53—57.
- Pearson D. L. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. — *Condor*, 1971, v. 73, N 1, p. 46—55.
- Pielowski Z. Study on the relationship: predator (goshawk) — prey (pigeon). — *Bull. Acad. pol. sci. biol.*, 1959, r. 7, N 10.
- Pielowski Z., Wasilewski A. The relation of numbers and certain aspects of the population structure in communities of forest birds *Ecol. pol.*, 1972, t. 20, N 21, S. 279—252.
- Pinowski J. Factors influencing the number of feeding rooks (*Corvus frugilegus* L.) in various environments. — *Ecol. polska*, 1959, t. 7, N 16.
- Pomarnacki L. Rola sojki przy odnawianiu debu i buka. — *Las polski*, 1964, N 10, s. 11—12.
- Pomarnacki L. Wyniki przesiedlenia jeleni do lówsk Kieleczyzny. — *Lowiec polski*, 1966 a. 19, s. 6.
- Rabinowich V. The role of experience in the development of food preferences in gull chicks. — *Animal Behaviour*, 1968, v. 16, N 4, p. 425—428.
- Rabinovich V. The role of experience in the development and retention of seed preferences in Zebra finches. — *Behaviour*, 1969, v. 33, N 3—4, p. 222—236.
- Richards T. J. Concealment and recovery of food birds, with some relevant observations on squirrels. — *Brit. Birds*, 1958, v. 51, N 12, p. 497—508.

- Royama T. Factors governing the behaviour and selection food by the Great tit (*Parus major* L.).— J. Animal Ecol., 1970, v. 39, N 3, p. 619—668.
- Ryder J. P. The significance of territory size in colonial nesting geese — on hypotesis.— Wildfowl 26, Slimbridge, 1976, p. 114—116.
- Ryszkowski L. The ecosystem role of small mammals.— Ecol. Bull., 1975, N 19, p. 139—145.
- Schröder E. Bestandsschwankungen der Vogelwelt in Ebbegebirge.— Nature und Heimat, 1964, 24, N 4, S. 77—78.
- Shoener T. W. Sizes of feeding territories among birds.— Ecology, 1968, v. 49, N 1, p. 123—141.
- Smith J. N. The food searching behaviour in two european trushes. II. The adaptivness of the search petterus.— Behaviour, 1974, v. 49, N 1—2, p. 1—61.
- Smith J., Sweatman H. Food-searching behavior of titmise in patchy environments.— Ecology, 1974, v. 55, N 6, p. 1216—1232.
- Southern H. N. The natural control of a population of Tawny owls (*Strix aluco*).— J. Zool., 1970, v. 162, N 2, p. 197—285.
- Stefanski R. A. Utilization of the breeding territory in the Blacaped Chickadee.— Condor, 1967, v. 69, N 3, p. 259—267.
- Storer R. Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters.— Auk, 1966, v. 83, N 3, p. 432—436.
- Szukiel E. Zagadnienie szkoda wyrzodzanich przez zayacowate i badania and ochrona upraw przed nim.— Pr. Inst bad. las., 1973a, N 438—439, s. 187—202.
- Szukiel E. The effect of repelents on the food preferences of hares.— Acta theriol., 1973b, r. 18, N 19—28, c. 481—488.
- Thelenhorst W. Deutsche Forstschutz-Literatur 1971—1972. 1. Schutz gegen Wild und Vögel.— Z. Pflankenkrank und Pflancenschutz, 1973, 80, N 6, S. 359—364.
- Thorpe W. N. Records of the devolepment of original and unusual feeding methods by nild passerine birds.— Brit. Birds, 1954, v. 49, N 10, p. 389—395.
- Tinbergen L. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influenting the intensity of predation by song birds.— Arch. néerl. zool. 1960. v. 13, N 3, p. 265—343.
- Tullock G. The coal tit as a careful shopper.— Amer. Natur. 1971, v. 105, N 941, p. 77—80.
- Turček F. Cinegek pajstetü-foggasztása.— Aquila, 1956—1957 (1957) 63—64, ol. 300—301.
- Turček F. Über Rotelmausschoden in den slowatischen Wäldern im Jahre 1959.— Z. angew. zool., 1960, Bd 47, N 4, S. 449—456.
- Turček F. Zur amsel-Frage.— Ornithol. Mitt., 1963, Bd 15, H 5, S. 108—111.
- Weiner J., Glowacinski Z. Energy flow throught a bird community in a deiduous forest in Southern Poland.— Condor, 1975, v. 77, N 3, p. 233—242.
- Wiens J. Hebitat heterogenety and avian community structure in North American grasslands.— Amer. Midland. Natur., 1974, v. 91, N 1, p. 195—213.
- Wróblewski K. Zubr Puzcy Bialowieskij. Monografia. Poznan, 1927.
- Zimmerman J. L. The territory and its density dependent effect in *Spiza americana*.— Auk, 1971, v. 88, N 3, p. 591—612.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Материал и методика. Основные термины и понятия	6
Ч А С Т Ь I	
Факторы, определяющие условия питания лесных птиц и зверей	14
Г л а в а I. Условия питания на ветвях деревьев и кустарников . . .	17
Потребление беспозвоночных в кронах деревьев	18
Потребление в кронах деревьев и кустарников семян и сочных плодов	32
Потребление беспозвоночных, находящихся на стволах под корой, в древесине	36
Потребление семян на стволах и толстых ветвях	40
Г л а в а II. Условия питания в напочвенном покрове и на поверхности почвы	41
Потребление беспозвоночных	42
Потребление позвоночных	45
Потребление семян и сочных плодов	46
Потребление вегетативных частей растений (на примере копытных и зайцев)	54
Г л а в а III. Изменение условий питания птиц и зверей вследствие антропогенных преобразований лесов	62
Влияние деятельности человека на условия питания птиц в верхних ярусах растительности	64
Условия питания в травянисто-кустарниковом ярусе и на поверхности почвы	71
Влияние на условия питания позвоночных изменений пространственной структуры лесов	80
Г л а в а IV. Зависимость численности птиц и млекопитающих от особенностей фитоценоза	86
Зависимость между фитомассой и численностью птиц	90
Влияние на численность птиц класса бонитета древостоя	94
Зависимость численности птиц от возраста насаждений	98
Влияние на численность птиц породного состава древостоя	106
Влияние на численность птиц пространственной неоднородности растительных формаций	113
Выводы	123

Ч А С Т Ь II

Биоценотическое значение кормодобывающей деятельности птиц и зверей

129

Г л а в а V. <i>Биоценотическое значение трофических связей позвоночных-фитофагов</i>	136
Закономерности влияния позвоночных на растительность в природных лесах	138
Копытные в лесах с интенсивным ведением хозяйства . . .	145
Другие виды повреждений вегетативных частей растений	161
Лесоводственное значение растительноядных животных . . .	163
Г л а в а VI. <i>Биоценотическое значение потребления позвоночными семян и сочных плодов</i>	165
Использование позвоночными семян в природных лесах . . .	166
Использование позвоночными семян в нарушенных лесах	179
Потребление сочных плодов	187
Г л а в а VII. <i>Влияние насекомоядных (хищных) животных на популяции жертв</i>	191
Общие закономерности влияния птиц и зверей на популяцию жертвы	—
Возможность эффективной регуляции птицами численности беспозвоночных	199
Факторы, препятствующие эффективной регуляции птицами численности беспозвоночных	204
Факторы, способствующие повышению изъятия беспозвоночных-жертв	207
Влияние антропогенных факторов на биоценотическую роль насекомоядных и хищных позвоночных	210
Г л а в а VIII. <i>Теоретические аспекты оценки биогеоценотических последствий кормодобывающей деятельности</i>	213
Закономерности использования позвоночными основных групп кормовых объектов	—
Использование отдельных видов корма	221
Влияние антропогенных факторов на кормодобывающую деятельность птиц и зверей	224
Биоценотические последствия изъятия кормов позвоночными	226
Выводы	232
Заключение	236
Список видов животных и растений	240
Литература	245

Дмитрий Владимирович Владышевский

**ЭКОЛОГИЯ
ЛЕСНЫХ ПТИЦ
И ЗВЕРЕЙ**
(кормодобывание
и его биоценотическое значение)

Ответственный редактор *Юрий Павлович Кондаков*

Утверждено к печати Институтом леса и древесины
им. В. Н. Сукачева СО АН СССР

Редактор издательства *Т. П. Гришина*
Художественный редактор *В. И. Желнин*
Художник *В. В. Подкопаев*

Технический редактор *Ф. Ф. Орлова*
Корректоры *В. В. Борисова, М. В. Спиридонова*

ИБ № 10595

Сдано в набор 30.05.79. Подписано к печати 30.04.80. МН 05251. Формат 60 × 90^{1/16}.
Бумага типографская № 1. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 16,5
Уч.-изд. л. 18,3. Тираж 2450 экз. Заказ № 544. Цена 2 р. 10 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.