

**Е.И. Хлебосолов, О.А. Макарова,  
О.А. Хлебосолова, Н.В. Полнкарпова,  
И.В. Зацаринный**

# **ПТИЦЫ ПАСВИКА**



**Е.И.Хлебосолов, О.А. Макарова, О.А. Хлебосолова,  
Н.В. Поликарпова, И.В. Зацаринный**

# **ПТИЦЫ ПАСВИКА**

НП «Голос губернии»  
Рязань  
2007

ББК 28.693.35

П 874

Авторы:

**Хлебосолов Е.И., Макарова О.А., Хлебосолова О.А.,  
Поликарпова Н.В., Зацаринный И.В.**

П 874

Птицы Пасвика / Е.И. Хлебосолов, О.А. Макарова, О.А. Хлебосолова и др. —  
Рязань: НП «Голос губернии», 2007. — 176 с.: ил.

ISBN 978-5-98436-003-6

Книга посвящена анализу фауны, видовой структуры населения, путей и способов формирования сообществ птиц Пасвика. Рассматриваются история изучения и современное состояние орнитофауны, приводится аннотированный список видов, обсуждается многолетняя динамика численности, описывается структура населения основных таксономических и экологических групп птиц. Особенное внимание уделяется анализу биоценологических связей, структуры экологической ниши и механизмов формирования сообществ совместно обитающих воробьиных птиц.

Книга предназначена для зоологов, экологов, этологов, специалистов по охране природы, студентов биологических специальностей, натуралистов.

**Р е ц е н з е н т :**

**В.М. Константинов,**

доктор биологических наук,

профессор кафедры зоологии и экологии

Московского педагогического государственного университета.

Художник: В.А. Хохлов.

На первой странице обложки — обыкновенная чечетка (фото П.К. Блашкина),  
на последней — река Паз (фото С.Ю. Муллари).

ББК 28.693.35

ISBN 978-5-98436-003-6

© Коллектив авторов, текст, 2007

© Хохлов В.А., рисунки, 2007

© НП «Голос губернии», 2007

**15-летию  
заповедника «Пасвик»  
посвящается**











# Введение

Река Паз расположена на крайнем северо-западе России. Она берет свое начало в озере Инари, протекает по территории трех государств: Финляндии, России и Норвегии, — и впадает в Баренцево море. Ее общая протяженность составляет 147 км. Места эти всегда были пограничными, поэтому река Паз имеет финское и норвежское названия, соответственно Патсойоки и Пасвикельва. Именно река дала название всему району, который издавна именуют Пасвиком. Он включает долину реки Паз и прилегающие к ней территории.

В орнитологическом отношении этот район достаточно хорошо изучен. Первые сведения о фауне населяющих его птиц были опубликованы в сводках Ф.Д. Плеске (1887) и Г.Ф. Гебеля (1902). В 1907 году норвежским исследователем Х.Т.Л. Сконнингом был опубликован первый список фауны птиц долины реки Паз и дано краткое описание их экологии (Schaanning, 1907). Итоги изучения орнитофауны Пасвика в XX веке подведены в работах Х.М.С. Блэра (Blair, 1936), С. Викана (Wikan, 1987), а также в атласе птиц Финнмарка, составленном Б. Франтценом, Х. Дрансфельдом, О. Хусдалом (Frantzen et al., 1991). В начале 90-х годов на норвежской и российской стороне реки Паз в ее среднем течении были образованы две особо охраняемые природные территории — государственный природный заповедник «Пасвик» (1992) и «Pasvik naturreservat» (1993). Их создание дало новый импульс систематическим орнитологическим исследованиям в этом районе. Здесь работали российские ученые В.В. Бианки, А.С. Гилязов, В.Д. Коханов, С.Н. Баккал, а также норвежские исследователи П.Г. Тингстад, М. Понтер, П. Аспхольм. В настоящее время международное сотрудничество орнитологов осуществляется на основе долгосрочных программ и проектов. Один из них — проведение совместных научных исследований на территории проектируемого трехстороннего национального парка «Pasvik-Inari», в котором принимают участие ученые и специалисты из России, Норвегии и Финляндии.

Столь длительный интерес орнитологов к изучению птиц Пасвика связан с его географическим положением. Здесь встречаются элементы западной



и восточной фауны птиц Субарктики. Благодаря активному влиянию теплого течения в долине реки Паз произрастают самые северные хвойные леса в Европе. Поэтому здесь совместно обитают типично северные и южные виды птиц, многие из которых находятся на границе своего ареала. Хорошая фаунистическая изученность района позволяет проводить здесь разнообразные популяционные исследования, следить за изменениями населения птиц. На базе этих работ можно приступать к более детальному изучению организации сообществ птиц. Таким образом, Пасвик представляет собой удобную модельную территорию для углубленных орнитологических исследований.

В этой книге представлены результаты многолетних исследований, посвященных изучению видовой структуры населения и механизмов формирования сообществ птиц Пасвика. В своей работе мы стремились понять и объяснить, почему здесь обитают те или иные виды птиц, какие экологические ниши они занимают, каким образом избегают конкуренции друг с другом и образуют характерные сообщества.

Книга начинается кратким очерком, раскрывающим особенности географического положения и своеобразия природы долины реки Паз в ее верхнем, среднем и нижнем течении. Далее идет описание основных подходов и методов исследований. Последующие три главы книги посвящены анализу фауны, населения и экологии сообществ птиц Пасвика. Первая глава раскрывает историю изучения и современное состояние фауны птиц этого района. Во второй главе рассматривается видовая структура населения основных таксономических и экологических групп птиц. В третьей главе на примере фоновых видов воробьиных птиц обсуждаются механизмы формирования и функционирования сообществ птиц Пасвика. В целом книга представляет собой один из этапов изучения орнитофауны, который может служить отправной точкой для расширения и углубления фундаментальных и прикладных исследований в этом районе.

Исследования проводились при финансовой поддержке Рязанского государственного университета, государственного природного заповедника «Пасвик», Российского Фонда Фундаментальных исследований, Экологического центра «Сванховд» (Норвегия), Департамента по охране окружающей среды при канцелярии губернатора Финмарка (Норвегия), Управления лесного хозяйства Метсахаллитус (Финляндия).

В организации и проведении исследований нам оказывали помощь сотрудники Рязанского государственного университета А.П. Лиферов, К.И. Дагаргулия, С.И. Ананьева, Т.В. Селиванова, М.Ф. Соколова, Г.А. Капралова, В.М. Мохова, сотрудники заповедника «Пасвик» А.М. Хохлов, Т.Н. Соловьева, Г.А. Дмитренко, С.Г. Звягин, В.В. Палтышев, С.М. Ткачук, О.В. Макаров, сотрудники Кандалакшского заповедника А.С. Чавгун, В.В. Бианки, А.С. Корякин, И.П. Татаринкова, Р.Г. Чемякин, В.Е. Вдовин, сотрудники департамента по охране окружающей среды Финмарка С. Сканке, Б. Христиансен, П.Э. Фискебек, Э. Лунд, Т. Ошет, сотрудники экологического центра «Сванховд» К. Брудерсен, Р. Педерсен, Х.-Г. Эйкен, С. Викан, П. Аспхольм, М. Гюнтер, Т.-А. Бьерн, сотрудники пограничной службы России и Норвегии.

Помощь в сборе полевых данных оказывали студенты и аспиранты Рязанского государственного университета С.В. Балашов, Е.В. Баранцев, И.В. Бо-

ярченкова, О.В. Боярченкова, А.Г. Булычев, Н.С. Воробьева, С.В. Вулех, Д.Н. Горшкова, В.Н. Грачев, М.В. Гриценко, Г.В. Елизарова, С.М. Жиряков, А.А. Заколдаева, Н.В. Зуев, А.Е. Иванов, Е.И. Канайкина, Д.В. Кузьмина, С.В. Манухин, А.В. Мершиев, А.А. Михайлов, И.А. Немыкина, А.П. Савкин, М.С. Сесюнина, Л.П. Федякина, Н.Н. Чижикова, Г.П. Щербакова.

На разных этапах нашей работы в ней принимали участие российские специалисты Ю.А. Кушель, Э.М. Раковская, А.Н. Примеров, Ю.М. Бычков, В.А. Долотов, норвежские специалисты П.Г. Тингстад, Р.Е. Сконнинг-Кольстрем, финские специалисты П. Вейола, Р. Руухиярви.

Издание книги осуществлено на средства фонда ТАСИС ЕС в рамках проекта «Развитие устойчивого природного туризма и охраны природы в регионе Пасвик-Инари» (создание трехстороннего национального парка «Пасвик-Инари», Интеррег IIIА Север – Программа Добрососедства Коларктик).

Рисунки к книге и ее художественное оформление разработано и подготовлено В.А. Хохловым. Схемы кормового поведения выполнены Ю.А. Кушель. Фотографии для книги предоставили П.К. Блашкин, А.Р. Дуасбаев, С.Л. Елисеев, И.Е. Железнов, И.В. Зацаринный, Н.В. Зуев, К.Д. Коновалов, Н.В. Кудрявцев, Ю.А. Кушель, О.А. Макарова, С.Ю. Муллари, И.П. Назаров, О.А. Першин, Н.В. Поликарпова, В.Н. Савин, А.П. Савкин, В.В. Тяхт, Е.И. Хлебосолов, А.М. Хохлов, Б. Христиансен.

Всем указанным выше организациям, фондам и лицам авторы выражают глубокую благодарность.







## **Физико- географическая характеристика района исследований**

Долина реки Паз с прилегающими к ней территориями расположена на севере Фенноскандии. Она вытянута в северо-восточном направлении вдоль реки от ее истока — озера Инари, до устья — Бек-фьорда большого Варангер-фьорда Баренцева моря, и имеет общую протяженность около 150 км.

Пасвик представляет собой типичную озерно-речную долину севера Кольского полуострова, образованную рекой Паз с притоками — Наутсийоки, Сейгийоки, Корнетийоки, Лауккуйоки, крупными и мелкими озерами и озерными расширениями (Атлас Мурманской области, 1971).

Ширина реки колеблется от 200 м в районе Йорданфосса до 4 км в районе Ваггатема. Ее глубина составляет от 1 м на плесовых участках озеровидного расширения Хеюхенъярви до 21 м на водохранилищах. Общая площадь водосборного бассейна составляет около 32700 км<sup>2</sup> (Государственный водный кадастр, 1989). Река Паз имеет преимущественно снеговое питание со значительной долей дождевого и подземного стока. Годовой ход уровня воды в реке характеризуется весенним половодьем, повышенным стоком осенью, летней и зимней меженью. Превышение истока реки над устьем составляет 119,6 м, уклон поверхности — 80 см/км, расход воды — до 180 м<sup>3</sup>/сек. Полноводность реки и наличие незамерзающих порогов обусловило строительство на ней Каскада Пазских ГЭС, включающего пять российских и две норвежские станции. Если ранее река состояла из больших озер, связанных между собой протоками с живописными водопадами и стремнинами, то в настоящее время ее сток регулирован. В среднем течении реки имеет множество крупных заливов и расширений русла, которые носят названия озер: Воуватусъярви, Боссояврре, Сальмиярви.



Долина реки Паз (из Wikan et al., 1994). Красными кружками обозначены места проведения полевых исследований.



*Е.И. Хлебосолов*

Река Паз – главная водная артерия Пасвика.



*С.Ю. Муллари*

Озеро Каскамаярви расположено в межгорной котловине и имеет тектоническое происхождение.

Лед на реке образуется в конце октября – начале ноября и тает в середине или в конце мая. Толщина льда различна: от 1 см на перекатах до 1 м у берега. Крупные пороги и отводные каналы ГЭС не замерзают в течение всей зимы.

Озера, расположенные вдоль реки Паз, занимают значительную часть ее долины и имеют разное происхождение. Одно из крупных озер Пасвика Каскамаярви площадью около 188 га и глубиной до 20 м расположено в зоне тектонического разлома. Небольшие по площади озера повсеместно распростра-



*С. Ю. Муллари*

Небольшие лесные озера служат характерной чертой ландшафта Пасвика.

нены на равнине, а также в котловинах на останцовых возвышенностях и между ними.

Рельеф Пасвика низкоротный со средними высотами около 50 м и максимальными — до 400–500 м. Он существенно меняется от истока реки Паз к ее устью. Верховья реки в окрестностях озера Инари представляют собой заболоченную низменную равнину с развитой озерно-речной сетью, лежащей на высоте от 150 до 100 м над уровнем моря. В районе среднего течения реки распространены изолированные останцовые холмы и массивы, высота которых к северу увеличивается от 250 до 400 и более метров. Низовья реки окружены денудационной равниной с останцовыми холмами. Они имеют плоские вершины, крутые склоны и поднимаются до 400–500 м над уровнем моря. Для них характерны каменистые россыпи, осыпи и выходы коренных пород. Прибрежная часть равнины обрывается к морю уступом высотой 100–150 м. Пересекающие равнину разломы образуют глубоко вдающиеся в сушу морские заливы (фьорды), имеющие преимущественно северо-восточное и северное простирание.

Долина реки Паз с прилегающими к ней территориями представляет собой участок Балтийского щита Русской платформы. Здесь широко представлены сильно метаморфизированные породы архея и протерозоя — граниты и гнейсы. Они обнажены на вершинах горных массивов. В понижениях коренные породы перекрыты четвертичными отложениями морского, ледникового и водно-ледникового происхождения (Апухтин, 1958, 1967; Лаврова, 1960). В настоящее время на данной территории формируются разнообразные элювиально-делювиальные отложения.

В тектоническом отношении в пределах Пасвика преобладают архейские складчатые сооружения, измененные карельской складчатостью, и докарельские гранитоиды в переработанных массивах. Карелиды имеют многоярусное строение. Они пересечены зонами глубинных разломов с интрузиями разного



*А.М. Хослов*

Зима в Пасвике долгая и суровая. Лишь немногие звери и птицы приспособлены к жизни в этих условиях.

возраста. Многочисленные разрывы кристаллического фундамента, омоложенные в последующее время, расчлениют его на мелкие блоки, движения по которым продолжается и сегодня.

Климат этого района определяется его положением между крупным водным бассейном на севере и обширными материковыми районами на юге. Согласно схеме климатического районирования Б.П. Алисова (1969), северо-западная часть Кольского полуострова относится к атлантико-арктическим областям двух климатических поясов: умеренного и субарктического. Южная часть Пасвика расположена в умеренном климатическом поясе в подзоне северной тайги. Северная часть этого района находится в субарктическом климатическом поясе, входит в подзону лесотундры и зону тундры. Отличительной особенностью погоды служит высокая повторяемость циклонов зимой и антициклонов летом (Алисов, 1969).

Влияние Нордкапской ветви Северо-Атлантического теплого течения, входящей в Баренцево море, близкое к океану положение Пасвика смягчает климат и препятствует замерзанию заливов. Этот район характеризуется сравнительно мягкой зимой и прохладным летом, высокой влажностью воздуха, большим количеством осадков и числом дней с осадками, частыми и быстрыми сменами погод при изменении направления ветра. Положение Пасвика в высоких широтах ( $68^{\circ}57' - 69^{\circ}45'$  с.ш.) с низкой полуденной высотой солнца обуславливает круглосуточные полярные дни летом и продолжительные ночи с короткими полуденными сумерками зимой.

Зима — самый продолжительный сезон года. Она наступает в Пасвике обычно в начале октября и заканчивается в конце апреля. Весна, как правило, поздняя и короткая. Лето длится с начала июня до конца августа. Осень непродолжительная и дождливая. Проникновение теплого воздуха с Атлантики зимой вызывает оттепели. Вторжение сухих и холодных масс воздуха из высоких





*А.М. Хохлов*

Весна наступает обычно в конце апреля, но снег полностью сходит только к середине мая.

широт приводит к сильному похолоданию во время зимы, а летом к заморозкам, которые, за исключением июля, возможны в течение всех месяцев года. Средняя продолжительность безморозного периода в долине реки Паз составляет 97 дней, максимальная – 148 дней, минимальная – 62 дня.

При среднегодовой температуре воздуха около  $0^{\circ}\text{C}$  абсолютные максимумы и минимумы температур существенно меняются с севера на юг. Самые холодные зимние месяцы – январь и февраль. Средние многолетние температуры января на юге района составляют  $-13$ – $-14^{\circ}\text{C}$ , в северной его части  $-6$ – $-10^{\circ}\text{C}$ . Абсолютный температурный минимум равен  $-48^{\circ}\text{C}$ , он приходится на январь. Средние многолетние температуры июля –  $10$ – $14^{\circ}\text{C}$ . Абсолютный температурный максимум зарегистрирован в июле и равен  $33^{\circ}\text{C}$ .

Влияние теплых атлантических и холодных арктических воздушных масс обуславливает резкие контрасты температур в течение всего года (Яковлев, 1961). Например, зимой перепад температур в течении суток может составлять от  $-40^{\circ}\text{C}$  до  $+7^{\circ}\text{C}$ . Зимой в долине реки Паз преобладают южные и юго-западные ветры, летом – северные и северо-восточные. Среднегодовая скорость ветра составляет от 1,7 м/с на юге района до 3,7 м/с на севере.

Близость к побережью Баренцева моря определяет интенсивность и количество выпадающих осадков. Значение их среднегодовой суммы колеблется от 440 до 530 мм, большая часть которых приходится на теплый период. Наименьшие значения среднемесячной суммы осадков наблюдаются в марте-апреле. Зимой максимальное количество осадков выпадает на побережье, летом – на юге района.

Снежный покров устанавливается в начале зимы и держится в среднем 190–200 дней в году. Высота его нарастает в первую половину зимы, затем он существенно уплотняется в результате метелей и оттепелей. Средняя высота снежного покрова варьирует от 80 см на юге района до 40 см на севере. Значительная мощность снегового покрова препятствует сильному и глубокому промерзанию почв в зимнее время. Однако весной снег тает медленно, вследствие чего почвы, особенно в понижениях, длительно находятся в переувлажненном состоянии и долго прогреваются.



С.Ю. Муллари

Период белых ночей закачивается в начале августа.

На формирование почвенного покрова определяющее влияние оказывают низкие температуры, преобладание осадков над испарением, низкая зольность растительности (Белов, Барановская, 1969; Лукина, Никонов, 1996). Разнообразие рельефа, четвертичных отложений и микроклиматических условий способствует мозаичности почвенного покрова Пасвика. Здесь на сравнительно небольших участках местности сухие, хорошо дренируемые почвы граничат с влажными слабодренируемыми. Большинство почв развивается на песчаных и супесчаных, грубовалунных моренных и флювиогляциальных отложениях в условиях хорошего дренажа. Наибольшие площади в этом районе заняты иллювиально-железистыми подзолами. Повсеместно распространены болотные почвы. Под сухими кустарничковыми тундрами встречаются подбуры, на кристаллических породах горных тундр — горные тундровые примитивные щебнистые почвы. Локально представлены торфяно-болотные и дерновые почвы.

Характерной особенностью растительного покрова долины реки Паз служит широкое распространение здесь сосновых лесов. Это самые северные хвойные леса Европы (Исаченко, 1961; Тыртиков, 1995). Хотя в последнем столетии здесь вели масштабную рубку леса, добычу полезных ископаемых, строительство гидроэлектростанций, в Пасвике встречаются нетронутые леса и на больших площадях природа сохранила свой первоначальный вид (Малькова, Пешев, 1997). В нижнем течении реки Паз сосновые леса постепенно сменяются горно-березовыми, а затем переходят в тундру.

Основными лесообразующими породами Пасвика служат сосна обыкновенная *Pinus silvestris* L. (ее форма — сосна лапландская *Pinus lapponica*) и береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. (Костина, 1995). Ель сибирская (*Picea abova-*



А.М. Хохлов

Осень — один из самых красивых сезонов года в Пасвике.



А.М. Хохлов

Сосновые и сосново-березовые леса простираются по долине реки Паз далеко на север.

*ta* Ledeb.) редка. Она встречается в виде отдельных деревьев или небольшими куртинами.

Сосновые леса Пасвика очень разнообразны. Лишайниковые сосняки (или сосняки-беломошники) произрастают на сухих, песчаных и каменисто-щебнистых почвах, типичные лишайники представлены родами *Cladonia*, *Cetraria*, *Stereocaulon* (Цветков, Чертовской, 1978). В более увлажненных местах растут моховые сосняки — зеленомошники, долгомошники, сфагновые,



Е.И. Хлеболов

Пояс горно-березовых лесов занимает обширные пространства в нижнем течении реки Паз.

травяные и кустарничковые. Наиболее распространены в Пасвике сосняки кустарничково-лишайниковые и лишайниково-кустарничковые. Реже встречаются лишайниково-зеленомошные и зеленомошно-кустарничковые сосновые леса. Кустарничковый ярус в них представлен брусникой и черникой, иногда багульником и голубикой. Среди мхов господствуют различные виды родов *Pleurozium* и *Hylacomium*.

Первичные березняки встречаются по берегам рек и ручьев. Вторичные березовые леса занимают участки после рубок. В основном береза образует второй ярус леса в смешанных древостоях. Кроме березы пушистой, известны эпизодические находения березы повислой (*Betula pendula* Roth), но больших сообществ она не образует. В увлажненных местах по долинам ручьев и берегам реки Паз среди берез встречаются заросли ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench s. l.) и осины (*Populus tremula* L.). На участках террас в травянистом ярусе березовых лесов встречаются папоротники и шведский дерен (*Chamaepericlymenum suecicum* L.).

В лесотундре береза пушистая является основной породой, которая образует березовые редколесья и редины. Однако некоторые ботаники (Раменская, 1972) считают, что это другой вид *Betula tortuosa* Ledeb. Деревья имеют в высоту от 5–6 м на юге подзоны до 1 м на севере. Под пологом березы растут береза карликовая, различные ивы, можжевельник сибирский, рябина Городкова. Напочвенный покров лишайниковый, лишайниково-зеленомошный и лишайниково-кустарничковый.

Для крупных возвышенностей характерна высотная поясность. В пределах подзоны северной тайги нижние части склонов до высоты около 200 м заняты лесом. Чаще всего это воронично-брусничные и воронично-черничные сосняки с примесью ели и березы. Выше по склонам лес становится более разреженным, а в его структуре начинает преобладать береза. Постепенно он переходит

в березовое криволесье, а выше отметки 300 м начинается горная тундра. Здесь широко распространены лишайниково-кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры со скальными обнажениями и каменисто-щебнистыми пятнами. Встречаются участки кустарничково-травяных, травяных, заболоченных сфагново-кустарничковых тундр (Раменская, 1972). В пределах подзоны лесотундры нижние части склонов заняты горно-березовым лесом. Он постепенно сменяется березовым криволесьем, переходящим выше в горные тундры и голыцы.

Равнинность поверхности долины реки Паз, наличие понижений между останцовыми возвышенностями и моренными холмами, близкое залегание грунтовых вод и постоянно избыточное увлажнение способствует широкому распространению болот. Они имеют преимущественно атмосферное и в меньшей степени грунтовое питание. В Пасвике в основном представлены болота гетеротрофного и мезотрофного типов, грядово- и кочковато-мочажинные, травяные и травяно-моховые. Местами встречаются кустарничково- и кустарничково-моховые болота. Здесь также имеются типичные эутрофные и олиготрофные болота. Большая часть болот приурочена к берегам реки Паз, озерам и ручьям. Гораздо реже отмечаются болота на возвышенных участках местности, на полого-наклонных уступах, в распадках и межгорных котловинах.

Рассмотренные выше физико-географические условия оказывают существенное влияние на фауну птиц долины реки Паз и прилегающих к ней территорий.





# Подходы и методы исследований

Материалом для книги послужили данные, полученные во время экспедиционных и стационарных работ 1998–2007 гг. в заповеднике «Пасвик» (Россия), национальном парке «Верхний Пасвик» (Норвегия) и их окрестностях в верхнем, среднем и нижнем течении реки Паз.

В целом исследования были направлены на изучение фауны, видовой структуры населения и механизмов формирования и функционирования сообществ птиц.

Изучение фауны и видовой структуры населения птиц проводили с помощью ежегодных учетов различных групп птиц в их характерных местообитаниях, а также путем регистрации птиц во время экскурсий и специальных орнитологических исследований. Эти данные послужили для анализа видового состава, численности и пространственного распределения птиц в природных экосистемах Пасвика.

Учет водоплавающих птиц на реке Паз проводили с лодки, а на других водоемах во время пеших маршрутов (Исаков, 1952; Методические указания..., 1971; Приклонский, Панченко, 1971). Лодочные маршрутные учеты на реке Паз осуществляли совместно с норвежскими орнитологами дважды в течение гнездового сезона в конце мая и начале июня. Учет вели одновременно с двух лодок. На маршруте длиной 10 км подсчитывали всех птиц, встреченных на обоих берегах и на середине реки. Пешие учеты проводили на модельных территориях, включавших основные местообитания водоплавающих птиц. Различные типы местообитаний выделяли в зависимости от площади водоема, глубины открытых участков воды, характера дна, наличия течения и степени зарастания водной и прибрежной растительностью.

Тетеревиных птиц подсчитывали во время зимних маршрутных учетов, которые ежегодно проводятся в заповеднике «Пасвик» (Методические указания..., 1990). Маршруты были расположены в разных типах леса, на болотах и в горной тундре. Учеты проводились на лыжах и мотонартах. Дополни-



*Н.В. Поликарпова*

Учеты водоплавающих и околоводных птиц на реке Паз проводятся совместно российскими и норвежскими орнитологами.

ные данные о численности тетеревиных дает анализ регистраций птиц, встреченных на экскурсиях (Летопись природы..., 1997, 1998а, 1998б, 1999, 2000, 2001, 2003а, 2003б, 2005а, 2005б).

Учет куликов проводили на модельных болотах с помощью картирования охраняемых гнездовых территорий. При этом ежегодно отмечали условия обитания и характер пространственного распределения птиц на небольших болотах и на разных участках крупных болот (Летопись природы..., 2001, 2003а, 2003б, 2005а, 2005б).

Воробьиных птиц учитывали в гнездовой период методом маршрутного учета без ограничения полосы обнаружения с расчетом плотности населения по средним дальностям обнаружения птиц (Равкин, Челинцев, 1990, 1999). Учетные маршруты включали различные типы лесных, болотных и горно-тундровых местообитаний, а также прибрежные участки реки Паз. Во время учетов описывали рельеф, структуру растительности, характер увлажнения и другие факторы среды, которые влияют на видовой состав, численность и пространственное распределение птиц в данном районе. Для некоторых видов птиц проводили абсолютный учет численности с помощью картирования гнездовых территорий.

Механизмы формирования и функционирования сообществ изучали с помощью сравнительного анализа структуры экологической ниши и характера биоценологических связей птиц в природных экосистемах Пасвика.

Современные подходы и методы позволяют объективно описывать экологическую нишу птиц и точно определять их место в природе. В орнитологических исследованиях широкое распространение получает целостный подход к изучению структуры экологической ниши птиц, основанный на концепции одномерной иерархической ниши (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 1996, 1999, 2002).



*Н.В. Поликарпова*

Маршрутные учеты служат одним из основных методов изучения фауны и видовой структуры населения воробьиных птиц.

Согласно этой концепции экологическая ниша определяется как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой видом функции в экосистеме, и выражается в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении птиц. Кормовое поведение является устойчивым, стереотипным видовым признаком, определяющим выбор птицами характерных микростаций, их биотопическое и географическое распределение, состав пищи, тип социальной организации (MacArthur, 1958; Root, 1967; Williamson, 1971; Holmes et al., 1979; Robinson, Holmes, 1982; Fitzpatrick, 1985; Хлебосолов, 1993, 1999, 2004).

Для успешного выполнения своей функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у птиц формируются разнообразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие признаки, образующие систему иерархически соподчиненных адаптаций птиц к условиям среды обитания. При этом кормовое поведение, как особенный биологический феномен, не ставится в один ряд с другими признаками вида, а рассматривается в качестве системного признака, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, является их интегральным выражением и целостно характеризует специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 1993, 1996, 1999, 2004, 2005).

Изучение механизмов формирования и функционирования сообществ проводили на примере фоновых видов воробьиных птиц, обитающих в лесу, на болотах, в прибрежных кустарниках и горной тундре. При изучении структуры экологической ниши птиц в первую очередь выявляли особенности их кормового поведения. Поскольку стереотип кормового поведения птиц сохраняется в разных экологических условиях и в разных точках ареала (Хлебосолов, 1993), для характеристики кормового поведения некоторых видов птиц использовали данные, полученные нами в других районах. Особенности кормового поведения тесно связаны с характером местообитаний и структурой



микростаций, используемых птицами для поиска и добывания пищи. Поэтому одновременно с наблюдением за кормовым поведением проводили анализ биотопического и микростационального распределения птиц.

Наблюдения за кормовым поведением птиц проводили в их местообитаниях, подробно записывая с помощью диктофона все элементы кормовой активности. Отмечали последовательность выполнения кормовых маневров (прыжок, полет, осматривание, трепещущий полет на одном месте, подвешивание к веткам, полет-погоня за насекомыми, клевок). Длину и направление прыжков и полетов определяли на глаз. Для лесных видов птиц выделяли пять направлений передвижения: вверх, выше, горизонтально, ниже, вниз. В дальнейшем полученные данные переносили на бумагу и составляли интегрированную картину кормового поведения каждого вида, включающую данные о наборе используемых птицами кормовых маневров, последовательности их выполнения, соотношении прыжков и полетов различной длины и направлений, продолжительности высматривания добычи. Одним из наиболее специфических показателей кормового поведения воробьиных птиц служит последовательность выполнения ими кормовых движений (Хлебосолов, 1993; Дубровский и др., 1995). Поэтому строили графические схемы кормового поведения птиц, которые показывают частоту и последовательность выполнения ими характерных кормовых движений (более подробно о способе построения графических схем кормового поведения птиц см. Хлебосолов, 1999). При обозначении кормовых маневров пользовались терминологией, предложенной в работах Холмса с соавторами (Holmes et al., 1979), Фитцпатрика (Fitzpatrick, 1980), Ремсена, Робинсона (Remsen, Robinson, 1990).

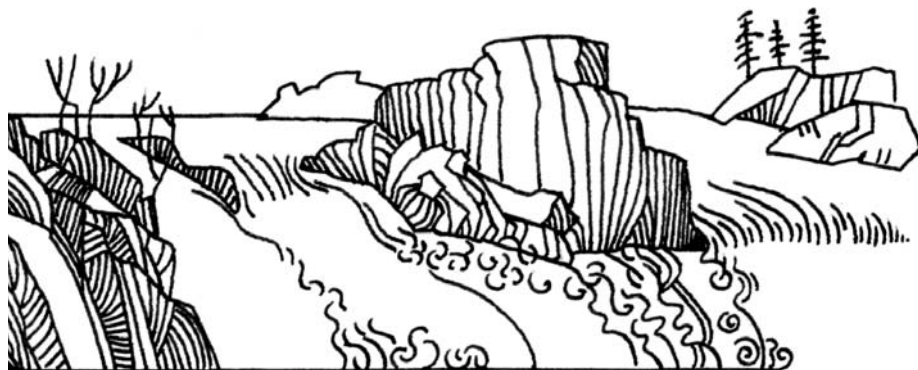
Биотопическую приуроченность птиц определяли с помощью подробного описания структуры растительности на их гнездовых территориях. Описание проводили в круге площадью 500 м<sup>2</sup>. На каждой территории проводили от одного до трех описаний в зависимости от степени неоднородности растительности. Использовали следующие показатели: вид деревьев, густота древостоя и подлеска, высота деревьев и кустарников, число ярусов, проективное покрытие и объем крон деревьев, проективное покрытие и густота травянистого покрова, наличие полян и опушек.

При встрече кормящейся птицы описывали микростации, т.е. непосредственное место кормежки птиц, которое по своему масштабу сопоставимо с размером птицы.

Для лесных видов птиц, обитающих в кронах деревьев, отмечали вид дерева или кустарника, положение птицы в кроне. В вертикальном направлении крону подразделяли на верхнюю, среднюю и нижнюю часть. В горизонтальном направлении выделяли ствол, внутреннюю, среднюю и наружную части кроны, описывали архитеконику и форму кроны, направление и густоту роста веток, характер распределения листвы или хвои на ветках.

Для птиц, кормящихся на земле, отмечали структуру микрорельефа, размер неровностей поверхности земли, характер напочвенного покрова, высоту и распределение наземной растительности, соотношение участков, занятых землей, камнями, травой, и другие показатели, которые позволяют птицам кормиться в данном месте характерным способом.

На основании полученных данных проводили сравнительный анализ поведения и экологии птиц, определяли способы разделения ресурсов, экологической сегрегации и расхождения по нишам. Все это позволяет понять, каким образом птицы избегают межвидовой конкуренции, обитают совместно на одной территории и образуют сообщества.









**Глава 1**  
**История изучения**  
**и современное состояние**  
**фауны птиц Пасвика**





Изучение птиц Пасвика имеет богатую историю. Поэтому изложение результатов современных исследований целесообразно предварить кратким обзором вклада тех авторов, с которых начиналось изучение птиц этого района. Анализ прошлого позволит нам более полно охарактеризовать современное состояние и лучше представить, какие изменения в фауне птиц происходили здесь ранее и наблюдаются в настоящее время.

## **1.1. История изучения птиц Пасвика**

Пасвик расположен в пограничном районе России, Норвегии и Финляндии, поэтому наибольший вклад в изучение его орнитофауны внесли представители трех стран-соседей. Это были не только зоологи, но и высокопоставленные чиновники, фотографы, любители природы, религиозные деятели, ученые разных специальностей — археологи, этнографы, филологи. Сохранившиеся до наших дней документы, статьи, отчеты легли в основу этого исторического обзора, главная цель которого состоит в характеристике основных этапов изучения птиц Пасвика. Ниже мы остановимся на наиболее значимых работах, имеющих непосредственное отношение к описываемому району. Собранные нами данные взяты преимущественно из отечественных источников, а также из современных публикаций норвежских и финских авторов. Значительная часть сведений почерпнута из обзора В.В. Бианки, посвященного истории изучения птиц Кольского полуострова (1982).

Анализ архивных материалов XVI—XVIII веков и некоторых публикаций XIX—XX веков показывает, что первые сведения о фауне птиц Пасвика сделаны людьми разных национальностей и занятий, побывавшими в долине реки Паз или жившими здесь какое-то время. Они фрагментарны и охватывают небольшое количество видов птиц.

В документах XVI—XVII веков и более поздних публикациях, касающихся создания и деятельности Трифонов Печенгского монастыря, мы находим описание монастырских владений на Паз-реке (Харузин, 1890; Ануфриев, 1916). Из обитавших в этом районе птиц отмечены тетерев, белая куропатка, обыкновенная гага. Эти же виды приведены в отчетах путешественников и чиновников, следовавших по служебной надобности через Пасвик и останавливавшихся здесь на отдых.



Рукопись упсальского профессора Иоганна Шеффера из Страсбурга, написанная по-латыни и датированная 1674 годом, содержит разнообразные сведения о Русской Лапландии, о быте и занятиях местных жителей-лопарей (Schefferi, 1674). В отношении птиц информация крайне скудна и касается исключительно охотничьих видов.

В путевых заметках доктора медицины А. Држевецкого, члена комиссии по проверке границы между Россией и Норвегией, побывавшего на Паз-реке в 1871 году, отмечается, что из птиц в большом количестве водится белая куропатка, которую местные жители употребляют в пищу. Автор добавляет, что «те-терева здесь редки, а перелетных птиц из отряда плавающих и в особенности разных пород уток здесь много, но лопари их не ловят» (цит. по Мацак, 2005).

Интересные сведения по орнитофауне Пасвика приведены в дневнике путешествия русского консула Дмитрия Бухарова, опубликованном в статье «Поездка по Лапландии» в 1885 году. Осенью 1883 года он поднимался на лодке вверх по реке от устья Паза до озера Инари. Описывая красоту этих мест, он отмечает, что в районе правого притока Мениккайоки, «...вся местность представляет царство птиц; целые стаи разных уток. По берегам на деревьях укреплены сделанные из березового лубка гнезда, отсюда колонисты берут яйца доверчивых наседок». Приближаясь к горе Калкупя, путники видели взлетающих уток, лебедей, а в воздухе — «вереницу черных гусей». На отлогих берегах, покрытых соснами и березами, «важно разгуливали несколько громадных глухарей». В своей статье Д. Бухаров отмечает: «...протекая по совершенно низменной местности, река Паз образует несколько болотистых, кочковатых островов, густо поросших частым кустарником и осокой. Летом здесь должно быть раздолье всяким пернатым, да и теперь мы часто поднимаем целые стаи уток». Работа Д. Бухарова представляет собой первое опубликованное мнение о богатстве птиц этого района.

Несколько позднее Пасвик по долгу службы посещал доктор Андреас Бредал Вессель из Киркенеса со своей женой журналисткой Элисиф. Попутно они проводили фенологические наблюдения, делали фотографии природы и поселений лопарей на реке Паз. В статье «Орнитологические вести из Сид-Варангера» (Wessel, 1904) А.Б. Вессель помещает данные о сроках весеннего прилета птиц близ Киркенеса в 1887–1904 гг. Их сравнение с современными данными, проведенное В.В. Бианки, показывает значительное сходство сроков прилета птиц в этом районе (Летопись природы..., 1997).

А. Энгельмейер в своей публикации «По русскому и скандинавскому северу: путевые воспоминания» (1902) упоминает водящихся здесь во множестве сокола-сапсана и кречета.

Следующим этапом изучения орнитофауны Пасвика стало издание в конце XIX века систематических сводок птиц Кольского полуострова, которые включали описание видов, обитающих в долине реки Паз. Это стало возможным благодаря многочисленным научным изысканиям и экспедициям, принятым на протяжении всего XIX века.

Здесь побывало немало известных ученых, опубликовавших результаты своих исследований. Однако значительное количество работ сделано на основе обобщений и по материалам других авторов. Их анализ показывает, что в составлении списков птиц этой части Кольского полуострова прямо или ко-

свенно принимали участие многие ученые. Среди них академик К.М. Бэр, впервые побывавший на Кольском полуострове по пути на Новую Землю в 1837 году. В 1840 г. он специально приезжал сюда вместе с А.Ф. Миддендорфом — «первым русским зоологом, описавший орнитофауну нынешней территории Мурманской области» (Бианки, 1982).

Значительный опубликованный и неопубликованный материал по этому району сумел собрать ученый Н.Н. Харузин, путешествовавший по реке Паз вместе со своей сестрой В.Н. Харузиной. Активную помощь в сборе данных ему оказывал знаток этих мест настоятель Борисоглебской церкви Пазрецкого погоста о. Константин Щеколдин. Результаты научных изысканий Н.Н. Харузин изложил в обширном труде «Русские лопари», изданном в 1890 году. В нем автор приводит выписку из писцовой книги Алая Михалкова, в которой дается инвентаризация всех промыслов Кольского полуострова. Он использовал также данные скандинавских исследователей, подробно цитировал материалы, опубликованные в статистической сводке Н. Дергачева «Русская Лапландия» (1877). В работе «Русские лопари», как и во многих других публикациях, среди обширных и разнородных материалов мы встречаем упоминания о птицах. Они крайне скудны и специального списка видов автор не приводит. Вместе с тем, благодаря усилиям многих исследователей XIX века, собиравших сведения по орнитофауне северо-западной части Кольского полуострова, были накоплены необходимые материалы для описания птиц этого края.

В 1887 году в Санкт-Петербурге Федором Дмитриевичем Плеске была опубликована сводка «Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова». Сотрудник Зоологического музея, а позже его директор, профессиональный зоолог и очень скрупулезный человек Ф.Д. Плеске побывал на Кольском Севере в 1880 году в составе экспедиции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Перед членами экспедиции стояла задача пройти «поперек» Русскую Лапландию от Кандалакши до Колы. Затем участники экспедиции на пароходе через норвежские порты Вадсё и Вардё вернулись в Архангельск и далее в Санкт-Петербург. Мы намеренно называем пункты маршрута, так как из этого становится ясным, что Ф.Д. Плеске, по крайней



Ф.Д. Плеске обобщил результаты предыдущих исследований и составил подробный обзор фауны птиц Кольского полуострова, включая долину реки Паз.



Г.Ф. Гебель на основании собственных исследований и литературных данных дополнил список птиц Русской Лапландии, существенно расширив перечень видов, обитающих в долине реки Паз.

мере, проплывал на корабле из России в Норвегию и обратно поблизости от устья реки Паз. Это были обычные рейсовые пароходы, на которых можно было совершить экскурсию на побережье и в устья рек. Будучи очень добросовестным зоологом, Федор Дмитриевич пришел к мысли, «что на основании собственных наблюдений» и материалов своих спутников по экспедиции, он не в состоянии осветить полностью состав фауны Русской Лапландии. Поэтому по возвращении он приступил к изучению литературы. Это затянуло завершение отчета на семь лет. В нем Ф.Д. Плеске указал, что при характеристике фауны он не ограничился только Русской Лапландией, но включил в него сведения по соседним норвежским и шведским землям. Судя по описанию, им была взята обширная территория от Ледовитого океана до Кандалакши и от восточного побережья Кольского полуострова до северной оконечности Ботнического залива Балтийского

моря и рек Торнео, Муонио и Тана. Следовательно, долина реки Паз и окружающие ее пространства полностью вошли в его обзор. Список литературы, проанализированной Ф.Д. Плеске, составляет около трехсот источников. Кроме того, Федор Дмитриевич использовал неопубликованные сведения, предоставленные ему финскими орнитологами Палменом, Мела и Энвальдом. Всего в сводке Ф.Д. Плеске указано 235 видов птиц, в том числе 180 для территории Кольского полуострова и не менее 25 видов, характерных исключительно для его западных районов. Он также выделил растительные пояса Русской Лапландии, согласно которым Пасвик был отнесен к лесной зоне со смешанным лесом из ели и сосны, доходившим по реке Паз практически до побережья Баренцева моря. Как отмечает В.В. Бианки, долготных границ Федор Дмитриевич не провел (Летопись природы..., 1997). Этот недочет исправил Г.Ф. Гебель, составивший следующую сводку птиц Кольского полуострова.

В 1902 году Германом Федоровичем Гебелем была опубликована работа под названием «Материал по орнитологии Лапландии и Соловецких островов», содержащая сводку птиц Русской Лапландии. Она была написана по результатам собственных исследований автора, изучавшего орнитофауну Кольского полуострова в период с 1879 по 1901 год, а также на основе анализа большого количества публикаций российских и иностранных авторов и устных сообщений. Г.Ф. Гебель описал 193 вида птиц и отметил 133 вида, гнездящихся на Кольском полуострове. Для 34 видов птиц были приведены сведения по срокам размножения. В своей статье о Германе Федоровиче В.В. Бианки отме-



Охотничий билет, разрешающий Х. Сконнингу добычу зверей и птиц на территории России.

чает, что в 1896, 1898 годах он ездил в Финляндию, а в 1901 году был на озере Инари и в Варангер-фьорде, следовательно, побывал и в Пасвике (Бианки, 2000). Для характеристики птиц долины реки Паз Г.Ф. Гебель использовал сведения, полученные им в Киркенесе от доктора А Весселя и большого любителя охоты на птиц, коллекционера птичьих яиц шведского барона Г. Лилиештирна. Территорию Русской Лапландии автор поделил на 16 округов. При этом он отметил, что река Паз служит границей между «округом Инари и Варангера» на западе и «бассейном реки Паз» восточнее ее (Там же). Для долины реки Паз Гебель указал 136 видов птиц (Летопись природы..., 1997).

Известно, что материалы, собранные экспедицией в 1899–1901 гг., позже описал В.Л. Бианки, а ее участник Н.А. Смирнов опубликовал ряд интересных сведений в журнале «Природа и охота» за 1901–1902 гг., в том числе вместе с Гебелем (Бианки, 1982).

Очередным этапом орнитологических исследований Пасвика стало составление и уточнение списка видов, обитающих на реке Паз и на прилегающих к ней территориях.



Х. Сконнинг проводил детальные орнитологические наблюдения на реке Паз с 1900 по 1907 гг. По результатам своей работы он опубликовал фаунистическую сводку птиц данного района.

Большую роль в решении этой задачи сыграл норвежский исследователь Ханс Сконнинг. Он приехал в этот район в 1900 году вместе со своим помощником и другом Юханом Куреном. Оба молодых человека были очень увлечены охотой, совершали далекие поездки в поисках мест, богатых дичью. Услышав о том, что на северо-востоке Норвегии места обильны пернатой дичью, они решились на переезд в Пасвик. Здесь они действительно увидели птичье «эльдorado», и их мечта осуществилась. Несколько лет друзья увлеченно занимались охотой, препарировали птиц, делали чучела, собирали яйца и жили продажей их музеям и частным лицам. Собранные ими в Пасвике материалы оказались не только в Норвегии, но и в Швеции, Дании, Германии, Бельгии, Франции, Австрии, Америке. За это время Ханс Сконнинг женился, обзавелся детьми. В Ноатуне он построил дом, который одновременно служил ему лабораторией, охотничьим домиком и местом наблюдений за птицами. Затем он перебрался в Ставангер. Кроме охотничьих занятий, Ханс Сконнинг занимался составлением списка птиц Пасвика, который он опубликовал в 1907 году в книге «Орнитофауна Восточного Финнмарка» (Schaanning, 1907). В список вошло 172 вида, добытых им на реке и ее окрестностях. Эта сводка — наиболее полный список птиц долины реки Паз на начало XX века. Она содержит также краткие сведения по экологии обитающих здесь видов.

Книга Сконнинга до настоящего времени не утратила своего значения. Она послужила основой для проведения повторных исследований в конце XX века. За прошедшее столетие, несмотря на сильное антропогенное воздействие — военные события, строительство металлургических комбинатов, возведение плотин гидроэлектростанций, рубку леса, — количество видов птиц несколько увеличилось. Благодаря этому возникла идея создания общего природного резервата — заповедника, который бы сохранил это «птичье место».

После Х. Сконнинга, орнитофауну Пасвика изучали многие исследователи, существенно дополнившие список встреченных здесь видов. В 1916 г. В.Л. Бианки подвел итоги фаунистических исследований на северо-западе европейской России от Баренцева моря до центральных областей (Бианки, 1982). В его сводке было указано 202 вида. Для ее составления были использованы новые материалы отечественных и зарубежных исследователей. Интересно, что автор книги разделил эту территорию на ряд орнитогеографических округов, где побережье Ледовитого океана и прилегающая северная часть Лапландии получила название Тундрового лапландского округа, а южная часть Кольского полуострова вошла в Лесной лапландский округ. В работе



В.Л. Бианки есть ссылка на публикацию финского орнитолога Мела-Кивирикко (Mela-Kivirikko, 1909, цит. по Бианки, 1982), изучавшего птиц не только своей страны, но и прилегающих к ней районов Карелии и Кольского полуострова. Кроме него, изучением птиц долины реки Паз в 20–30 гг. занимались и другие финские орнитологи (Mericallio, 1924, 1934, 1938; Carpelan, 1927; Vaaramo, 1935; Jany, 1938; Keltirfngas, Harala, 1938; Ruthke, 1939; Siivonen, 1941, цит. по Бианки, 1982). Проанализировав эти и другие работы, опубликованные в период с 1922 по 1990 гг., В.В. Бианки отмечает, что все они носят фаунистический характер, так как их авторы работали здесь кратковременно, и материал собирался попутно. Исключения составляют две работы: статья Х. Блэра (Blair, 1936), где приведены материалы по птицам Восточного Финнмарка, а также атлас птиц Финнмарка с рисунками и картами, показывающими размещение и численность видов (Frantzen et al., 1991). К сожалению, в атласе не приведена библиография, из которой было бы ясно, на основании каких материалов составлены повидовые очерки.

В 1987 году норвежский исследователь, публицист, большой знаток истории и природы долины реки Паз Стейнар Викан подготовил рукопись, содержащую список видов позвоночных животных Пасвика (Wikan, 1987). В нем приведен перечень из 218 видов птиц, обитающих в этом районе. Для составления списка видов и определения их статуса Викан собрал все имеющиеся материалы по долине реки Паз. По мнению этого исследователя, из всего количества встреченных здесь видов, только 121 гнездится. Для остальных видов гнездование на то время не было подтверждено. Список Викана подвел итоги фаунистических исследований XX века. Позднее он был опубликован в Приложении к книге С. Викана, О.А. Макаровой, Т. Ошета «Пасвик: Норвежско-российский заповедник» (Wikan et al., 1994). В ней приведен полный список птиц с указанием латинского, русского и норвежского названия вида. Позднее с участием С. Викана был подготовлен справочник позвоночных животных заповедника «Пасвик» с добавлением финского и английского названий видов (Макарова, Викан, 1996).

Следующий этап орнитологического изучения долины реки Паз начался в 90-х годах XX века и продолжается до настоящего времени. Главным его отличием служит организация разнообразных фаунистических, популяционных и синэкологических исследований птиц Пасвика. Это стало возможным благодаря международному сотрудничеству трех стран и созданию в среднем течении реки Паз в 1992 году российского заповедника «Пасвик» и в 1993 году норвежского заповедника «Pasvik naturreservat».

Орнитологические исследования в долине реки Паз особенно активизировались в период проектирования этих заповедников в 1990–1992 гг. Их инициаторами и первыми исполнителями с российской стороны стали В.В. Бианки, В.В. Никифоров, О.А. Макарова и А.М. Хохлов. С норвежской стороны особую роль в создании заповедников по обе стороны от государственной границы и развитии орнитологических исследований в этом районе сыграли С. Викан, С. Сканке, П.Г. Тингстад, К. Брудерсен, Б. Христиансен, Г. Мортен, П. Аспхольм. Именно эти люди заложили основы нового этапа международного сотрудничества в изучении птиц Пасвика, о чем следует сказать более подробно.



*Б. Христиансен*

А.М. Хохлов и О.А. Макарова на открытии орнитологической вышки на острове Варлама.

Первым из российских орнитологов, приступивших к изучению птиц в заповеднике «Пасвик» стал Виталий Витальевич Бианки, сотрудник Кандакшского государственного природного заповедника. В 1990 году он принимал участие в совместной российско-норвежской экспедиции по обследованию территории долины реки Паз. По окончании работ В.В. Бианки дал заключение о необходимости создания общего природного резервата на реке Паз. На протяжении десяти последующих лет В.В. Бианки приезжал в Пасвик для изучения гнездовой экологии гоголя и лутка. С этой целью на российской и норвежской стороне реки были установлены гоголятники, наблюдения за которыми продолжаются до настоящего времени. В.В. Бианки принимал участие в учетах водоплавающих птиц, проводимых совместно с норвежскими специалистами, выступал в качестве эксперта по программам изучения птиц на заповедной территории, участвовал в составлении первого аннотированного списка позвоночных животных заповедника «Пасвик». Им были написаны отчеты для Летописей природы, на основании которых подготовлена статья «К экологии утиных птиц Anatidae реки Паз (Северная Фенноскандия)» (Бианки, 1999). Работа В.В. Бианки положила начало популяционным исследованиям птиц в Пасвике. Он был также инициатором включения в список водно-болотных угодий мирового значения (Список Рамсар) общей заповедной территории на реке Паз, назвав ее «Полигоном Сконнинга». Норвежская сторона включена в этот список в 1996 году (Størkersen, 1996), а российский заповедник включен в перспективный список Рамсар (Бианки, Макарова, 2000).

Необходимо отметить большую роль в проведении орнитологических исследований на заповедной территории и в налаживании дружественных отношений с норвежской стороной директора заповедника «Пасвик» Анатолия Михайловича Хохлова и его жены, заместителя директора по научной работе, Ольги Акиндиновны Макаровой. Благодаря их усилиям были организованы

В.В. Бианки принимал активное участие в создании заповедника «Пасвик» и на протяжении многих лет изучал здесь экологию водоплавающих птиц.



*А.М. Хохлов*

систематические исследования фауны и экологии птиц Пасвика. Они приглашали специалистов из разных научных центров России, создавая им все необходимые условия. Кроме этого, А.М. Хохлов и О.А. Макарова принимали непосредственное участие в орнитологических исследованиях — международных учетах водоплавающих птиц на реке Паз, установке и проверке гоголятников, зимних маршрутных учетах. Они вели фенологические наблюдения, фотографировали, писали статьи и книги о Пасвике, участвовали в научных конференциях и международных совещаниях. По инициативе О.А. Макаровой заповедник «Пасвик» первым в России стал ежегодно издавать результаты своей работы по программе «Летопись природы». В настоящее время опубликовано десять изданий Летописей, в том числе одна на английском языке (Annals..., 2000). В каждой из них есть раздел по птицам, в котором представлены результаты работы орнитологов, побывавших в Пасвике. О.А. Макарова была организатором подготовки и одним из авторов «Кадастра позвоночных животных заповедника «Пасвик»», изданного в 2003 году (Макарова и др., 2003). В него было включено 218 видов птиц, зарегистрированных на территории заповедника, представлена краткая информация о статусе каждого вида и его характерном местообитании. А.М. Хохлов и О.А. Макарова на протяжении пятнадцати лет определяли направления научных исследований заповедника «Пасвик». Без такой работы орнитологические исследования вряд ли были бы столь продуктивны.





*А.М. Хохлов*

С. ВIKAN – один из главных инициаторов создания общей заповедной территории на российской и норвежской стороне реки Паз.

С норвежской стороны огромная роль в создании общего природного резервата, изучении орнитофауны и издании книг о природе Пасвика принадлежит Стейнару ВIKANу. Активная деятельность С. ВIKANа по сбору и публикации исторических документов и других материалов позволила переосмыслить значимость создания в долине реки Паз общей заповедной территории. Им сделаны замечательные фотографии, подготовлены публикации о жизни на границе, о семье Сконнингов (Wikan, 1991), о Юхане Курене (Wikan, 2000), статьи по зоологии и ботанике. С. ВIKAN не только участвовал в экспедиции по проектированию заповедников на общей реке, но и проводил учеты водоплавающих, помогал российским коллегам в работе на норвежской стороне. Совместная книга об общем природном резервате создана по инициативе и при активном участии С. ВIKANа (Wikan et al., 1994).

В течение нескольких полевых сезонов в Пасвике работал норвежский орнитолог из университета города Тронхейм Пер Густав Тингстад. Главным объектом его исследований были кулики и водоплавающие птицы. Тингстадом был заложен первый маршрут по учету водоплавающих на научно-исследовательском полигоне Сконнинга, который проходит вдоль российского и норвежского берега реки. Учеты на этом маршруте проводятся ежегодно в конце мая – начале июня. Результаты исследований П.Г. Тингстада представлены в нескольких отчетах и статьях (Tingstad, 1995; Tingstad et al., 1997, 2000), фрагменты которых переведены на русский язык и помещены в Летописи природы заповедника «Пасвик» (Летопись природы..., 1998). П.Г. Тингстад – один из авторов Атласа птиц Норвегии, где приводятся сведения по орнитофауне Пасвика.

В проведении различных орнитологических исследований в Пасвике многие годы участвуют сотрудники Экологического центра Сванховд Понтер



*О.А. Макарова*

Административное здание заповедника «Пасвик» в поселке Раякоски.

Мортен и Пауль Аспхольм. Они проводят международные учеты водоплавающих птиц, а также специальные наблюдения за экологией отдельных видов, обитающих на реке и побережье Баренцева моря. Г. Мортон и П. Аспхольм, совместно с П.Г. Тингстадом, подготовили несколько орнитологических отчетов и статей (Tingstad et al., 1997, 2000; Gunter, 2000, 2006; Gunter, Tingstad, 2002). Кроме того, Г. Мортен руководил работой по составлению Справочника по особо охраняемым природным территориям Баренц-региона, в который включен раздел по заповеднику Пасвик (Макарова, Günther, 2004).

Среди отечественных орнитологов, работавших в заповеднике «Пасвик» в период с 1993 по 2007 гг., особо следует отметить В.Д. Коханова, А.С. Гилязова, С.Н. Баккала, И.А. Харитонову, Е.И. Хлебосолова, М.С. Яблокова. Каждый из этих исследователей внес свой вклад в изучение орнитофауны заповедной территории и в целом долины реки Паз.

Сотрудник Кандалакшского заповедника В.Д. Коханов работал в Пасвике в 1993–1994 гг. Он обследовал обширную территорию и составил дополнительный список обитающих здесь птиц. В эти же годы в Пасвике проводил осенние и зимние учеты тетеревиных птиц сотрудник Лапландского заповедника А.С. Гилязов. Он выбирал для маршрутов наиболее репрезентативные участки местности, учеты по которым осуществляются и в настоящее время. В 1996 году весенние учеты воробьиных птиц были проведены сотрудником

Зоологического института РАН С.Н. Баккалом. Он также принимал участие в учетах водоплавающих, на которых впервые зарегистрировал новый для Пасвика вид – малую чайку (Баккал, 1996). В исследованиях В.В. Бианки принимали участие в 1999 году сотрудник Санкт-Петербургского государственного университета В.М. Хайтов и в 2000 году сотрудник центра кольцевания птиц РАН И.А. Харитонов. В.М. Хайтов помогал в изучении питания гоголя и лутка. Результаты этих исследований опубликованы в *Летописи (Летопись природы..., 2000)*. Исследовательская группа под руководством сотрудника Рязанского государственного университета Е.И. Хлебосолова работает в заповеднике с 1998 года по настоящее время. Исследования посвящены изучению поведения, экологии и организации сообществ птиц Пасвика. Е.И. Хлебосоловым опубликовано несколько статей и книг по орнитофауне Пасвика (Хлебосолов и др., 2000, 2005, 2006а). Основные результаты проведенных исследований вошли в настоящую книгу. Сотрудник Полистовского заповедника М.С. Яблоков в 2006 году принимал участие в проведении учетов водоплавающих птиц на реке Паз и обследовании водно-болотных угодий заповедной территории.

Орнитологические исследования конца XX – начала XXI века подводят своеобразный итог фаунистическим работам прошлого и начинают новый этап более глубокого познания орнитофауны этого района. Современный Пасвик – это модельная территория, на которой проводятся разнообразные популяционные и синэкологические исследования, отрабатываются новые подходы и методы изучения птиц.

## **1.2. Современное состояние фауны птиц Пасвика**

Север Фенноскандии давно и часто посещают орнитологи, поэтому фауна птиц здесь хорошо изучена. Ниже приводится список птиц Пасвика, составленный на основании предыдущих и современных исследований (Плеске, 1887; Гельбель, 1902; Schaanning, 1907; Blair, 1936; Wikan, 1987; Frantzen et al., 1991; Бианки и др., 1993; Gjershaug et al., 1994; Wikan et al., 1994; Tingstad, 1995; Баккал, 1996; *Летопись природы заповедника «Пасвик»*, 1997, 1998а, 1998б, 1999, 2000, 2001, 2003а, 2003б, 2005а, 2005б; Tingstad et al., 1997, 2000; Бианки, 1999; Gunter, 2000, 2006; Gunter, Tingstad, 2002; Макарова и др., 2003; Хлебосолов и др., 2005,



2006а). Учитывая большое количество фаунистических работ, проводимых в данном районе, этот список можно считать достаточно полным. Он объективно отражает современный состав орнитофауны и может служить отправной точкой для дальнейших фаунистических исследований и детального изучения видовой структуры населения, поведения и экологии птиц Пасвика.

Названия птиц даны на русском, латинском и английском языках. Виды, внесенные в региональную Красную Книгу Мурманской области (2003), обозначены символом КМ, в Красную Книгу Российской Федерации (2001) – КР, в Красную Книгу Восточной Фенноскандии (Red Data Book..., 1998) – КФ.

## **КЛАСС ПТИЦЫ AVES**

### **Отряд Гагарообразные GAVIIFORMES**

#### **Семейство Гагаровые Gaviidae**

1. Краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763). Red-throated Diver. Малочисленный пролетный и гнездящийся вид небольших озер и крупных болот. КФ.

2. Чернозобая гагара *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758). Black-throated Diver. Обычный пролетный и гнездящийся вид крупных водоемов. КР.

3. Полярная гагара *Gavia immer* (Brunnich, 1764). Great Northern Diver. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1987, 1993 гг. (Gunter, Thingstad, 2002).

### **Отряд Поганкообразные PODICIPEDIFORMES**

#### **Семейство Поганковые Podicipedidae**

4. Серошекая поганка *Podiceps grisegena* (Boddaert, 1783). Red-necked Grebe. Малочисленный пролетный вид. Наблюдались в 1976 и 1977 гг. (Wikan et al., 1994). КМ.

5. Красношейная поганка *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758). Slavonian Grebe. Очень редкий пролетный вид. Одна особь добыта в 1904 г. (Wikan et al., 1994).

### **Отряд Веслоногие PELECANIFORMES**

#### **Семейство Баклановые Phalacrocoracidae**

6. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), Cormorant. Малочисленный пролетный вид. КМ.

7. Хохлатый баклан *Phalacrocorax aristotelis* (Linnaeus, 1761), Shag. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1974 и 1983 гг. (Wikan et al., 1994). КМ, КР.

8. Ушастый баклан *Phalacrocorax auritus* (Lesson, 1831), Double-crested Cormorant. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1974, 1983 гг. (Gunter, Thingstad, 2002).

## Отряд Аистообразные CICONIFORMES

### Семейство Цаплевые Ardeidae

9. Серая цапля *Ardea cinerea* (Linnaeus, 1758), Gray Heron. Редкий залетный вид. Наблюдала в 1974, 1982 гг. (Gunter, Thingstad, 2002) и в 1993 г. (Летопись природы..., 1997).

### Семейство Аистовые Ciconidae

10. Белый аист *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758), White Stork. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1976 г. (Wikan et al., 1994).

## Отряд Гусеобразные ANSERIFORMES

### Семейство Утиные Anatidae

11. Лебедь-кликун *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758), Whooper Swan. Обычный пролетный и гнездящийся вид крупных водоемов. КМ.

12. Малый лебедь *Cygnus bewickii* (Yarrell, 1830), Bewick's Swan. Редкий пролетный вид. КМ, КР.

13. Лебедь-шипун *Cygnus olor* (Gmelin, 1789), Mute Swan. Редкий пролетный вид. КМ.

14. Американский лебедь *Cygnus columbianus* (Ord, 1815), Whistling Swan. Очень редкий пролетный вид. Наблюдала в 1975 г. (Wikan et al., 1994) и в 2006 г. (Gunter, 2006). КР.

15. Серый гусь *Anser anser* (Linnaeus, 1758), Greylag Goose. Редкий пролетный вид. Наблюдала в 1980 г. (Wikan et al., 1994). КМ.

16. Белолобый гусь *Anser albifrons* (Scopoli, 1769), White-fronted Goose. Очень редкий пролетный вид. Наблюдала в 1973 г. (Wikan et al., 1994).

17. Пискулька *Anser erythropus* (Linnaeus, 1758), Lesser White-fronted Goose. Редкий пролетный вид. КМ, КР, КФ.

18. Гуменник *Anser fabalis* (Latham, 1787), Bean Goose. Обычный гнездящийся по берегам озер и крупных болот вид.

19. Короткоклювый гуменник *Anser fabalis brachyrhynchus* (Baileu, 1948), Pink-footed Goose. Редкий пролетный вид.

20. Горный гусь *Anser indicus* (Latham, 1790). Bar-headed Goose. Очень редкий случайно залетный вид. Наблюдала 1998, 2001 гг. (Gunter, Thingstad, 2002). КР.

21. Черная казарка *Branta bernicla* (Linnaeus, 1758), Brent Goose. Очень редкий пролетный вид. Одна особь добыта в 1904 г., наблюдали в 1973 г. (Wikan et al., 1994) и в 1995 г. (Gunter, Thingstad, 2002). КМ, КР.

22. Белошековая казарка *Branta leucopsis* (Bechstein, 1803). Barnacle Goose. Очень редкий пролетный вид. Наблюдала в 1987 г. (Gunter, Thingstad, 2002). КМ, КР.

23. Канадская казарка *Branta canadensis* (Linnaeus, 1758), Canada Goose. Очень редкий пролетный вид. Наблюдала в 1983 г. (Wikan et al., 1994) и 1997 г. (Gunter, Thingstad, 2002). КМ, КР.

24. Белый гусь *Chen caerulescens* (Linnaeus, 1758), Snow Goose. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1967 г. (Wikan et al., 1994).
25. Огарь *Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764), Ruddy Shelduck. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1970 г. (Wikan et al., 1994).
26. Пеганка *Tadorna tadorna* (Linnaeus, 1758), Red-billed Shelduck. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1972 г. (Wikan et al., 1994) и в 1997 г. (Gunter, Thingstad, 2002). КМ.
27. Кряква *Anas platyrhynchos* (Linnaeus, 1758), Mallard. Обычный пролетный и гнездящийся вид различных водоемов.
28. Чирок-свистунок *Anas crecca* (Linnaeus, 1758), Green-winged Teal. Обычный пролетный и гнездящийся вид различных водоемов.
29. Чирок-трескунок *Anas querquedula* (Linnaeus, 1758), Garganey. Редкий залетный, возможно гнездящийся вид.
30. Серая утка *Anas strepera* (Linnaeus, 1758), Gadwall. Очень редкий пролетный вид.
31. Свиязь *Anas penelope* (Linnaeus, 1758), Eurasian Wigeon. Обычный пролетный и гнездящийся вид различных водоемов.
32. Шилохвость *Anas acuta* (Linnaeus, 1758), Pintail. Обычный пролетный и малочисленный гнездящийся вид.
33. Широконоска *Anas clypeata* (Linnaeus, 1758), Shoveler. Редкий пролетный, возможно гнездящийся вид. КМ.
34. Красноносый нырок *Netta rufina* (Pallas, 1773), Red-Crested Pochard. Очень редкий пролетный вид. Встречали в 2005 г. (Gunter, 2006).
35. Красноголовый нырок *Aythya ferialis* (Linnaeus, 1758), Northern Pochard. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1994 г. (Gunter, Thingstad, 2002).
36. Хохлатая чернеть *Aythya fuligula* (Linnaeus, 1758), Tufted Pochard. Обычный пролетный и гнездящийся вид.
37. Морская чернеть *Aythya marila* (Linnaeus, 1761), Greater Scaup. Редкий пролетный, возможно гнездящийся вид.
38. Гага обыкновенная *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758), Common Eider. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1973г. (Wikan et al., 1994; Gunter, Thingstad, 2002). КМ.
39. Гага-гребенушка *Somateria spectabilis* (Linnaeus, 1758), King Eider. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1962г. (Wikan et al., 1994) и в 1987, 1998, 2001 гг. (Gunter, Thingstad, 2002).



40. Сибирская гага *Somateria stelleri* (Pallas, 1769), Steller's Eider. Очень редкий пролетный вид. КМ.
41. Турпан *Melanitta fusca* (Linnaeus, 1758), White-winged Scoter. Малочисленный пролетный вид.
42. Синьга *Melanitta nigra* (Linnaeus, 1758), Black Scoter. Обычный пролетный и редкий гнездящийся вид.
43. Морянка *Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758), Long-tailed Duck. Малочисленный пролетный, возможно гнездящийся вид.
44. Гоголь *Vucephala clangula* (Linnaeus, 1758), Common Goldeneye. Обычный пролетный и гнездящийся вид на реке Паз и на лесных озерах.
45. Луток *Mergus albellus* (Linnaeus, 1758), Smew. Обычный пролетный и гнездящийся вид лесных озер и реки Паз. КМ.
46. Длинноносый, или средний, крохаль *Mergus serrator* (Linnaeus, 1758), Red-breasted Merganser. Обычный пролетный и гнездящийся вид озер и реки Паз.
47. Большой крохаль *Mergus merganser* (Linnaeus, 1758), Common Merganser. Обычный пролетный и гнездящийся вид реки Паз.

## **Отряд Соколообразные Falconiformes**

### **Семейство Скопиные Pandionidae**

48. Скопа *Pandion haliaetus* (Linnaeus, 1758), Osprey. Малочисленный гнездящийся вид. КМ, КР, КФ.

### **Семейство Ястребиные Accipitridae**

49. Черный коршун *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), Black Kite. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1983 г. (Wikan et al., 1994).
50. Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* (Linnaeus, 1758), White-tailed Sea-Eagle. Малочисленный гнездящийся вид. КМ, КР, КФ.
51. Ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis* (Linnaeus, 1758), Northern Goshawk. Малочисленный гнездящийся вид.
52. Ястреб-перепелятник *Accipiter nisus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Sparrowhawk. Редкий, возможно гнездящийся вид.
53. Зимняк *Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763), Rough-legged Buzzard. Обычный гнездящийся вид.
54. Обыкновенный канюк *Buteo buteo* (Linnaeus, 1758), Common Buzzard. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1962 г. (Wikan et al., 1994). КМ.
55. Беркут *Aquila chrysaetus* (Linnaeus, 1758), Golden Eagle. Редкий гнездящийся вид. КМ, КР, КФ.
56. Полевой лунь *Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766), Northern Harrier. Редкий, возможно гнездящийся вид.
57. Болотный лунь *Circus aeruginosus* (Linnaeus, 1758), Marsh Harrier. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1986 г. (Wikan et al., 1994).

### **Семейство Соколиные Falconidae**

58. Сапсан *Falco peregrinus* (Tunstall, 1771), Peregrine Falcon. Редкий залетный, возможно гнездящийся вид. КМ, КР, КФ.

59. Кречет *Falco gyrfalco* (Linnaeus, 1758), Gyrfalcon. Малочисленный, возможно гнездящийся вид. КМ, КР, КФ.

60. Чеглок *Falco subbuteo* (Linnaeus, 1758), Northern Hobby. Очень редкий вид. Наблюдали в 1973 г. (Wikan et al., 1994). КМ.

61. Дербник *Falco columbarius* (Linnaeus, 1758), Merlin. Обычный гнездящийся вид. КМ.

62. Пустельга *Falco tinnunculus* (Linnaeus, 1758), Common Kestrel. Малочисленный гнездящийся вид. КМ.

## **Отряд Курообразные GALLIFORMES**

### **Семейство Тетеревиные Tetraonidae**

63. Белая куропатка *Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758), Willow Ptarmigan. Обычный гнездящийся и зимующий вид. Населяет лесные и открытые заболоченные участки с ивняковыми зарослями.

64. Тундряная куропатка *Lagopus mutus* (Montin, 1776), Rock Ptarmigan. Обычный гнездящийся и зимующий вид. Обитает в горных тундрах.

65. Тетерев *Lyrurus tetrrix* (Linnaeus, 1758), Northern Black Grouse. Редкий гнездящийся и зимующий вид. Обитает на открытых участках – вырубках, гарях, болотистых низинах.

66. Глухарь *Tetrao urogallus* (Linnaeus, 1758), Western Capercaille. Обычный гнездящийся и зимующий вид. Обитает в разных типах леса.

67. Рябчик *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758), Northern Hazelhen. Редкий гнездящийся и зимующий вид. Населяет наиболее продуктивные участки березового и смешанного сосново-березового леса.

## **Отряд Журавлеобразные GRUIFORMES**

### **Семейство Журавлиные Gruidae**

68. Серый журавль *Grus grus* (Linnaeus, 1758), Common Crane. Обычный гнездящийся вид. Населяет обширные верховые болота. КМ, КФ.

### **Семейство Пастушковые Rallidae**

69. Камышница *Gallinula chloropus* (Linnaeus, 1758), Common Gallinule. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1977 г. (Wikan et al., 1994).

## **Отряд Ржанкообразные CHARADRIIFORMES**

### **Семейство Ржанковые Charadriidae**

70. Тулес *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758), Gray Plover. Редкий пролетный вид.

71. Золотистая ржанка *Pluvialis apricaria* (Linnaeus, 1758), Greater Golden Plover. Обычный гнездящийся вид, населяющий сухие участки верховых болот и горные тундры. КР.

72. Азиатская бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva* (Gmelin, 1789), Lesser Golden Plover. Очень редкий залетный вид. Добыта в 1937 г. (Wikan et al., 1994).



73. Галстучник *Charadrius hiaticula* (Linnaeus, 1758), Greater Ringed Plover. Малочисленный гнездящийся вид, обитающий по каменистым и песчаным берегам рек, озер.

74. Хрустан *Charadrius morinellus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Dotterel. Редкий пролетный и гнездящийся вид. КМ.

75. Чибис *Vanellus vanellus* (Linnaeus, 1758), Northern Lapwing. Редкий пролетный и гнездящийся вид.

76. Камнешарка *Arenaria interpres* (Linnaeus, 1758), Ruddy Turnstone. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1968, 1974, 2000 гг. (Gunter, Thingstad, 2002).

### **Семейство Бекасовые Scolopacidae**

77. Чернозобик *Calidris alpina* (Linnaeus, 1758), Dunlin. Редкий гнездящийся вид. КР, КФ.

78. Кулик-воробей *Calidris minuta* (Leisler, 1812), Little Stint. Редкий, возможно гнездящийся вид. Наблюдали в 1983 и 2001 гг. (Gunter, Thingstad, 2002).

79. Краснозобик *Calidris ferruginea* (Pontoppidan, 1763), Curlew Sandpiper. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1973г. (Gunter, Thingstad, 2002).

80. Белохвостый песочник *Calidris temminckii* (Leisler, 1812), Temminck's Stint. Малочисленный гнездящийся вид, обитающий по илистым берегам рек, ручьев и озер.

81. Песчанка *Calidris alba* (Pallas, 1764), Sanderling. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1983 г. (Wikan et al., 1994).

82. Исландский песочник *Calidris canutus* (Linnaeus, 1758), Red Knot. Редкий пролетный вид. Наблюдали в 1975, 1982, 1984 гг. (Wikan et al., 1994).

83. Морской песочник *Calidris maritima* (Brunnich, 1764), Purple Sandpiper. Редкий пролетный вид. Наблюдали в 1905, 1973 гг. (Gunter, Thingstad, 2002).

84. Турухтан *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), Ruff. Обычный гнездящийся вид сырых осоковых болот.

85. Грязовик *Limicola falcinellus* (Pontoppidan, 1763), Broad-billed Sandpiper. Малочисленный гнездящийся вид верховых осоковых болот. КМ.

86. Американский бекасовидный веретенник *Limnodromus scolopaceus* (Say, 1823), Long-billed Dowitcher. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1974 г. (Wikan et al., 1994).

87. Черныш *Tringa ochropus* (Linnaeus, 1758), Green sandpiper. Очень редкий гнездящийся вид.



88. Фифи *Tringa glareola* (Linnaeus, 1758), Wood sandpiper. Многочисленный пролетный и гнездящийся вид различных типов болот и приозерных понижений.

89. Большой улит *Tringa nebularia* (Gunnerus, 1767), Greater Greenshank. Обычный пролетный и гнездящийся вид верховых и осоковых болот.

90. Травник *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758), Common Redshank. Малочисленный пролетный и редкий гнездящийся вид осоковых болот.

91. Щеголь *Tringa erythropus* (Pallas, 1764), Spotted Redshank. Обычный пролетный и гнездящийся вид крупных, сырых верховых и осоковых болот, приозерных понижений.

92. Перевозчик *Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758), Common Sandpiper. Обычный пролетный и гнездящийся вид, обитающий по берегам рек и крупных озер.

93. Мородунка *Xenus cinereus* (Guldenstadt, 1775), Terek Sandpiper. Очень редкий, возможно гнездящийся вид. Наблюдали в 1967 г. (Wikan et al., 1994).

94. Большой веретенник *Limosa limosa* (Linnaeus, 1758), Black-tailed Godwit. Очень редкий, возможно гнездящийся вид. Наблюдали в 1982 г. (Gunter, Thingstad, 2002).

95. Малый веретенник *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758), Bar-tailed Godwit. Малочисленный пролетный и гнездящийся вид.

96. Большой кроншнеп *Numenius arquata* (Linnaeus, 1758), Eurasian Curlew. Редкий пролетный и гнездящийся вид верховых болот. КМ, КР.

97. Средний кроншнеп *Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758), Whimbrell. Обычный пролетный и гнездящийся вид верховых болот и горных тундр.

98. Круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* (Linnaeus, 1758), Red-necked Phalarope. Обычный пролетный и гнездящийся вид тундровых озер.

99. Вальдшнеп *Scolopax rusticola* (Linnaeus, 1758), Eurasian Woodcock. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1986 г. (Wikan et al., 1994) и в 2001 г. (Gunter, Thingstad, 2002).

100. Бекас *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758), Common Snipe. Обычный пролетный и гнездящийся вид осоковых болот.

101. Дупель *Gallinago media* (Latham, 1787), Great Snipe. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1923 г. (Wikan et al., 1994). КФ.

102. Гаршнеп *Lymnocyptes minimus* (Brunnich, 1764), Jacksnipe. Малочисленный пролетный и гнездящийся вид верховых и осоковых болот.

### **Семейство Кулики-сороки Haematopodidae**

103. Кулик-сорока *Haematopus ostralegus* (Linnaeus, 1758), Common Oystercatcher. Редкий пролетный вид. КР.

### **Семейство Поморниковые Stercorariidae**

104. Короткохвостый поморник *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758), Parasitic Jaeger. Немногочисленный гнездящийся вид на побережье Баренцева моря.

105. Длиннохвостый поморник *Stercorarius longicaudus* (Vieillot, 1819), Long-tailed Jaeger. Немногочисленный гнездящийся вид равнинной тундры.

106. Средний поморник *Stercorarius pomarinus* (Temminck, 1815), Pomarine Jaeger. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1979 г. (Wikan et al., 1994).
107. Большой поморник *Stercorarius skua* (Brunnich, 1764), Great Skua. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1983 г. (Wikan et al., 1994). КМ.

### **Семейство Чайковые Laridae**

108. Моевка *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758), Black-legged Kittiwake. Редкий залетный вид. Наблюдали в 1973 и 1983 гг. (Wikan et al., 1994).
109. Морская чайка *Larus marinus* (Linnaeus, 1758), Great Black-backed Gull. Малочисленный пролетный и гнездящийся вид.
110. Клуша *Larus fuscus* (Linnaeus, 1758), Lesser Black-backed Gull. Редкий пролетный и гнездящийся вид. КФ.
111. Серебристая чайка *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763), Herring Gull. Обычный пролетный, возможно гнездящийся вид.
112. Сизая чайка *Larus canus* (Linnaeus, 1758), Mew Gull. Обычный пролетный и гнездящийся вид.
113. Бургомистр *Larus hyperboreus* (Gunnerus, 1767), Glaucous Gull. Очень редкий пролетный вид. Наблюдали в 1982 и 1983 гг. (Wikan et al., 1994).
114. Озерная чайка *Larus ridibundus* (Linnaeus, 1766), Black-headed Gull. Малочисленный пролетный и гнездящийся вид.
115. Малая чайка *Larus minutus* (Pallas, 1776), Little Gull. Редкий, возможно гнездящийся вид.
116. Белая чайка *Pagophila eburnea* (Phipps, 1774), Ivory Gull. Очень редкий залетный вид. Добыта в 1903 г. (Wikan et al., 1994). КР.
117. Черная крачка *Chlidonias niger* (Linnaeus, 1758), Black Tern. Очень редкий пролетный вид. Встречали в 2006 г. (Gunther, 2006).
118. Речная крачка *Sterna hirundo* (Linnaeus, 1758), Common Tern. Малочисленный пролетный и гнездящийся вид.
119. Полярная крачка *Sterna paradisaea* (Pontoppidan, 1763), Arctic Tern. Массовый пролетный и гнездящийся вид озер, рек, болот.

### **Семейство Чистиковые Alcidae**

120. Тонкоклювая кайра *Uria aagle* (Pontoppidan, 1763), Thin-billed Murre. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1949, 1995 гг. (Wikan et al., 1994).

## **Отряд Голубеобразные COLUMBIFORMES**

### **Семейство Голубиные Columbidae**

121. Сизый голубь *Columba livia* (Gmelin, 1789), Rock Pigeon. Редкий вид, гнездящийся в населенных пунктах.
122. Клинтух *Columba oenas* (Linnaeus, 1758), Western Stock Pigeon. Очень редкий залетный вид. Добыт в 1903 г. Наблюдали в 1993 г. (Wikan et al., 1994).
123. Вяхирь *Columba palumbus* (Linnaeus, 1758), Wood Pigeon. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1973, 1979, 1982 гг. (Wikan et al., 1994). КМ.
124. Обыкновенная горлица *Streptopelia turtur* (Linnaeus, 1758), European Turtle-Dove. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1954, 1975 гг. (Wikan et al., 1994).

125. Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* (Frivaldsky, 1838), Collared Turtle-Dove. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1974 г. (Wikan et al., 1994).

## **Отряд Кукушкообразные CUCULIFORMES**

### **Семейство Кукушковые Cuculidae**

126. Кукушка *Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Cuckoo. Обычный гнездящийся вид.

## **Отряд Собообразные STRIGIFORMES**

### **Семейство Совиные Strigidae**

127. Белая сова *Nyctea scandiaca* (Linnaeus, 1758), Snowy Owl. Редкий залетный вид. КМ, КФ.

128. Филин *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758), Northern Eagle Owl. Редкий залетный вид. КМ, КР.

129. Ушастая сова *Asio otus* (Linnaeus, 1758), Long-eared Owl. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1930, 1967 гг. (Wikan et al., 1994).

130. Болотная сова *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763), Short-eared Owl. Редкий гнездящийся вид открытых, как правило, заболоченных стаций.

131. Мохноногий сыч *Aegolius funereus* (Linnaeus, 1758), Boreal Owl. Редкий, возможно гнездящийся вид.

132. Воробьиный сыч *Glaucidium passerinum* (Linnaeus, 1758), Eurasian Puffin Owl. Редкий, возможно гнездящийся вид. КМ.

133. Ястребиная сова *Surnia ulula* (Linnaeus, 1758), Northern Hawk-Owl. Обычный гнездящийся вид.

134. Длиннохвостая неясыть *Strix uralensis* (Pallas, 1771), Ural Owl. Редкий залетный, возможно гнездящийся вид. КМ.

135. Бородатая неясыть *Strix nebulosa* (Forster, 1772), Great Gray Owl. Обычный гнездящийся вид. КМ.

## **Отряд Стрижеобразные APODIFORMES**

### **Семейство Стрижиные Apodidae**

136. Черный стриж *Apus apus* (Linnaeus, 1758), Northern Swift. Редкий, возможно гнездящийся вид.



## **Отряд Ракшеобразные Coraciiformes**

### **Семейство Сизоворонковые Caracidae**

137. Сизоворонка *Caracias garrulus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Roller. Очень редкий залетный вид. Найдена мертвой в 1960 г. (Wikan et al., 1994).

## **Отряд Удодообразные Upuriformes**

### **Семейство Удодовые Upuridae**

138. Удод *Upura epops* (Linnaeus, 1758), Ноорое. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1973, 1983 гг. (Wikan et al., 1994).

## **Отряд Дятлообразные PICIFORMES**

### **Семейство Дятловые Picidae**

139. Желна *Dryocopus martius* (Linnaeus, 1758), Black Woodpecker. Редкий гнездящийся вид.

140. Трехпалый дятел *Picoides tridactylus* (Linnaeus, 1758), Northern Three-toed Woodpecker. Обычный гнездящийся вид сосновых и сосново-березовых лесов.

141. Большой пестрый дятел *Dendrocopus major* (Linnaeus, 1758), Great Spotted Woodpecker. Редкий гнездящийся вид.

142. Малый пестрый дятел *Dendrocopus minor* (Linnaeus, 1758), Lesser Spotted Woodpecker. Редкий гнездящийся вид.

143. Седой дятел *Picus canus* (Gmelin, 1788), Gray-headed Green Woodpecker. Очень редкий залетный вид. Добыт в 1937 г. Наблюдали в 1973 г. (Wikan et al., 1994).

144. Вертишейка *Jynx torquilla* (Linnaeus, 1758), Eurasian Wryneck. Очень редкий пролетный вид.

## **Отряд Воробьинообразные PASSERIFORMES**

### **Семейство Ласточковые Hirundinidae**

145. Деревенская ласточка *Hirundo rustica* (Linnaeus, 1758), Barn Swallow. Залетный, возможно гнездящийся вид.

146. Рыжепоясничная ласточка *Hirundo daurica* (Linnaeus, 1771), Red-rumped Swallow. Очень редкий залетный вид. Добыта в 1905 г. (Wikan et al., 1994).

147. Городская ласточка *Delichon urbica* (Linnaeus, 1758), Northern House Martin. Обычный гнездящийся вид. Гнездовые колонии располагаются, как правило, на плотинах ГЭС.

148. Ласточка-береговушка *Riparia riparia* (Linnaeus, 1758), Sand Martin. Обычный гнездящийся вид. Гнездится колониями на невысоких обрывах по берегам реки Паз.

### Семейство Жаворонковые *Alaudidae*

149. Степной жаворонок *Melanocorypha calandra* (Linnaeus, 1766), Calandra Lark. Очень редкий залетный вид. Добыт в 1905 г. (Wikan et al., 1994).

150. Рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758), Horned Lark. Редкий, возможно гнездящийся вид горных тундр. КМ, КФ.

151. Хохлатый жаворонок *Galerida cristata* (Linnaeus, 1758), Crested Lark. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1924 г. (Wikan et al., 1994).

152. Полевой жаворонок *Alauda arvensis* (Linnaeus, 1758), Northern Skylark. Редкий, возможно гнездящийся вид.

### Семейство Трясогузковые *Motacillidae*

153. Лесной конек *Anthus trivialis* (Linnaeus, 1758), Tree Pipit. Малочисленный гнездящийся вид.

154. Луговой конек *Anthus pratensis* (Linnaeus, 1758), Meadow Pipit. Обычный гнездящийся вид. Гнездится на окраинах болот, приозерных понижений, в горной тундре.

155. Краснозобый конек *Anthus cervinus* (Pallas, 1811), Red-throated Pipit. Редкий гнездящийся вид.

156. Горный конек *Anthus spinoletta* (Linnaeus, 1758), Water Pipit. Обычный гнездящийся вид на побережье Баренцева моря.

157. Желтая трясогузка *Motacilla flava* (Linnaeus, 1758), Yellow Wagtail. Обычный гнездящийся вид, обитающий на сырых окраинах болот, травянистых приозерных понижениях.

158. Горная трясогузка *Motacilla cinerea* (Tunstall, 1771), Gray Wagtail. Очень редкий залетный вид. Добыта в 1911 г. (Wikan et al., 1994).

159. Белая трясогузка *Motacilla alba* (Linnaeus, 1758), White Wagtail. Обычный гнездящийся вид. Гнездится часто на песчаных и каменистых берегах рек и озер, в населенных пунктах.

### Семейство Сорокопутовые *Laniidae*

160. Серый сорокопут *Lanius excubitor* (Linnaeus, 1758), Great Gray Shrike. Малочисленный гнездящийся вид. Гнездится на открытых заболоченных местах с редкой древесной растительностью. КМ, КР.



### **Семейство Скворцовые Sturnidae**

161. Скворец *Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758), Northern Starling. Редкий, возможно гнездящийся вид.

### **Семейство Врановые Corvidae**

162. Кукша *Perisoreus infaustus* (Linnaeus, 1758), Siberian Jay. Обычный гнездящийся вид различных типов леса.

163. Сойка *Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758), Eurasian Jay. Редкий, возможно гнездящийся вид.

164. Сорока *Pica pica* (Linnaeus, 1758), Black-billed Magpie. Обычный гнездящийся вид, обитающий вблизи населенных пунктов.

165. Кедровка *Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus, 1758), Spotted Nutcracker. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1911, 1972 гг. (Wikan et al., 1994).

166. Галка *Corvus monedula* (Linnaeus, 1758), Jackdaw. Редкий залетный вид.

167. Грач *Corvus frugilegus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Rook. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1906, 1977 гг. (Wikan et al., 1994).

168. Серая ворона *Corvus corone* (Linnaeus, 1758), Eurasian Crow. Обычный гнездящийся вид, обитающий вблизи населенных пунктов.

169. Ворон *Corvus corax* (Linnaeus, 1758), Northern Raven. Обычный гнездящийся вид лесных и открытых местообитаний.

### **Семейство Свиристелевые Bombycillidae**

170. Свиристель *Bombycilla garrulus* (Linnaeus, 1758), Bohemian Waxwing. Малочисленный гнездящийся вид лесных сообществ.

### **Семейство Оляпковые Cinclidae**

171. Оляпка *Cinclus cinclus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Dipper. Малочисленный гнездящийся вид. Обитает по берегам реки Паз. КМ.

### **Семейство Крапивниковые Trogloditidae**

172. Крапивник *Troglodytes troglodytes* (Linnaeus, 1758), Northern Wren. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1979 г. (Wikan et al., 1994).

### **Семейство Завирушковые Prunellidae**

173. Лесная завирушка *Prunella modularis* (Linnaeus, 1758), Dunnock. Редкий, возможно гнездящийся вид.

### **Семейство Дроздовые Turdidae**

174. Рябинник *Turdus pilaris* (Linnaeus, 1758), Fieldfare. Малочисленный гнездящийся вид. Обитает на опушках сосново-березовых лесов вблизи травянистых полей и других открытых травянистых участков.

175. Белозобый дрозд *Turdus torquatus* (Linnaeus, 1758), Ring Quzel. Немногочисленный гнездящийся вид. Обитает в нижнем поясе горно-березового леса по долинам рек, ручьев и озер. КМ.

176. Черный дрозд *Turdus merula* (Linnaeus, 1758), Eurasian Blackbird. Редкий залетный вид.
177. Деряба *Turdus viscivorus* (Linnaeus, 1758), Mistle Thrush. Редкий, возможно гнездящийся вид.
178. Певчий дрозд *Turdus philomelos* (Brehm C.L., 1831), Song Thrush. Редкий гнездящийся вид сосновых и сосново-березовых лесов.
179. Белобровик *Turdus iliacus* (Linnaeus, 1766), Redwing. Массовый гнездящийся вид березовых и сосново-березовых лесов.
180. Обыкновенная каменка *Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758), Northern Wheatear. Обычный гнездящийся вид, населяющий горную тундру и сухие каменистые участки разреженного соснового леса.
181. Луговой чекан *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758), Whinchat. Редкий, возможно гнездящийся вид.
182. Горихвостка-лысушка, или обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758), Eurasian Redstart. Обычный гнездящийся вид, населяющий высокоствольные разреженные сосновые и смешанные сосново-березовые леса.
183. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochrurus* (Gmelin S.G., 1774), Black Redstart. Очень редкий залетный вид. Добыта в 1902 г. Наблюдали в 1958, 1968 г. (Wikan et al., 1994).
184. Варакушка *Cyanosylvia svecica* (Linnaeus, 1758), Bluethroat. Многочисленный гнездящийся вид. Обитает в кустарниковых зарослях по берегам ручьев, болот и приозерных понижений.
185. Зарянка *Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758), European Robin. Редкий, возможно гнездящийся вид.
186. Синехвостка *Tarsiger cyanurus* (Pallas, 1773), Orange-flanked Bush-Robin. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1977 г. (Wikan et al., 1994).

### **Семейство Славковые Sylviidae**

187. Весничка *Phylloscopus trochillus* (Linnaeus, 1758), Willow Warbler. Массовый гнездящийся вид березовых и сосново-березовых лесов.
188. Теньковка *Phylloscopus collibita* (Vieillot, 1817), Chiffchaff. Редкий, возможно гнездящийся вид.
189. Таловка *Phylloscopus borealis* (Blasius, 1858), Arctic Warbler. Редкий гнездящийся вид, обитающий в кустарниках по берегам ручьев и в березовом криволесье горных тундр.
190. Пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1795), Wood Warbler. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1967 г. (Wikan et al., 1994).
191. Зеленая пересмешка *Hippolais icterina* (Vieillot, 1817), Icterine Warbler. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1979 г. (Wikan et al., 1994).
192. Садовая славка *Sylvia borin* (Boddaert, 1783), Garden Warbler. Редкий, возможно гнездящийся вид.
193. Черноголовая славка *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758), Blackcap. Очень редкий залетный вид. Наблюдали в 1982 г. (Wikan et al., 1994).
194. Камышевка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus* (Linnaeus, 1758), Sedge Warbler. Обычный гнездящийся вид. Обитает в кустарниках по берегам



озер, ручьев и реки Паз. В локальных местообитаниях образует высокую численность. Гнездование нерегулярное.

195. Желтоголовый королек *Regulus regulus* (Linnaeus, 1758), Goldcrest. Редкий, возможно гнездящийся вид.

### **Семейство Мухоловковые Muscicapidae**

196. Серая мухоловка *Muscicapa striata* (Pallas, 1764), Spotted Flycatcher. Обычный гнездящийся вид смешанных сосново-березовых лесов.

197. Мухоловка-пеструшка *Muscicapa hypoleuca* (Pallas, 1764), Pied Flycatcher. Редкий нерегулярно гнездящийся вид сосновых и смешанных лесов.

### **Семейство Длиннохвостые синицы Aegithalidae**

198. Ополовник *Aegithalos caudatus* (Linnaeus, 1758), Long-tailed Tit. Редкий залетный вид.

### **Семейство Синицевые Paridae**

199. Большая синица *Parus major* (Linnaeus, 1758), Great Tit. Малочисленный гнездящийся вид. Встречается обычно вблизи населенных пунктов преимущественно в березовых насаждениях. В последние годы широко распространяется по лиственным лесам вдоль дорог, просек, линий электропередач.

200. Лазоревка *Parus caeruleus* (Linnaeus, 1758), Blue Tit. Редкий, возможно гнездящийся вид.

201. Московка *Parus ater* (Linnaeus, 1758), Coal Tit. Редкий залетный вид. Наблюдала в 1974, 1977гг. (Wikan et al., 1994).

202. Хохлатая синица *Parus cristatus* (Linnaeus, 1758), Crested Tit. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1965 г. (Wikan et al., 1994).

203. Пухляк *Parus montanus* (Baldestein, 1827), Willow Tit. Обычный гнездящийся и зимующий вид. Населяет различные типы леса.

204. Сероголовая гаичка *Parus cinctus* (Boddaert, 1783), Siberian Tit. Массовый гнездящийся и зимующий вид. Населяет различные типы леса.

### **Семейство Поползневые Sittidae**

205. Обыкновенный поползень *Sitta europaea* (Linnaeus, 1758), Eurasian Nuthatch. Редкий залетный вид. Наблюдала в 1976, 1983 гг. (Wikan et al., 1994) и в 2002г. (Летопись природы..., 2005а).

### **Семейство Пищуховые Certhiidae**

206. Обыкновенная пищуха *Certhia familiaris* (Linnaeus, 1758), Northern Treecreeper. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1973 г. (Wikan et al., 1994).

### **Семейство Воробьиные Passeridae**

207. Домовый воробей *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758), House Sparrow. Обычный гнездящийся вид населенных пунктов.

208. Полевой воробей *Passer montanus* (Linnaeus, 1758), Tree Sparrow. Редкий гнездящийся вид населенных пунктов.

### **Семейство Вьюрковые Fringillidae**

209. Зяблик *Fringilla coelebs* (Linnaeus, 1758), Chaffinch. Редкий гнездящийся вид. Встречается в наиболее продуктивных, преимущественно березовых насаждениях.

210. Юрок *Fringilla montifringilla* (Linnaeus, 1758), Brambling. Массовый гнездящийся вид различных типов леса.

211. Чиж *Spinus spinus* (Linnaeus, 1758), Siskin. Редкий гнездящийся вид.

212. Обыкновенная чечетка *Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758), Common Redpoll. Массовый гнездящийся вид березовых и сосново-березовых лесов.

213. Тундряная чечетка *Acanthis hornemanni* (Holboell, 1843), Hoary Redpoll. Редкий пролетный и гнездящийся вид.

214. Обыкновенная зеленушка *Chloris chloris* (Linnaeus, 1758), European Greenfinch. Редкий, возможно гнездящийся вид.

215. Обыкновенный снегирь *Pyrhula pyrrhula* (Linnaeus, 1758), Northern Bullfinch. Малочисленный гнездящийся вид сосново-березовых лесов.

216. Щур *Pinicola enucleator* (Linnaeus, 1758), Pine Rosefinch. Малочисленный гнездящийся вид.

217. Клест-сосновик *Loxia pityopsittacus* (Borkhausen, 1793), Parrot Crossbill. Нерегулярно гнездящийся вид сосновых лесов.

218. Клест-еловик *Loxia curvirostra* (Linnaeus, 1758), Red Crossbill. Редкий, возможно гнездящийся вид.

219. Белокрылый клест *Loxia leucoptera* (Gmelin, 1789), White-winged Crossbill. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1972 г. (Wikan et al., 1994).

220. Обыкновенный дубонос *Coccothraustes coccothraustes* (Linnaeus, 1758), Hawfinch. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1971 г. (Wikan et al., 1994).

### **Семейство Овсянковые Emberizidae**

221. Обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella* (Linnaeus, 1758), Yellowhammer. Редкий, возможно гнездящийся вид.

222. Садовая овсянка *Emberiza hortulana* (Linnaeus, 1758), Ortolan Bunting. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1973 г. (Wikan et al., 1994).

223. Овсянка-крошка *Emberiza pusilla* (Pallas, 1776), Little Bunting. Редкий гнездящийся вид.

224. Овсянка-ремез *Emberiza rustica* (Pallas, 1776), Rustic Bunting. Редкий залетный вид. Наблюдала в 1965, 1979, 1981 гг. (Wikan et al., 1994) и в 1993 г. (Летопись..., 1997).

225. Дубровник *Emberiza aureola* (Pallas, 1773), Yellow-breasted Bunting. Редкий залетный, возможно гнездящийся вид. Наблюдала в 1965, 1967 гг. (Wikan et al., 1994).

226. Камышовая овсянка *Emberiza schoeniclus* (Linnaeus, 1758), Northern Reed Bunting. Обычный гнездящийся вид, обитающий в кустарниковых зарослях по берегам рек, ручьев, озер, болот.

227. Черноголовая овсянка *Emberiza melanocephala* (Scopoli, 1769), Black-headed Bunting. Очень редкий залетный вид. Наблюдала в 1978 г. (Wikan et al., 1994).

228. Лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758), Lapland Longspur. Немногочисленный вид, гнездящийся в равнинной тундре.

229. Пуночка *Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758), Snow Bunting. Обычный пролетный и немногочисленный гнездящийся вид горной тундры и гольцов.

### **1.3. Многолетняя динамика численности птиц**

Характерной особенностью северных экосистем служит наличие ярко выраженных сезонных и многолетних колебаний численности птиц, обусловленных самыми разнообразными экологическими факторами. Изменение численности птиц может происходить вслед за изменением климата, в результате внутренних процессов, происходящих в популяциях тех или иных видов, а также вследствие адаптации птиц к обитанию в сравнительно однообразных и малопродуктивных северных сообществах, формирующихся в условиях холодного климата.

В нашем распоряжении имеются данные по многолетней динамике численности водоплавающих, тетеревиных, куликов и воробьиных птиц. Они позволяют выявить характерные особенности формирования фауны и организации сообществ птиц Пасвика. Анализ многолетней динамики численности птиц проводился на основании наших исследований и материалов других авторов, опубликованных в Летописях природы заповедника «Пасвик» (Летопись природы..., 1997, 1998а, 1998б, 1999, 2000, 2001, 2003а, 2003б, 2005а, 2005б), а также в отчетах норвежских орнитологов (Tingstad, 1995; Tingstad et al., 1997, 2000; Gunter, Tingstad, 2002; Gunter, 2006).

#### **Водоплавающие птицы**

Результаты ежегодных учетов водоплавающих птиц на реке Паз за 1996 – 2005 гг. представлены в таблице 1.1.

Численность таких обычных видов как чернозобая и краснозобая гагары, лебедь-кликун, свиязь, чирок-свистун, кряква, шилохвость, хохлатая чернеть, синьга, гоголь, луток, средний и большой крохали в целом остается стабильной из года в год. Существенные ежегодные колебания численности характерны для гуменника и турпана. Большой баклан, серая утка, чирок-трескун, широконоска, морская чернеть, морянка встречаются в учетах не каждый год. Судя по всему, эти птицы являются кочующими и случайно залетевшими во время сезонных перелетов. Некоторые из них могут гнездиться в Пасвике, а при благоприятных экологических условиях и освоить новую территорию.



**Таблица 1.1.** Динамика численности водоплавающих птиц на реке Паз в 1996–2005 гг.

Виды	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
Большой баклан ( <i>Phalacrocorax carbo</i> )	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0
Чернозобая гагара ( <i>Gavia arctica</i> )	21	7	11	12	16	12	8	6	12	13
Краснозобая гагара ( <i>Gavia stellata</i> )	2	2	0	0	4	0	0	1	2	5
Лебедь-кликун ( <i>Cygnus cygnus</i> )	24	8	19	23	1	50	43	83	70	48
Гуменник ( <i>Anser fabalis</i> )	0	0	0	7	3	78	1	2	30	3
Связь ( <i>Anas penelope</i> )	132	122	104	113	103	188	239	196	282	68
Серая утка ( <i>Anas strepera</i> )	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Чирок-свистунок ( <i>Anas crecca</i> )	52	10	18	58	13	29	18	14	32	18
Чирок-трескунок ( <i>Anas querquedula</i> )	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Кряква ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	18	11	13	32	6	26	29	24	34	22
Шилохвость ( <i>Anas acuta</i> )	4	3	2	12	2	12	16	8	13	2
Широконоска ( <i>Anas clypeata</i> )	0	2	2	0	0	0	3	0	12	2
Хохлатая чернеть ( <i>Aythya fuligula</i> )	130+	7	9	48	6	28	64	26	25	43
Морская чернеть ( <i>Aythya marila</i> )	0	0	2	0	0	3	1	0	2	13
Морянка ( <i>Clangula hyemalis</i> )	6	0	11	0	0	0	0	0	2	41
Синьга ( <i>Melanitta nigra</i> )	45	7	12	35	300+	12	67	18	35	56
Турпан ( <i>Melanitta fusca</i> )	29	0	5	0	23	2	7	2	51	23
Гоголь ( <i>Vicephala clangula</i> )	163	128	233	155	250+	172	246	140	116	83
Луток ( <i>Mergus albellus</i> )	23	7	15	15	9	16	32	21	22	49
Средний крохаль ( <i>Mergus serrator</i> )	39	12	12	19	19	39	34	54	29	41
Большой крохаль ( <i>Mergus merganser</i> )	45	10	48	36	13	32	31	24	24	26

## Тетеревиные птицы

В районе исследований наиболее обычными видами тетеревиных являются глухарь и белая куропатка. Рябчик, тетерев и тундряная куропатка встречаются значительно реже и практически не попадают в учеты. Результаты маршрутных учетов тетеревиных птиц в зимний период показывают наличие циклических колебаний численности глухаря и белой куропатки, которые происходят с правильной периодичностью в 4–5 лет (рис. 1.1). В период подъема встречаемость глухаря достигает 2,5–3,5 особей на 10 км. В годы депрессии этот показатель снижается практически до нуля. Встречаемость куропатки в разные периоды цикла варьирует от 5,5–6,0 особей на 10 км до нуля. Колебания численности глухаря и белой куропатки происходят синхронно, и периоды их максимальной и минимальной численности в целом совпадают. За последние 15 лет наблюдались три цикла колебания численности этих птиц (рис. 1.1).

Существование циклического колебания численности тетеревиных птиц в северных районах хорошо известно, однако причины этого явления остаются неясными. Обычно циклические изменения численности объясняют влиянием погодных условий, воздействием хищников, изменением состояния кормовых ресурсов (Семенов-Тянь-Шанский, 1960). Вероятнее всего циклические колебания численности служат адаптацией, позволяющей птицам избежать чрезмерного воздействия хищников (Хлебосолов, 1990). Судя по всему, тетеревиные птицы благодаря большому запасу растительного корма могут достигать высокой плотности населения. Это в свою очередь ведет к повышению численности питающихся ими наземных и пернатых хищников. Кроме того, в северных районах тетеревиные птицы обитают в сравнительно открытых стациях и легко доступны хищникам. При постоянно высокой численности птиц пресс хищников был бы очень высоким. Циклические колебания численности тетеревиных не позволяют хищникам беспрепятственно размножаться, и тем самым снижается их воздействие на популяции тетеревиных птиц.

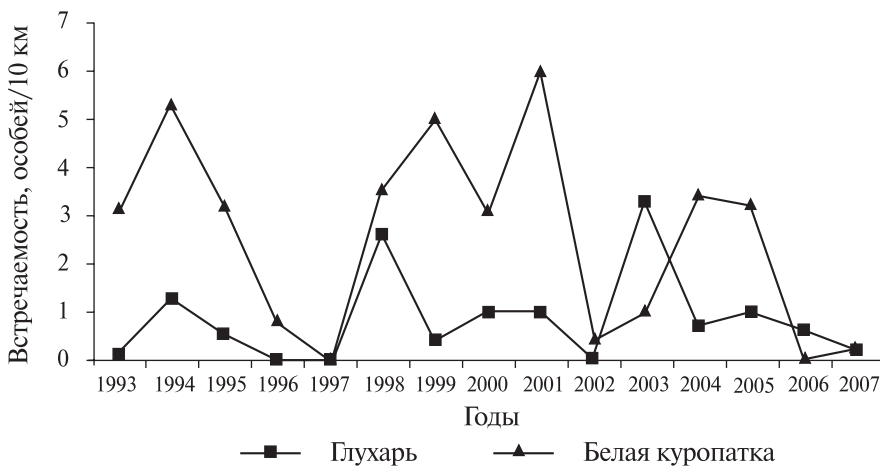
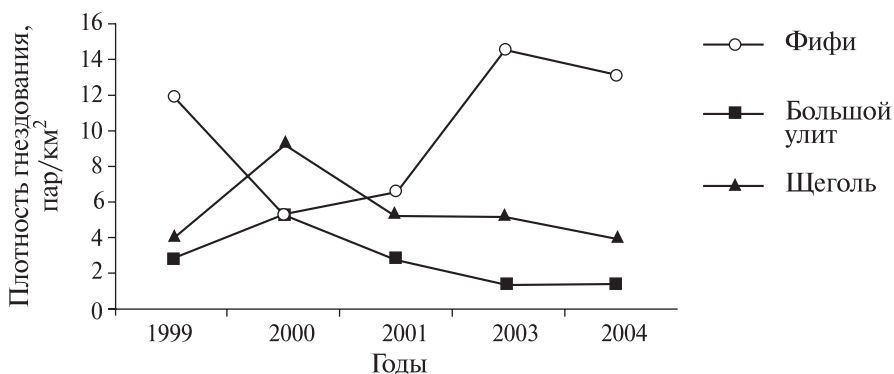


Рис. 1.1. Динамика численности тетеревиных птиц в заповеднике «Пасвик» в 1993–2006 гг.

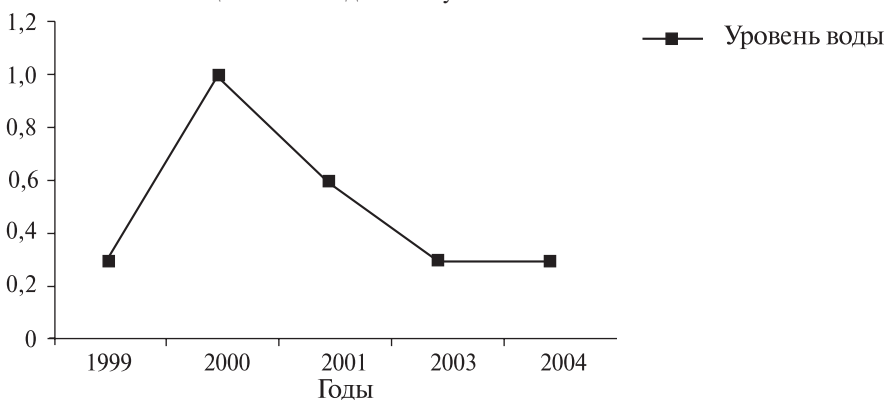
## Кулики

Динамика численности отдельных видов куликов, обитающих в Пасвике, обусловлена влиянием характерных для каждого вида экологических факторов. Анализ многолетних данных показывает, что плотность населения птиц существенно варьирует из года в год. Численность фифи, большого улита и щеголя зависит от уровня воды на болотах. В годы с высоким уровнем воды численность фифи снижается, а численность большого улита и щеголя повышается. При низком уровне воды, наоборот, наблюдается рост численности фифи, а численность двух других видов снижается (рис.1.2, 1.3). Это обусловлено тем, что фифи, большой улит и щеголь добывают пищу на разной глубине. Поэтому колебания уровня воды в местах гнездования птиц приводят к закономерному изменению их численности.

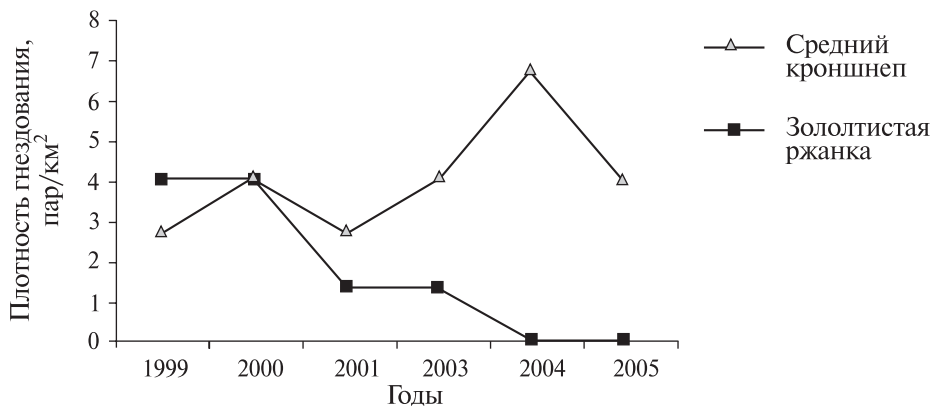
В 1999–2005 гг. происходило закономерное снижение численности золотистой ржанки. Вероятнее всего это связано с состоянием популяции птиц на



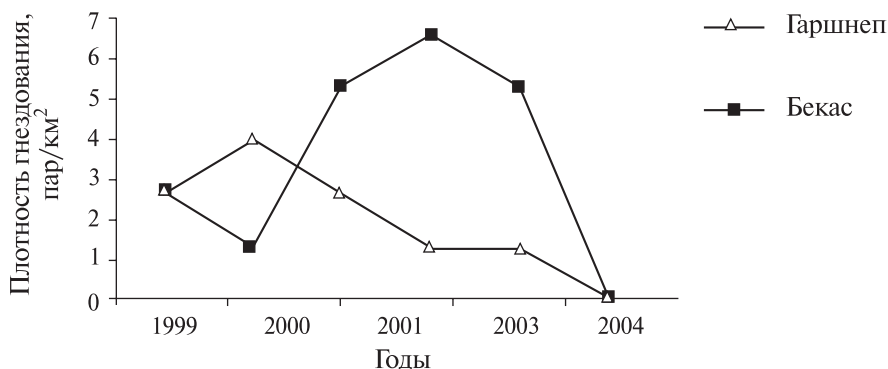
**Рис.1.2.** Динамика численности фифи, большого улита и щеголя на модельном участке «Янискоски» в 1999–2004 гг.



**Рис.1.3.** Изменение уровня воды на модельном участке «Янискоски» в 1999–2004 гг.



**Рис.1.4.** Динамика численности среднего кроншнепа и золотистой ржанки на модельном участке «Янискоски» в 1999–2005 гг.



**Рис.1.5.** Динамика численности гаршнепа и бекаса на модельном участке «Янискоски» в 1999–2005 гг.

зимовках или путях пролета. Численность среднего кроншнепа колеблется из года в год без ярко выраженной тенденции (рис. 1.4).

Численность гаршнепа в 2000–2005 гг. постепенно снижалась. Численность бекаса в период с 2000 по 2003 возрастала, а затем стала резко снижаться. В 2005 году его вообще не обнаружили на модельных участках (рис. 1.5). Причины, обуславливающие динамику численности гаршнепа и бекаса, неизвестны.

Турухтан, грязовик и травник регистрируются на гнездовании не ежегодно.

## Воробьиные птицы

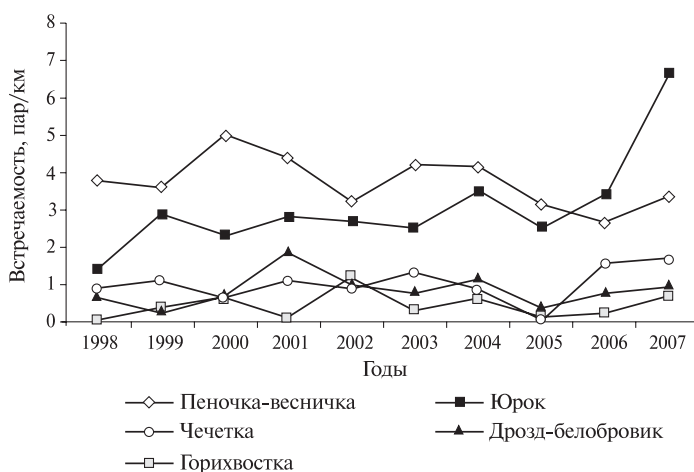
В северных районах ярко выражено доминирование отдельных видов птиц. Большинство других птиц имеет сравнительно небольшую численность. Это обусловлено низким разнообразием ландшафтов и растительности. Здесь преобладают однообразные биотопы, которые включают в себя небольшое число видов растений. Для некоторых видов птиц эти биотопы являются оптимальными местообитаниями, и именно они достигают высокой плотности населения. Остальные птицы встречаются редко, локально и лишь в отдельных стациях.

Эта закономерность ярко проявляется в лесных экосистемах Пасвика, в которых преобладают пеночка-весничка, юрок, чечетка, дрозд-белобровик и в некоторые годы обыкновенная горихвостка. Встречаемость этих видов птиц достигает шести пар на один километр учетного маршрута. Для большинства других птиц этот показатель составляет менее одной пары на один километр.

Плотность населения доминирующих видов воробьиных птиц из года в год изменяется незначительно. В 1998–2007 гг. несколько снижалась численность пеночки-веснички и росла численность юрка (рис. 1.6). Вероятно, это обусловлено тем, что в районе исследований в это время прекратили массовую рубку леса и началось его восстановление. Поскольку юрок предпочитает держаться в спелом сосновом лесу и кормиться на деревьях с хорошо развитой кроной, увеличение возраста леса на бывших вырубках способствует расширению площади подходящих для данного вида местообитаний и, соответственно, росту численности птиц.

Для пеночки-веснички такие местообитания становятся менее пригодными. Эта птица предпочитает держаться в лесах с преобладанием березы. Вторичные березовые леса, сформировавшиеся на месте вырубок, постепенно заменяются сосной. Сокращение площади чистых березняков и возрастание доли смешанного и хвойного леса приводит к закономерному уменьшению численности веснички.

Численность чечетки, горихвостки и дрозда-белобровика остается стабильной (рис. 1.6).



**Рис.1.6.** Многолетняя динамика численности фоновых видов воробьиных птиц в лесных биоценозах заповедника «Пасвик».



Численность некоторых других видов воробьиных птиц достигает высоких значений в локальных местообитаниях. Так встречаемость камышевки-барсучка в прибрежных кустарниках может составлять 16 пар/км учетного маршрута, желтой трясогузки на окраинах болот и на заболоченных берегах озер — 14 пар/км, варакушки в заболоченных кустарниках — 4,5 пары/км, лугового конька в горных тундрах — 3 пары/км. Но поскольку распространение таких местообитаний ограничено, общая численность этих птиц невысока.

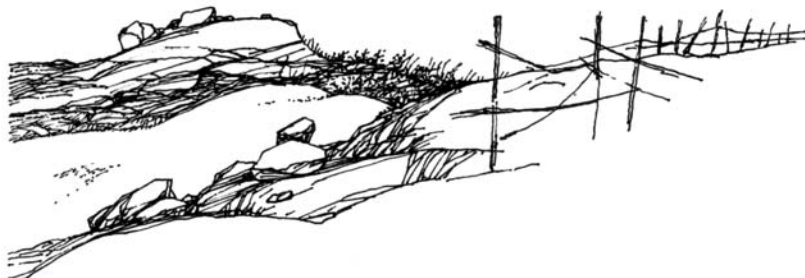
Некоторые виды птиц гнездятся в Пасвике не ежегодно. Например, камышевка-барсучок в отдельные годы является одним из наиболее обычных видов. В другие годы она не гнездится вовсе. Очевидно, это связано с тем, что в районе исследований многие виды птиц находятся на пределе своего географического распространения. При общем снижении численности границы ареала сдвигаются в зону оптимума, периферические популяции смещаются ближе к центру ареала, и в зоне пессимума птицы не гнездятся.

В последние годы наблюдается расширение ареала и освоение новых местообитаний южными видами птиц, которые до этого в Пасвике не гнездились или встречались лишь в антропогенных местообитаниях.

В 1998 году в населенных пунктах впервые была отмечена зеленушка. С 2001 года этот вид регулярно встречается в поселках и окрестных лесах. В 2003 году впервые установлено гнездование чижа. В 1996, 2003—2004 гг. отмечены поющие самцы зарянки, а в 2005—2006 гг. встречены стайки длиннохвостой синицы. В 2001 и 2003 гг. была зарегистрирована овсянка-крошка, а в 2004 году установлено гнездование этого вида. При этом в оптимальных местообитаниях встречаемость овсянки-крошки составляет 6 пар/км маршрута. В 2006 г. установлено гнездование малого пестрого дятла. В 2007 году впервые зарегистрирован поющий самец обыкновенной овсянки. Большая синица до 2002 года гнездилась только в окрестностях населенных пунктов. С 2003 года она стала регулярно встречаться по березнякам вдоль дорог, просек и линий электропередач. В 2005—2006 гг. отмечено гнездование большой синицы в смешанных сосново-березовых лесах, а в 2007 году обнаружена пара, гнездящаяся в сосняке. Постепенно повышается численность мухоловки-пеструшки, и она осваивает новые местообитания.

Широкое проникновение южных видов птиц в экосистемы Пасвика может быть связано с глобальным потеплением климата, которое обуславливает смещение границ географического распространения птиц в северные районы.

Изучение факторов, вызывающих многолетнюю динамику численности птиц, играет важную роль в понимании организации северных сообществ и требует пристального внимания орнитологов.







**Глава 2**  
**Видовая структура**  
**населения птиц**





Фауна птиц Пасвика представлена несколькими таксономическими и экологическими группами. Птицы, относящиеся к разным группам, занимают принципиально иные экологические ниши и, как правило, не вступают в прямые отношения друг с другом. Они обитают в характерных биоценозах, предпочитают определенную пищу и используют свойственные каждому виду способы поиска и добывания корма. Внутри этих групп существуют более тесные биоценотические связи, ведущие к появлению возможной конкуренции между видами. Сравнительный анализ особенностей поведения и экологии птиц помогает лучше понять, чем определяется их видовой состав, численность и пространственное распределение. Ниже мы рассмотрим в общих чертах видовую структуру населения птиц Пасвика, включающую основные экологические группы.

## **2.1. Роль природно-географических факторов в формировании видовой структуры населения птиц Пасвика**

На видовую структуру населения птиц Пасвика оказывают влияние различные природно-географические факторы. Среди них главную роль играют холодный климат, низкая продуктивность северных экосистем, нестабильность условий существования птиц.

Холодный климат оказывает угнетающее действие на формирование растительных сообществ Пасвика. Поскольку видовое разнообразие птиц в значительной степени определяется характером растительности, бедные по составу и простые по структуре растительные группировки обуславливают низкое видовое богатство и невысокую численность птиц.

Холодный климат не только отрицательно влияет на структуру растительности, но и снижает продуктивность местообитаний. В пойменных лесах по берегам реки Паз и в некоторых других участках речной долины могут формироваться хорошо развитые растительные сообщества. Несмотря на это, видовое разнообразие птиц здесь остается значительно более низким, чем в южных районах. Если в теплом климате в высокопродуктивных сообществах птицы имеют возможность глубже специализироваться и использовать разнообразные способы поиска и добывания пищи, то в условиях холодного климата



*С.Ю. Муллари*

Долина реки Паз представлена разнообразными ландшафтами от пойменных лесов до горной тундры.

и невысокого запаса пищи птицы обладают широкими экологическими нишами и вынуждены использовать ограниченное число способов питания (Уиттекер, 1980). В условиях низкой продуктивности сходные по структуре местообитания занимает один вид, а в высокопродуктивном сообществе – несколько видов. При изменении продуктивности местообитаний может не просто увеличиваться или уменьшаться число видов, но нередко полностью изменяется видовой состав населяющих их птиц, так как изменяются способы разделения ресурсов и, соответственно, полностью перестраивается характер биоценологических связей данной экосистемы (Хлебосолов, Хлебосолова, 2005).

Еще одним важным фактором, способствующим снижению видового разнообразия птиц Пасвика, служит нестабильность условий существования. На севере ярко выражена сезонность погодных явлений, сопровождаемая резким изменением температуры, влажности, освещения. Это препятствует узкой специализации птиц в использовании пищевых ресурсов. Поэтому потенциальное число экологических ниш и, соответственно, видовое разнообразие птиц на севере существенно снижается. Несмотря на то, что в отдельные сезоны года продуктивность сообществ может быть сравнительно высокой, разделение ресурсов и расхождение по нишам происходит таким образом, чтобы обеспечить выживание птиц в самых неблагоприятных условиях в период ми-

нимальной продуктивности местообитаний (Southern, 1970; Spray, 1978; цит. по Patterson, 1980).

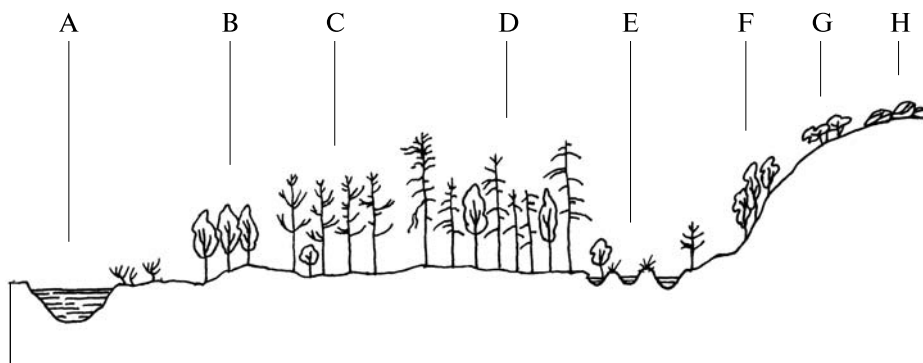
Указанные выше факторы оказывают наиболее общее влияние на формирование сообществ птиц Пасвика. Конкретный состав фауны в наибольшей степени зависит от разнообразия ландшафтов данного района (Сазонов, 2004).

Сочетание разных элементов ландшафта приводит к появлению биоценозов, заметно отличающихся друг от друга фауной и населением птиц. Среди ландшафтных комплексов Пасвика можно выделить зональные и интразональные группировки растительности, почв и животного населения. Зональные ландшафты включают в себя сосновые, березовые и смешанные сосново-березовые леса, горно-березовый лес, тундру. Они служат местом обитания типично северных птиц. Интразональные ландшафты представлены поймой реки Паз, сырыми лугами вдоль реки и по берегам озер, обширными болотами в долине реки и на прилегающих возвышенностях, фрагментами сельскохозяйственных угодий и другими антропогенными комплексами. Они обуславливают широкое проникновение южных видов птиц в северные экосистемы и существенно сглаживают влияние зонально-климатических факторов на структуру орнитоценозов Пасвика.

## 2.2. Основные типы местообитаний птиц

В долине реки Паз можно выделить несколько основных типов биоценозов, характеризующихся различной структурой природных комплексов и доминированием разных видов и экологических групп птиц: (1) водные территории, (2) прибрежные луга и кустарниковые заросли, (3) сосновый лес, (4) березовый лес, (5) смешанный лес, (6) болота, (7) горный березовый лес, (8) березовое криволесье, (9) горная тундра (Рис. 2.1).

Долина реки Паз представляет собой озерно-речную систему с богатой водной и прибрежной растительностью. Прибрежные кустарники, сырые лу-



**Рис.2.1.** Основные типы биоценозов долины реки Паз. А – водоемы и прибрежные кустарники; В – березовый лес; С – сосновый лес; D – смешанный сосново-березовый лес; E – болота; F – горный березовый лес; G – березовое криволесье; H – горная тундра.





*Н.В. Поликарпова*

Водоёмы и прибрежные кустарники служат местообитанием разнообразных водных и околоводных птиц.



*Н.В. Поликарпова*

Березняки произрастают по берегам рек, озёр, на склонах гор и на вырубках.

га вдоль самой реки и обширные болота в неглубокой долине создают здесь богатые водно-болотные угодья для уток, гусей, лебедей, куликов и чаек (рис. 2.1.А). Ключевым в этой системе является участок реки под названием Фьярванн. Здесь имеются многочисленные отмели, небольшие островки и мелководные побережья с густыми зарослями осок и злаков. В узких заливах встречаются настоящие заросли тростника и топяного хвоща. Весной в райо-



И.В. Зацаринный

Сосновые леса широко распространены в Пасвике и представлены различными типами.

не Фьярванна река рано освобождается ото льда. Здесь отмечается большое скопление водно-болотных птиц, отдыхающих перед началом гнездования. В течение лета и осени многие водоплавающие птицы из прилегающих районов прилетают сюда на кормежку (Wikan et al., 1994).

В пойме реки Паз и на пологих склонах холмов произрастают лиственные, хвойные и смешанные леса.

Лиственные леса представлены в основном березой пушистой (*Betula pubescens*) (рис.2.1.В). Она имеет множество форм — от белоствольных высоких деревьев в низинах до горно-тундрового березового криволесья на верхней границе леса. Березовые леса преобладают по берегам рек и озер, на верхней границе леса и тундры, а также составляют существенную примесь в сосновых лесах (Белов, Барановская, 1969). В отдельных местах встречаются участки, поросшие осинкой, ольхой и ивой. Однако их площадь невелика и они не оказывают существенного влияния на фауну и население птиц Пасвика.

Хвойные леса представлены в основном сосной лапландской (*Pinus silvestris lapponica*) (рис.2.1.С), имеющей узкую и вытянутую крону. В долине реки Паз сосны достигают высоты 14–15 м. Среди соснового леса встречаются одиночные экземпляры или группы деревьев сибирской ели (*Picea obovata*), для которой характерна удлиненная и извилистая форма кроны. На российском берегу реки Паз к югу от горы Калкупя имеются большие площади,



*А.М. Хохлов*

Смешанные сосново-березовые леса наиболее разнообразны по структуре и служат оптимальным местообитанием лесных птиц.



*С.Ю. Муллари*

Грядово-мочажинные болота наиболее характерны для Пасвика и привлекают большое количество птиц.



Е.И. Хлебосолов

В верхней части склонов гор березовые леса сменяются березовым криволесьем.

занятые густым и мощным девственным сосновым лесом. Здесь же находится самый крупный участок еловых насаждений, насчитывающий не менее 300 деревьев.

Смешанные сосново-березовые леса произрастают на сравнительно богатых почвах на равнинных участках или в нижних частях склонов гор в условиях хорошего увлажнения (рис.2.1.D). В смешанных лесах деревья растут довольно густо и обладают хорошо развитой кроной (Цветков, Семенов, 1985). Это наиболее продуктивные лесные местообитания птиц.

В целом лесные экосистемы характеризуются наибольшим разнообразием орнитофауны. Видовой состав растительности, возраст и состояние древостоя во многом определяют численность, пространственное распределение, особенности поведения и другие черты биологии лесных птиц.

В долине реки Паз широко распространены верховые болота, которые представлены в основном грядово-мочажинными сфагновыми, кустарничково-сфагновыми и осоково-сфагновыми типами (рис.2.1.E). Для грядово-мочажинных болот характерен резко выраженный микрорельеф. В мочажинах развиваются осоковые и осоково-сфагновые группировки. Гряды сложены главным образом сфагнумом бурым (*Sphagnum fuscum*). На них произрастают пушица и кустарнички вороники, голубики, подбела, черники. Довольно часто встречаются кустарничково-сфагновые болота с кочковатой поверхностью. Кочки образованы сфагновыми мхами с примесью некоторых зеленых мхов. На кочках растут кустарнички, осоки, пушица. Низинные осоково-сфагновые болота развиваются в условиях избыточного увлажнения минерализованными водами. Ведущая роль в сложении растительных группировок этих болот принадлежит осокам и сфагновым мхам. По скрытым водотокам на низинных болотах часто развиваются ивняки (Костина, 1995). Болота служат



*Е. И. Хлебосолов*

Горная тундра служит местообитанием открыто живущих видов птиц.

местообитанием водоплавающих, куликов, чаек и некоторых видов воробьиных птиц.

Для относительно невысоких гор, расположенных в долине реки Паз, характерна вертикальная смена растительных поясов от лесного пояса у их подножия до горной тундры на вершине. В нижних частях гор произрастают сосновые или смешанные леса. Затем идет неширокая полоса березового леса (рис. 2.1.F), переходящая в березовое криволесье (рис. 2.1.G). Выше расположена горная тундра, покрытая мхом, лишайником, невысоким кустарником (рис. 2.1.H). Здесь имеется большое количество болот и мелких озерков.

Южная часть долины реки Паз расположена в северной бореальной зоне и представлена сосновыми и смешанными сосново-березовыми лесами. Лишь в долинах рек, на озерных террасах, а также на склонах гор произрастают березовые леса. К северу бореальная зона переходит в альпийскую зону, где преобладают березняки горно-тундрового типа (Wikan et al., 1994). В долине реки Паз практически отсутствуют зональные равнинные тундры. Однако в некоторых местах они соседствуют или даже проникают на данную территорию. Здесь формируются своеобразные сообщества птиц, которые характерны именно для зональных тундр и существенно отличаются от орнитоценозов горной тундры.

### **2.3. Основные экологические группы птиц**

Современные исследования в области экологии сообществ характеризуются постепенным переходом от описания структуры сообществ к изучению механизмов их формирования и функционирования. Важным шагом на пути к этому служит выявление функциональных связей организмов в сообществе. Для этого необходимо выявить экологические группы различного иерархического ранга в зависимости от степени их функционального сходства или раз-

личия и определить характер взаимосвязи между ними. Выявление «элементарных» экологических групп видов, между которыми имеются наиболее тесные связи в природных сообществах, и объединение их в группы более высокого ранга позволяет определить так называемую функциональную структуру сообщества и понять механизмы его формирования как целостной биологической системы (Хлебосолов и др., 2006б). В синэкологии такие группы организмов принято называть гильдиями. Внутри гильдий существуют наиболее тесные взаимодействия между разными видами организмов. Биоценотические связи видов, относящихся к разным гильдиям, значительно слабее и носят косвенный характер. Для изучения структуры сообществ наибольший интерес представляет анализ взаимоотношений между видами именно внутри отдельных гильдий (Root, 1967).

Функциональная роль птиц в сообществе определяется характером их экологической ниши. Поэтому экологическую нишу можно рассматривать в качестве элементарной единицы функциональной классификации сообществ. В современных синэкологических исследованиях в качестве интегрального признака, характеризующего экологическую нишу вида как функциональное целое, рассматривается кормовое поведение птиц. Этот показатель служит элементарной единицей экологической классификации и позволяет выделять функциональные группы, или гильдии, разного иерархического уровня на основании степени сходства или различия в кормовом поведении птиц. Степень сходства или различия кормового поведения зависит от того, какой пищей, в каком месте и каким образом кормятся птицы. Путем последовательного вычленения из структуры и содержания поведения его различных составляющих можно выявлять степень функционального сходства видов и на основании этого строить иерархически соподчиненную экологическую классификацию сообществ птиц (Хлебосолов и др., 2006б).

Экологическая классификация фактически представляет собой иерархическую систему экологических ниш видов, объединяемых по степени сходства и отличия в соподчиненные категории. Анализ трофических связей птиц свидетельствует о том, что функционально-экологические подразделения птиц разного иерархического уровня в целом совпадают с таксономическими категориями птиц в систематике. При этом важно определить, какие экологические и функциональные свойства присущи тому или иному таксону. Сравнительный анализ функционально-экологических и таксономических категорий птиц показывает, что различные трофические факторы (тактика кормового поведения, стратегия кормового поведения, тип пищи в той или иной среде), с помощью которых можно объединять птиц в функционально сходные экологические группы различного ранга, соответствуют таксономическим категориям птиц – вид, семейство, отряд (Хлебосолов, 1999, 2004, 2005).

Сообщества птиц Пасвика включают в себя несколько крупных экологических группировок, или гильдий, птиц: (1) водоплавающие, (2) хищные птицы и совы, (3) тетеревиные, (4) кулики и чайки, (5) воробьиные (рис. 2.2).

Для того чтобы провести детальный анализ биоценотических связей внутри той или иной экологической группы птиц, необходимо точно знать структуру экологической ниши видов, которые входят в состав этой группы. Такие данные имеются у нас только для фоновых видов воробьиных птиц. В этой

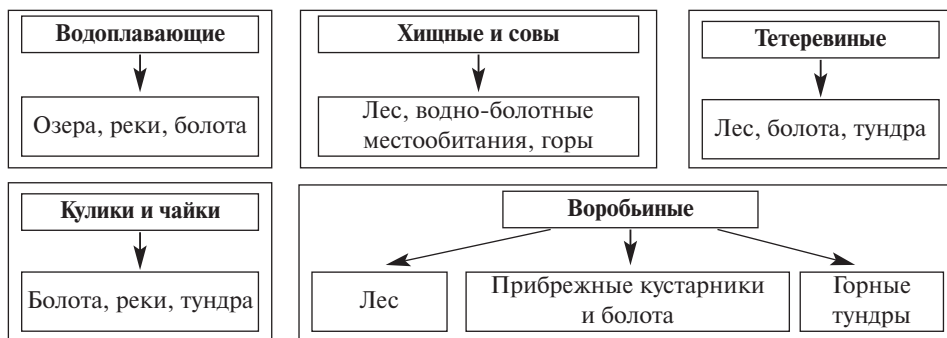


Рис.2.2. Основные экологические группы птиц Пасвика.

гильдии мы выделяем несколько более мелких экологических групп птиц, обитающих в разных ландшафтах: (1) птицы леса, (2) птицы прибрежных кустарников и болот, (3) птицы горной тундры (рис. 2.2). Для других экологических и таксономических групп птиц приводится лишь краткая сравнительная характеристика поведения и экологии видов и обсуждаются возможные механизмы экологической сегрегации, обуславливающие их совместное или раздельное обитание в тех или иных ландшафтах.

## 2.4. Характеристика основных экологических групп птиц

### 2.4.1. Водоплавающие птицы

Водоплавающие птицы играют важную роль в функционировании природных экосистем Пасвика. Значительная часть территории данного района занята реками, ручьями, озерами, болотами, морским побережьем. Это создает благоприятные условия для обитания водоплавающих птиц, которые представлены здесь большим числом видов и образуют высокую плотность населения (Frantzen et al., 1991; Бианки и др., 1993; Wikan et al., 1994; Thingstad et al., 1997; Летопись природы..., 1997, 1998; Бианки, 1999). Ниже мы рассмотрим особенности пространственного распределения, питания, кормового поведения и возможные механизмы экологической сегрегации водоплавающих птиц в водно-болотных экосистемах Пасвика.

#### Гагары

В Пасвике обитает два вида гагар — **краснозобая гагара** (*Gavia stellata*) и **чернозобая гагара** (*Gavia arctica*). Оба этих вида питаются почти исключительно рыбой, добывая ее с помощью продолжительного ныряния. Птицы четко разделены пространственно. Краснозобая гагара гнездится на небольших сильно заросших лесных озерах или на озерах, расположенных среди болот. При этом гнездо может быть расположено на водоеме, лишенном рыбы, а сама птица кормится и добывает пищу для птенцов на соседней реке или



А.М. Хохлов

Река Паз образует многочисленные заливы и тихие плесы, на которых держатся разные виды водоплавающих птиц.

озере. Чернозобая гагара, наоборот, предпочитает гнездиться на реке Паз или на крупных пойменных озерах. Механизмы разделения ресурсов и расхождения по нишам двух видов гагар неизвестны (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991; Заколдаева, 2005; Ивантер, 2006).

### **Лебеди**

**Лебедь-кликун** (*Cygnus Cygnus*) регулярно встречается в долине реки Паз на крупных озерах и обширных болотах. Питается кликун как растительной, так и животной пищей. Он поедает корневища и зеленые части растений и мелких водных беспозвоночных. Весной и осенью лебедь кормится преимущественно водными растениями, главным образом полушником (*Isoetes lacustris*), хвощом (*Equisetum fluviatilis*), водяной сосенкой (*Hippuris vulgaris*), урутью (*Myriophyllum alterniflorum*), водяным лютиком (*Batrachium peltatum*), шильником (*Subularia aquatica*). В летний период он кормится не только на воде, но и на суше. В его рацион входят нитчатые водоросли, листья осоки и ягоды морошки. Лебедь-кликун держится на сравнительно неглубоких участках водоемов. Он добывает пищу со дна, опрокидываясь в воду и глубоко погружая шею (Колосов и др., 1975; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

### **Гуси**

Гуси в меньшей степени, чем другие водоплавающие птицы, связаны с водой. Они хорошо ходят и бегают по земле, кормятся преимущественно на суше растительной пищей, скусывая клювом наиболее нежные части прибрежных или наземных растений.



**Серый гусь** (*Anser anser*) является обычным гнездящимся и зимующим видом на северо-западе Европы. Основные места гнездования этих птиц находятся на территории Исландии, Великобритании, Скандинавии. Гнездовыми станциями гусей служат различные типы открытых болот, расположенных недалеко от рек, озер, прудов и других водоемов. На севере Скандинавского полуострова гуси гнездятся также на морском побережье и в фьордах (Hagemeyer, Blair, 1997). Имеются отрывочные сведения о гнездовании серого гуся в прибрежных и материковых тундрах Кольского полуострова, в том числе на российской стороне Варангер-фьорда и полуострове Рыбачий (Мензбир, 1895; Спангенберг, 1941; Бианки и др., 1993). Численность гнездовой популяции серого гуся на северо-западе Европы неуклонно возрастает на протяжении последних нескольких десятков лет, и это ведет к расширению его ареала (Madsen, 1991). Из Скандинавии по берегу моря он активно проникает на Кольский полуостров, и здесь постепенно образуется гнездовая популяция этих птиц. В частности, на Айновых островах Баренцева моря, расположенных неподалеку от устья реки Паз, серый гусь начал гнездиться с 1984 года. В настоящее время на островах формируется крупная гнездовая колония гусей, насчитывающая не менее 150 пар (Татаринкова и др., 2007).

**Гуменник** (*Anser fabalis*) является обычным гнездящимся видом Пасвика. Пары и выводки гусей встречаются в заливах крупных озер с развитой полосой прибрежной растительности, а также на озерах, расположенных среди обширных болот (Заколдаева, 2005).

**Пискулька** (*Anser erythropus*) в долине реки Паз иногда встречается на пролете. В тундре Мурманского побережья она изредка гнездится (Коханов, Скокова, 1967; Фильчагов, Черенков, 1984). До настоящего времени сведения о распространении, численности и биологии пискульки в восточноевропейских тундрах, в том числе на Кольском полуострове, остаются немногочисленными. Согласно обобщающим сводкам, основной гнездовой ареал вида в европейской части России находится в Большеземельской тундре (Минеев, 1989; Морозов, 1995). В последние годы установлено гнездование пискульки и в Малоземельской тундре (Минеев О., Минеев Ю., 2004). Катастрофическое снижение численности и сокращение ареала пискульки послужило причиной внесения ее в список особо охраняемых видов (Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю., 2005; Tucker, Heath, 1994). В связи с этим представляется весьма актуальным уточнение современного состояния ее восточноевропейской популяции.

## **Утки**

### **Пеганка**

**Пеганка** (*Tadorna tadorna*) принадлежит к группе так называемых земляных уток, в биологическом отношении представляющих переход от гусей к уткам. Как и гуси, эта птица много и легко ходит, а при необходимости быстро бегаёт. Для нее характерен полет гусяного типа с редкими взмахами крыльев. Пеганка держится парами, существующими, возможно, в течение нескольких лет. По многим другим особенностям эта птица, напротив, очень сходна с утками (Колосов и др., 1975). На севере Европы и Скандинавского полуострова пеганка является обычным видом. В настоящее время наблюдается рост ее числен-

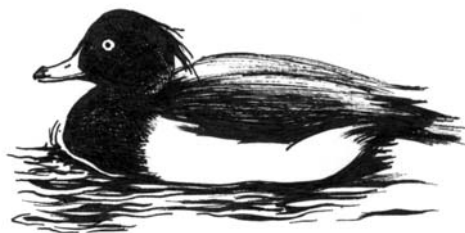
ности и расширение ареала (Hagemeijer, Blair, 1997). На Кольском полуострове эта птица регулярно гнездится на Айновых островах. Начиная с 2003 года, несколько особей пеганки ежегодно регистрировались в Кольском заливе, в 2006 году здесь встретили два выводка пеганки (Иваненко, 2006).

### **Речные утки, питающиеся смешанным кормом**

Речные утки держатся на берегах водоемов или на мелководье и добывают пищу в толще воды и на дне, опуская в воду голову и шею. Во время кормежки они могут опрокидываться вниз головой и нередко погружаются так, что из воды торчит лишь хвост. Пищей им служат водные растения и животные. Из растительных кормов в большом количестве поедаются зеленые части, семена и луковички водных растений. Из животных кормов утки наиболее охотно используют в пищу различных водных насекомых, их личинок, ракообразных, моллюсков (Колосов и др., 1975).

Большинство речных уток, обитающих в Пасвике, имеют смешанное питание. **Связь** (*Anas penelope*) кормится преимущественно растительной пищей. **Кряква** (*Anas platyrhynchos*) и **чирок-свистунок** (*Anas crecca*) питаются как растительным, так и животным кормом. В состав растительного корма входят семена и зеленые части водных растений, а в состав животного корма — разнообразные водные беспозвоночные. Животная пища играет особенно важную роль в рационе этих птиц в летний период. **Шилохвость** (*Anas acuta*) использует в пищу различные виды растительного и животного корма, но в северных районах отдает предпочтение животной пище. Она поедает личинок ручейников, комаров звонцов, моллюсков и других водных беспозвоночных. Из растительного корма большое место принадлежит семенам водных растений. **Широконоска** (*Anas clipeata*) также является преимущественно животной птицей (Колосов и др., 1975; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

Особенности питания и кормового поведения уток обуславливают выбор ими разных типов водоемов. В Пасвике связь держится преимущественно на небольших олиготрофных озерах, в заливах реки Паз и других водных станциях с неглубоким, часто каменистым дном и избегает сильно заросших травой участков. Кряква встречается практически на всех типах водоемов, предпочитая держаться в полосе прибрежной растительности. Чирок-свистунок гнездится на небольших эвтрофных озерах и пойменных болотах, поросших густой травянистой околководной растительностью. Этот вид встречается также в заболоченных заливах рек и крупных озер (Заколдаева, 2005, наши данные). Из-за малой численности птиц нам не удалось выявить особенностей пространственного распределения шилохвости и широконоски. В Лапландском за-





О.А. Першин

Обыкновенный гоголь — один из наиболее массовых видов водоплавающих птиц Пасвика, обитающий по лесистым берегам рек и озер.

поведнике шилохвость обитает в основном на тихих участках рек и ручьев с высокими, поросшими ивняком берегами, реже — на небольших травянистых озерах (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Широконоска обладает весьма специфическим способом питания и предъявляет особые требования к характеру местообитаний. Судя по литературным данным, она предпочитает небольшие эвтрофные водоемы с илистым дном и берегами, густо поросшими водной и прибрежной растительностью (Hagemeijer, Blair, 1997).

### **Нырковые утки, питающиеся водными беспозвоночными**

Характерная особенность нырковых уток заключается в способности хорошо нырять и относительно долго оставаться под водой. В отличие от речных уток они добывают корм на значительной глубине и могут обитать на глубоководных водоемах. Нырковые утки питаются преимущественно животной пищей. В их рацион входят моллюски, имаго и личинки различных водных насекомых, ракообразные, мелкая рыба (Колосов и др., 1975; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Бианки и др., 2003).

Состав пищи нырковых уток в целом сходен. Отличия в рационе обусловлены особенностями их морфологического строения и кормового поведения (Madsen, 1954; Авилова, 1978; Бойко и др., 1982; Бианки, 1999; Бианки и др., 2003). Эти факторы определяют пространственное распределение нырковых уток в водных экосистемах Пасвика.

**Гага обыкновенная** (*Somateria mollissima*) гнездится на побережье и островах Баренцева моря. **Хохлатая черныш** (*Aythya fuligula*) предпочитает озера, расположенные среди болот, небольшие лесные озера с относительно богатой растительностью, а также речные протоки с медленным течением. **Синьга** (*Melanitta nigra*) населяет открытые озера, медленно текущие реки и лесные моховые болота. Она нередко встречается на речных плесах со спокойным течением. **Морянка** (*Clangula hyemalis*) гнездится на пресных озерах тундровой зоны. **Гоголь** (*Bucephala clangula*) населяет тихие реки и озера по поймам крупных рек с лесистыми берегами. **Луток** (*Mergus albellus*) предпочитает держаться на небольших озерах, в мелководных заливах крупных озер, на тихих речных плесах (Колосов и др., 1975; Фильчагов, Черенков, 1984; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Бианки, 1999; Заколдаева, 2005).

### **Нырковые утки, питающиеся рыбой**

В Пасвике обитают два вида крохалей, питающихся рыбой, — **длинноносый, или средний, крохаль** (*Mergus serrator*) и **большой крохаль** (*Mergus mer-*

*ganser*). Рацион этих видов в целом сходен, но они используют разные способы добывания пищи и придерживаются разных типов водоемов.

В их питании преобладают щука, окунь, форель, сиг, ряпушка и другие виды рыб. Большой крохаль крупнее длинноносого и ловит более крупную добычу (Ивантер, 1975; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов 1991). Крохали разыскивают корм во время плавания с погруженной в воду головой, с последующим нырянием и преследованием визуальной обнаруженной добычи. На глубоких местах крохали добывают рыбу, ныряя в воду, а на мелководье догоняют ее, глиссируя по поверхности с опущенной в воду головой, работая крыльями в воздухе (Cramp, Simmons, 1978; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов 1991; Резанов А.Г., Резанов А.А., 2006).

Принято считать, что длинноносый крохаль живет преимущественно на озерах, а большой крохаль – на реках (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов 1991). Для Пасвика это справедливо только в отношении большого крохала, который встречается в основном на реке Паз. Длинноносый крохаль обитает как на озерах, так и на реке. При этом его численность на реке Паз наиболее высока и достигает 9,7 пар на 10 км береговой линии. На озерах этот показатель составляет от 1,1 до 4,8 пар (Заклдаева, 2005). Наши наблюдения показывают, что при совместном обитании два вида крохалей используют разные участки реки для кормежки. Длинноносый крохаль предпочитает держаться на неглубоких местах возле берега, особенно в небольших заливах и на речных плесах со спокойным течением. Большой крохаль кормится чаще всего на середине реки в глубоких местах, высматривая добычу и надолго ныряя за ней в воду (см. также Ивантер, 1975).

Несмотря на то, что биология отдельных видов водоплавающих птиц довольно хорошо изучена, их биоценотические отношения остаются неизвестными. Поэтому трудно выявить способы разделения ресурсов и расхождения по нишам, а также механизмы формирования видовой структуры населения этих птиц в водно-болотных экосистемах Пасвика.

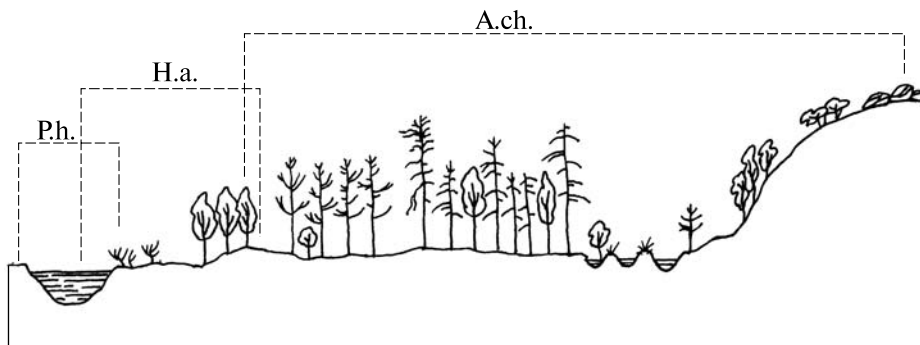
## **2.4.2. Хищные птицы и совы**

В долине реки Паз обитает несколько видов дневных хищных птиц и сов, которые питаются разнообразной пищей, населяют разные местообитания и используют различные способы поиска и добывания корма. В зависимости от этих факторов всех хищных птиц можно подразделить на несколько экологических групп.

### **Экологические группы хищных птиц**

Среди хищных птиц Пасвика можно выделить две большие группы видов, которые отличаются между собой размером тела и, соответственно, размером добываемой пищи. Наиболее крупными хищниками являются скопа (*Pandion haliaetus*), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*), беркут (*Aquila chrysaetus*). Они питаются преимущественно крупными птицами, млекопитающими, рыбой и населяют разные типы ландшафтов.

Все остальные хищные птицы имеют более мелкие размеры. К ним относятся ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), ястреб-перепелятник (*Accipiter nisus*), зимняк (*Buteo lagopus*), сапсан (*Falco peregrinus*), кречет (*Falco gyrfalco*),



**Рис. 2.3.** Предпочитаемые местообитания скопы (P.h.), орлана-белохвоста (H.a.) и беркута (A.ch.) в долине реки Паз.

дербник (*Falco columbarius*), пустельга (*Falco tinnunculus*). Пищей им служат небольшие птицы, мышевидные грызуны, крупные насекомые и другие пищевые объекты. Птиц этой группы, в свою очередь, можно подразделить еще на две экологические группы: виды, питающиеся преимущественно птицами или мелкими млекопитающими. В зависимости от характера пищи и способов охоты, они предпочитают разные местообитания.

### **Крупные хищники**

Крупные хищные птицы заметно различаются характером предпочитаемых местообитаний, составом пищи и способами охоты.

**Скопа** населяет берега рек, озер, болот и других пресноводных водоемов (рис. 2.3). Эта хищная птица питается почти исключительно рыбой. В районе исследований основной пищей скопы служат сравнительно небольшие по размеру сига, хариусы, кумжа и другие виды рыб (Семенов-Тянь-Шанский,



Скопа обитает на берегах рек и озер и кормится преимущественно рыбой.

*С.Л. Елисеев*



*И.Е. Железнов*

Орлан-белохвост населяет берега водоемов и добывает разнообразную пищу на воде и на суше.

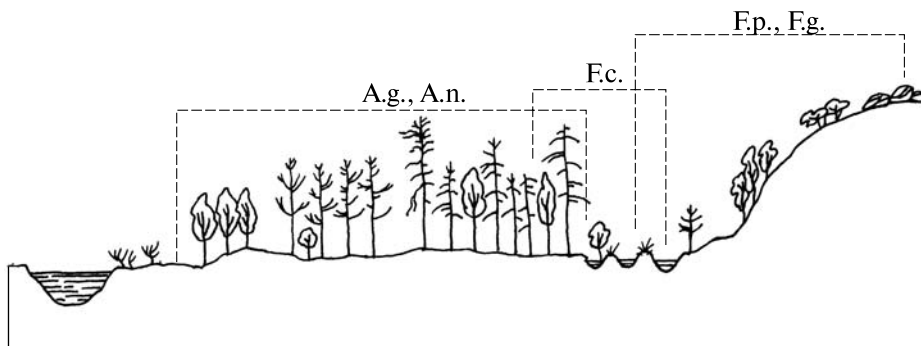
Гилязов, 1991). Во время охоты скопа подолгу кружится над водоемом и, заметив жертву, пикирует и хватает ее когтями лап.

**Орлан-белохвост**, как и скопа, селится по берегам крупных рек и озер, но занимает принципиально иную экологическую нишу. Наиболее характерной чертой данного вида служит то, что он держится в прибрежных местообитаниях и охотится на воде и на суше (рис. 2.3). Это обуславливает большое разнообразие его пищевых объектов и способов охоты.

Состав пищи орлана весьма разнообразен. Примерно половину своего корма орлан добывает на воде. Объектами охоты здесь служат крупная рыба, ондатра, норка, водоплавающие и околоводные птицы. Другую половину рациона хищник добывает на суше. Сюда входят падаль, тетеревиные птицы, крупные и мелкие млекопитающие (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

Разнообразие питания повышается за счет ярко выраженной сезонности. Этот пернатый хищник часто переключается с одного вида пищи на другой, ориентируясь на его массовость и доступность. Первое время после прилета орлан питается падалью, останками крупных зверей, добытых медведем или волком. Ранней весной он охотится на глухарей и зайцев. В это время орлан ловит также нерестящихся щук, предпочитая добывать крупных особей. В период нереста других крупных рыб он переключается на их добывание. Во время выкармливания птенцов значительную роль в его питании играют водоплавающие птицы и их птенцы. В годы массовой численности мышевидных грызунов орлан нередко кормится ими (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991; Пчелинцев, 2003).

Орлан использует разнообразные приемы охоты. Он либо подкарауливает добычу, сидя на дереве, либо высматривает ее в воздухе, паря высоко над



**Рис. 2.4.** Предпочитаемые местообитания тетеревятика (A.g.), перепелятника (A.n.), дербника (F.c.), сапсана (F.p.) и кречета (F.g.) в долине реки Паз.

землей. Заметив жертву, птица пикирует и хватает ее на воде или на земле. Для охотящегося орлана наиболее обычный способ поиска добычи – регулярный облет водоема и высматривание массового скопления водоплавающих птиц. Чаще всего жертвами орлана становятся большие, ослабленные и подраненные особи. Иногда орлан нападает на крупных птиц в воздухе (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991; Мельников, 1999; Березовиков, 2006).

**Беркут** в отличие от скопы и орлана-белохвоста является «сухопутным» видом. Он населяет разнообразные лесные и горно-тундровые местообитания (рис. 2.3). Пищей беркуту служат сравнительно крупные млекопитающие (заяц, белка, лисица, горностай, северный олень), а также водоплавающие и тетеревиные птицы. Сильные лапы орла, вооруженные мощными когтями, дают ему возможность ловить самых крупных птиц и зверей, масса тела которых превышает его собственную (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). Беркут, как и орлан-белохвост, подкарауливает добычу, сидя на дереве, или высматривает ее в воздухе, паря невысоко над землей. Этот хищник обычно добывает зверей и птиц на земле, но может ловить птиц и в воздухе.

### **Мелкие хищники, питающиеся птицами**

В Пасвике обитает несколько видов мелких хищных птиц, которые питаются преимущественно птицами. Они занимают характерные экологические ниши в экосистемах долины реки Паз и тем самым избегают конкуренции.

**Ястреб-тетеревятик** населяет лесные биотопы и охотится преимущественно на лесных птиц (рис. 2.4). В районе исследований основной пищей тетеревятика служат тетеревиные, главным образом белая куропатка, водоплавающие, дятлы, кукушка, иногда мелкие воробьиные птицы. В рационе этого хищника в небольшом количестве встречаются также мышевидные грызуны (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). Тетеревятик использует разнообразные способы охоты. Чаще всего он сидит скрытно на дереве и подкарауливает добычу. Иногда птица летит по лесу низко над землей, стараясь застать

жертву врасплох и схватить ее на взлете (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Мельников, 1999).

**Ястреб-перепелятник**, как и тетеревятник, обитает в лесных экосистемах и является специализированным хищником-орнитофагом (рис. 2.4). По способу охоты перепелятник не отличается существенно от тетеревятника, но он мельче по размеру и добывает преимущественно мелких певчих птиц (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

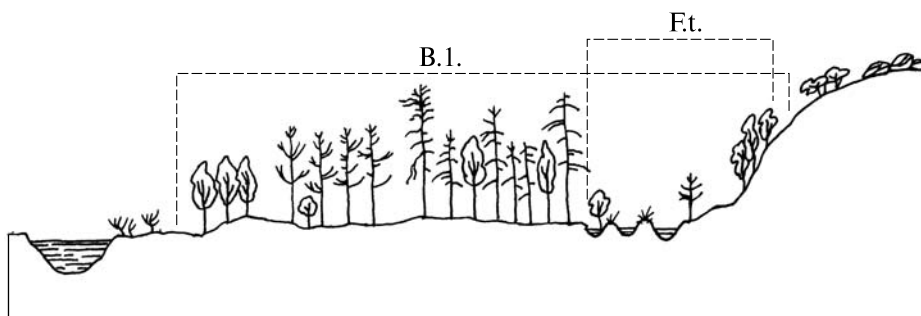
**Дербник** в районе исследований населяет самые различные местообитания — берега рек и озер, опушки леса, старые гари в лесу, болота, горную тундру (рис. 2.4). Дербник — типичный орнитофаг. Основу его пищи составляют мелкие воробьиные птицы и кулики, обитающие в открытых стациях. Он может добывать также мышевидных грызунов и насекомых. Этот хищник нападает на птиц из засады, неожиданно вылетая из укрытия низко над землей и хватая зазевавшуюся жертву. Дербник не может схватить птицу, сидящую на земле или на ветвях, поэтому он вспугивает ее, заставляет полететь и затем преследует в воздухе (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Мельников, 2002).

**Кречет** населяет различные открытые местообитания: горную тундру, лесотундру, скалистые побережья моря (рис. 2.4). Птицы, гнездящиеся на морском берегу, добывают в основном чаек и чистиковых, а живущие в тундре и лесотундре охотятся преимущественно на белых и тундряных куропаток (Кишинский, 1958; Шкляревич, Краснов, 1980; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991, Морозов, 2000). Кречет чаще всего ловит свою жертву в воздухе. Заметив летящую куропатку или другую птицу, хищник начинает ее преследовать, догоняет и хватает когтями. Крупную добычу кречет ударяет, сбивает на землю и поедает по частям. Иногда он ловит мелких млекопитающих на земле.

**Сапсан** чаще всего встречается в открытой равнинной тундре с большим количеством рек, озер, болот. Он гнездится и в горной тундре (рис. 2.4). Основу питания сапсана составляют кулики, некрупные водоплавающие, воробьиные птицы. Иногда этот сокол добывает мышевидных грызунов (Осмоловская, 1948; Данилов и др., 1984; Калякин, 1989; Пасхальный и др., 2000). Свою добычу сапсан высматривает во время продолжительного поискового полета, иногда высоко в воздухе. Заметив летящую птицу, сокол на большой скорости пикирует на нее, хватает или сбивает на землю ударом когтей. В некоторых случаях хищник высматривает добычу с обрыва или со скалы и преследует ее наподобие кречета.

У мелких хищников, питающихся птицами, имеются определенные поведенческие и экологические отличия, которые позволяют им занимать разные экологические ниши и обитать совместно в природных экосистемах Пасвика. Ястребы существенно отличаются от соколов тем, что обитают в закрытых лесных стациях и охотятся в основном с помощью подкарауливания и неожиданной маневренной атаки. Ястреб-тетеревятник и ястреб-перепелятник населяют сходные местообитания, но различаются своим размером и величиной добычи. Соколы, в отличие от ястребов, обитают на открытых территориях и добывают жертву с помощью короткой атаки на высокой скорости или после продолжительного преследования. Как и ястребы, все три вида соколов несколько отличаются размером тела и, соответственно, размером добываем-





**Рис. 2.5.** Предпочитаемые местообитания зимняка (B.l.) и пустельги (F.t.) в долине реки Паз.

мой пищи. Дербник питается в основном мелкими воробьиными птицами, обитающими на болотах, гарях, опушках леса, в горной тундре. Такие локальные открытые участки имеются практически во всех типах ландшафта Пасвика, поэтому этот вид встречается повсеместно. Сапсан и кречет охотятся на более крупных птиц. Им для успешной охоты требуются большие участки открытого пространства, позволяющие издалека обнаруживать, преследовать и атаковать жертву. Поэтому эти птицы избегают густых лесных насаждений и обитают преимущественно в тундре и лесотундре.

### **Мелкие хищники, питающиеся грызунами**

В Пасвике обитают только два вида хищных птиц, которые специализируются в добывании мышевидных грызунов.

**Зимняк** является одним из наиболее обычных видов хищных птиц, населяющих наземные экосистемы Пасвика. Он гнездится повсеместно в лесной и тундровой зоне (рис. 2.5). Охотничьими стациями этого вида служат сравнительно открытые места: болота, поляны, гари, вырубki, опушки леса. Зимняк, как и другие виды канюков, специализируется в питании мелкими мышевидными грызунами. Основу его рациона составляют полевки и лемминги. Кроме мышевидных грызунов, зимняк ловит иногда небольших птиц, ящериц, лягушек (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Зимняк высматривает добычу, летая медленно против ветра или кружа на неподвижных крыльях. Иногда он задерживается на месте, трепеща крыльями и опустив хвост, подобно пустельге (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Зимняк предпочитает охотиться не на одиночных зверьков, а высматривает места их концентрации и затем подкарауливает добычу в воздухе, на деревьях, скалах или на земле.

**Пустельга**, как и зимняк, встречается в различных биотопах Пасвика и охотится на открытых местах (рис. 2.5). Основной пищей этого вида служат различные мышевидные грызуны, изредка мелкие птицы и насекомые. Пустельга использует весьма специфический способ охоты. Она широко перемещается по охотничьему участку в поисковом полете, периодически зависает

в воздухе в трепещущем полете, высматривает и атакует добычу (Cramp, Simmons, 1982; Кеспайк, Лехт, 1977; Резанов, 2002).

Зимняк и пустельга питаются сходной пищей и охотятся в открытых местообитаниях. Однако они применяют разные способы поиска и добывания пищи и, судя по всему, предпочитают охотиться в тех местах, где микрорельеф, структура наземной травянистой растительности и характер пространственного распределения мышевидных грызунов в наибольшей мере соответствует их кормовому поведению.

## **Совы**

Совы, как и некоторые дневные хищные птицы, питаются в основном мышевидными грызунами. Однако они существенно отличаются от последних тем, что охотятся главным образом с помощью слуха. Дневные хищные птицы не могут добывать мышевидных грызунов в лесу и других закрытых стациях, так как их обзор ограничивают деревья, кустарники, валежник, снег и другие укрытия. Для сов это обстоятельство не служит серьезным препятствием. Особенности устройства слухового аппарата позволяют совам улавливать звуки малой интенсивности и точно определять местоположение жертвы на слух. Поэтому они способны охотиться в условиях ограниченной видимости. Преимущественно ночной или сумеречный образ жизни сов обусловлен тем, что в это время стихает ветер, наступает тишина и у птиц появляется возможность охотиться с помощью слуха. В шумные ночи вероятность добычи пищи существенно снижается, а при особенно сильном ветре или дожде совы не охотятся вообще (Пукинский, 1977).

В Пасвике наиболее обычными видами ночных хищных птиц являются болотная сова (*Asio flammeus*), ястребиная сова (*Surnia ulula*) и бородастая неясыть (*Strix nebulosa*). Эти виды питаются сходной пищей, но населяют разные биотопы и используют характерные способы охоты.

**Болотная сова** предпочитает открытые станции: болота, луговины и осоковые заросли по берегам рек и озер, лесные гари с редким древостоем. Встречается она и в горной тундре (Пукинский, 1977; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Основная пища болотной совы — полевки. Изредка она добывает мелких птиц. Во время охоты болотная сова сочетает подкарауливание с поисковым полетом. В дневное и сумеречное время она, как правило, выслеживает добычу в полете, с наступлением темноты — с присады. Обычно еще засветло, после дневного отдыха, сова взлетает и начинает кружиться над районом будущей охоты. Она регулярно зависает в воздухе то в одном, то в другом месте, часто трепеща высоко поднятыми крыльями, и только после этого спускается



ниже и приступает к поиску добычи, методично облетая участок на высоте трех-четырех метров. После наступления темноты способ охоты совы меняется. В это время она либо сидит на кочке, прислушиваясь к шорохам, либо кружит подолгу над одним и тем же местом (Пукинский, 1977; Горчаков, 2004).

**Ястребиная сова** встречается в разреженных лесах, в редколесье, на моховых болотах с куртинами деревьев, на зарастающих гарях и вырубках. Пищей ястребиной совы служат мышевидные грызуны. Изредка в добыче встречаются мелкие птицы (Бианки, Кошкина, 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Птицы России и сопредельных регионов, 2005). При поиске корма ястребиная сова использует разнообразные приемы, сочетая подкарауливание и поисковый полет. Чаще всего она высматривает добычу с дерева. Для этого сова использует отдельно стоящие деревья, обычно усохшие или суховершинные. На таком наблюдательном пункте сова остается около получаса, затем перелетает на другое дерево. Иногда при поиске корма ястребиная сова, как и некоторые другие хищные птицы, охотящиеся преимущественно в открытом ландшафте, повисает в воздухе, трепеща крыльями. Нередко ястребиная сова прибегает к скользящему полету. Сорвавшись с вершины дерева, она с почти неподвижными крыльями стремительно летит по наклонной к земле и так пролетает до ста и более метров, прежде чем круто взмыть вверх у следующей присады. Иногда во время такого полета, проносясь в нескольких метрах от земли, птица ловко переворачивается через крыло, камнем падает на землю и хватает добычу (Пукинский, 1977).

**Бородатая неясыть** обитает в лесах таежного типа. Она часто селится в старых сосновых лесах, но при этом отдает предпочтение не сплошным массивам, а участкам, граничащим с гарями, вырубками и открытыми пространствами сфагновых болот (Пукинский, 1977; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991; Птицы России и сопредельных регионов, 2005). Пищу бородатой неясыти составляют главным образом грызуны — полевки и лемминги. Изредка этой сове удается поймать белку, зайца, птиц (Птицы России и сопредельных регионов, 2005). Основной способ охоты бородатой неясыти — подкарауливание жертвы с присады. Если место выбрано неудачно, то птица неторопливым полетом перемещается на новое место, принимается активно крутить головой из стороны в сторону и прислушиваться. При малой плотности грызунов охота с присады обычно чередуется с поисковым полетом. При этом сова медленно облетает охотничьи угодья (вырубки, моховые болота, гари) на высоте 2,5—5 м. Чаще всего поисковый полет прерывается внезапным падением на жертву сверху (Птицы России и сопредельных регионов, 2005).

Все три вида сов, обитающих в Пасвике, питаются мелкими мышевидными грызунами. Однако они населяют разные биотопы и используют свойственные каждому виду способы поиска и добывания пищи. Болотная сова обитает в наиболее открытых стациях и пользуется преимущественно поисковым полетом для обнаружения и поимки добычи. Ястребиная сова предпочитает разреженные лесные местообитания и охотится с помощью подкарауливания и поискового полета. Бородатая неясыть придерживается более густых лесных насаждений и во время охоты применяет в основном метод подкарауливания жертвы с присады. Эти особенности образа жизни позволяют совам занимать разные экологические ниши и обитать совместно в природных экосистемах Пасвика.

### 2.4.3. Тетеревиные птицы

Тетеревиные птицы ведут оседлый образ жизни и встречаются в районе исследований в течение всего года. Они специализируются в питании различными частями травянистых и древесных растений и имеют целый ряд поведенческих, экологических и морфофизиологических адаптаций, позволяющих пережить холодную и снежную северную зиму (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977; Андреев, 1980; Потапов, 1985).

В Пасвике обитает пять видов тетеревиных птиц: белая куропатка (*Lagopus lagopus*), тундряная куропатка (*Lagopus mutus*), тетерев (*Lyrurus tetrrix*), глухарь (*Tetrao urogallus*) и рябчик (*Tetrastes bonasia*). Они отличаются друг от друга характером местообитаний, составом пищи, особенностями кормового поведения.

**Белая куропатка** встречается повсеместно в равнинной тундре, лесотундре, тайге, а отчасти и в горной тундре, однако очень высоко в горы не поднимается (рис. 2.6). В лесной зоне она держится преимущественно по берегам рек, ручьев и озер, поросших ивой, на сфагновых болотах, гарях, вырубках (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

Летний рацион белой куропатки включает листья голубики, стебли лесного хвоща, побеги и цветы черники, ягоды вороники, черники, реже — голубики и брусники, семена марьянника. Взрослые птицы только изредка едят насекомых и других беспозвоночных. Птенцы, напротив, в июле питаются преимущественно животным кормом — личинками пилильщиков, гусеницами и другими насекомыми, а также пауками. Из растительных кормов птенцы отдают предпочтение самым калорийным — семенам осок, марьянника, андромеды, спорангиям мхов, а также грибам. В августе ягоды, зелень и цветы преобладают над семенами и насекомыми, а в сентябре состав пищи птенцов приближается к рациону взрослых птиц. В зимний период птицы переходят на питание веточным кормом. На берегах рек и ручьев они охотнее всего кормятся ивой, на болотах они едят веточки карликовой березки, а в лесу, особенно

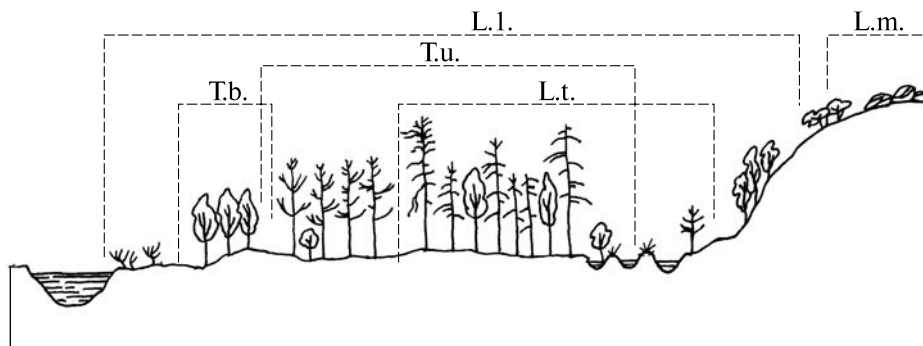


Рис. 2.6. Предпочитаемые местообитания белой куропатки (L.l.), тундряной куропатки (L.m.), глухаря (Tu.), рябчика (T.b.) и тетерева (L.t.) в долине реки Паз.



Ю.А. Кушель

Тундряная куропатка населяет горные тундры.

на гарях, кормятся прикорневой порослью берез (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

В течение всего года белая куропатка кормится на земле. Зимой птица во время кормежки перебегает по снегу от куста к кусту и откусывает клювом от веток тонкие концевые побеги. В середине дня она обычно отдыхает на поверхности снега, переваривая корм. Вечером птица кормится вторично, а на ночь зарывается в снег. Лишь в конце зимы, когда большая часть ивовой и березовой поросли скрыта в толще снега, куропатка нередко садится на высокие ивы и березы и кормится концевыми побегами (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

**Тундряная куропатка** обитает в горной тундре, населяя преимущественно вершинные части гор, где выходы скальных пород и каменных россыпей чередуются с моховой и мохово-лишайниковой растительностью (рис. 2.6). Летом самцы и холостые самки живут высоко в горах, среди каменистой пустыни. Выводки встречаются обычно в нижней части альпийского пояса, на травянистых луговинах, в кустарничковых зарослях по долинам ручьев, на тундровых гарях, поросших политриховыми мхами, иногда в скалистых ущельях, где сохраняются снежники. Зимой тундряная куропатка держится в нижней части альпийского пояса гор. На побережье Баренцева моря они встречаются и на равнинной тундре (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

В летний период тундряная куропатка питается побегами, листьями, цветами и ягодами черники, голубики, брусники, арктоуса (*Arctous alpina*), вороники. Она поедает также цветы и листья разных видов ив, куропачьей травы (*Dryas punctata*), камнеломок, андромеды, альпийской ястребинки, семена осок, ситников, ожик, карликовой березки, луковички живородящего горца,



*И. П. Назаров*

Глухарь — характерный обитатель сосновых лесов Пасвика.

спорангии политрихумов. Птенцы, кроме того, едят слизней, пауков, жуков, гусениц и других насекомых. В отличие от других видов тетеревиных птиц режим питания тундряной куропатки после установления снежного покрова мало изменяется. Зимой она ест ту же пищу, что и летом, раскапывая снег на малоснежных местах или на местах кормежки северных оленей. В это время ее корм состоит из облиственных побегов, почек и ягод вечнозеленых кустарничков, в основном вороники, брусники, черники, арктоуса, куропачьей травы и карликовой березки (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

Тундряная куропатка летом и зимой кормится на земле. Лишь во время большого снегопада, который лишает доступа к наземным кормам, птицы склевывают почки и побеги берез на верхней границе леса, для чего иногда взлетают на деревья (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

**Тетерев** предпочитает лиственные и смешанные леса, чередующиеся с открытыми пространствами болот, вырубок и гарей (рис. 2.6). Летний рацион тетерева включает зеленые побеги, листья и ягоды брусники, вороники, черники, голубики, андромеды, плоды осок, семена марьянника и других растений. Животный корм потребляют преимущественно птенцы. В зимнем питании тетерева преобладают сережки, почки и побеги березы и некоторых других лиственных пород деревьев, первогодние шишки (озимь) сосны, плоды можжевельника. В летний период тетерев, как и все другие тетеревиные птицы, ведет наземный образ жизни. Зимой он обычно кормится на деревьях (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Тетеревиные птицы, 1975; Потапов, 1985).

**Глухарь** обитает главным образом в сосновых лесах (рис. 2.6). В зимний период самцы и самки глухаря держатся раздельно, поодиночке или небольшими группами. Самцы предпочитают относительно открытые места, сфагновые болота с низкими редкими сосенками или разреженные боры по склонам возвышенностей, самки — средневозрастные сосновые леса с довольно густым древостоем. Летом глухарь выбирает места с хорошими ремизными условиями. Он предпочитает пересеченную местность: гряды вперемежку с болотами, речные долины, разновозрастные смешанные леса с наличием валежин и подроста (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

В летний период глухарь питается листьями, цветами и ягодами травянистых растений и вечнозеленых кустарничков, преимущественно черники и го-

лубики, отчасти различными семенами, насекомыми и другими мелкими беспозвоночными. Птенцы предпочитают животную пищу и семена. Зимой основным кормом глухаря служит сосновая хвоя и веточки, иногда с добавлением незрелых сосновых шишечек, хвои и плодов можжевельника (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

Летом глухарь кормится на земле, а зимой преимущественно на сосновых деревьях. В зимний период самки глухарей предпочитают вести древесный образ жизни. Самцы также много времени проводят на деревьях, но нередко кормятся и на поверхности снега, подстригая сосновый подрост или кусты можжевельника (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

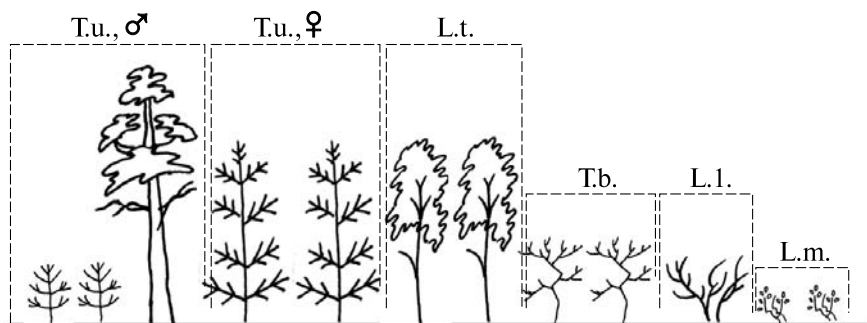
**Рябчик** населяет наиболее продуктивные участки березового и смешанного сосново-березового леса, в основном по долинам ручьев, где произрастает низкорослая ольха, береза, ива. Открытых мест – болот, гарей и в особенности горной тундры он избегает (рис. 2.6). В летний период рябчик питается главным образом наземными кормами. Основу его пищи составляют листья, сухие плоды и семена осок, герани, марьянника, берез. Птенцы кормятся ягодами, семенами и беспозвоночными. Зимой рябчик питается цветочными сережками, почками и побегами березы, ольхи, рябины, черемухи. Под снегом он не только ночует, но и достает зеленые побеги черники в качестве добавки к древесному корму (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Тетеревиные птицы, 1975; Потапов, 1985; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991).

### **Структура экологической ниши тетеревиных птиц**

Совместное обитание нескольких видов тетеревиных птиц в Пасвике обусловлено тем, что они занимают разные экологические ниши и тем самым избегают конкуренции друг с другом. Отличия в структуре экологической ниши касаются преимущественно состава пищи, характера местообитаний и особенностей кормового поведения птиц. В летний период все виды тетеревиных ведут сходный образ жизни. Они кормятся на земле, питаются листьями, цветами, ягодами, семенами травянистых и кустарничковых растений, различными беспозвоночными. В это время экологические ниши разных видов широко перекрываются.

Наиболее четко экологическая сегрегация тетеревиных птиц проявляется в зимний период, когда они переходят на питание веточным кормом. Зимой состав пищи птиц заметно различается. Глухарь кормится в основном хвоей сосны. Тетерев поедает сережки, почки и побеги березы. Рябчик использует в пищу сережки, почки и побеги березы, ольхи и других лиственных деревьев. Белая куропатка питается концевыми побегами ивы и карликовой березы, тундряная куропатка – побегами, почками и ягодами вечнозеленых кустарничков, куропачьей травы, карликовой березы. Отличия в составе пищи обуславливают особенности пространственного распределения птиц. Глухарь обитает в сосновом лесу, тетерев и рябчик – в смешанном сосново-березовом лесу. Белая куропатка населяет болота, равнинную тундру и нижние склоны гор, тундряная куропатка – горную тундру.

Наличие характерных особенностей питания и предпочитаемых местообитаний свидетельствуют о существовании определенных экологических от-



**Рис. 2.7.** Структура предпочитаемых местообитаний самцов (Т.у., ♂) и самок (Т.у., ♀) глухаря, тетерева (L.t.), рябчика (T.b.), белой куропатки (L.l.) и тундрной куропатки (L.m.).

личий между видами. Однако эти показатели широко перекрываются и не позволяют однозначно судить об особенностях экологической ниши каждого вида. Например, известно, что глухарь обитает не только в хвойном, но и в лиственном лесу. Тетерев, помимо лиственных деревьев, постоянно кормится «озимью» сосны и хвоей можжевельника. Состав пищи тетерева и рябчика, а также их пространственное распределение часто бывают очень сходными (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Тетеревиные птицы, 1975; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985).

По-видимому, наиболее существенные отличия в структуре экологической ниши касаются специфических особенностей кормового поведения и морфологического устройства тетеревиных птиц. Различия в кормовом поведении наиболее отчетливо проявляются в способе фиксации на кормовом субстрате. Поэтому основные черты морфологии связаны с размером птиц, величиной и мощностью клюва, устройством пояса задних конечностей (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985). Отличие в способах питания и морфологическом устройстве, в свою очередь, обуславливает выбор птицами определенных кормовых деревьев и местообитаний.

В зимний период глухарь, тетерев и рябчик кормятся преимущественно на деревьях. Эти три вида отличаются друг от друга размером тела и поэтому добывают пищу в разных участках кроны деревьев или на деревьях разного размера и возраста (рис. 2.7).

Глухарь — наиболее крупная птица, поэтому он может кормиться только внутри кроны на толстых и прочных ветках дерева. По своей архитектонике наиболее подходящим деревом для кормежки глухаря служит сосна. Расстояние между ветками у сосны довольно большое, но крупные размеры позволяют птицам доставать хвою и побеги на значительном расстоянии от себя. Самцы и самки глухаря зимой предпочитают разные биотопы. Более крупные самцы кормятся в кронах высоких старых деревьев. Кроме того, они часто добывают пищу на земле, где благодаря своему высокому росту могут питаться хвоей соснового подростка или можжевельника. Самки глухаря мельче самцов, и они предпочитают держаться в средневозрастных и спелых сосновых насаж-



дениях. Расстояние между ветками в кронах деревьев здесь меньше, чем в кронах старых деревьев. Это позволяет птицам успешно добывать корм (рис. 2.7) (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Андреев, 1979, 1980; Тархов, 1988).

Тетерев мельче глухаря и может кормиться сережками, почками и побегами в средней и наружной части кроны крупных лиственных деревьев: березы, ольхи, ивы (рис. 2.7).

Рябчик, как и тетерев, питается сережками, почками и побегами различных лиственных деревьев. Но благодаря своим небольшим размерам и способности хорошо удерживаться на тонких ветках, он кормится в наружной части кроны. При этом он предпочитает такие деревья, которые по своей жизненной форме напоминают кустарники. Их кроны состоят преимущественно из тонких густых веток, которые выдерживают тяжесть птицы и позволяют ей при небольших размерах склевывать достаточно много пищи вокруг себя (рис. 2.7) (Андреев, 1979, 1980; С. В. Дровецкий, личное сообщение).

Белая и тундряная куропатки в зимний период кормятся преимущественно на земле различными частями травянистой, кустарничковой и кустарниково-растительности (рис. 2.7). Они отличаются между собой размером тела, величиной и мощностью клюва. Белая куропатка крупнее тундряной куропатки, она кормится в основном веточным кормом и обладает большим и мощным клювом. Тундряная куропатка мало использует веточный корм и поэтому не нуждается в таком мощном клюве, как белая куропатка (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

#### **2.4.4. Кулики и чайки**

Кулики и чайки в Пасвике представлены большим числом видов, образуют высокую плотность населения и играют важную роль в функционировании экосистем данного района. Это обусловлено большой площадью и разнообразием водно-болотных территорий в долине реки Паз, которые служат основными местообитаниями этих птиц.

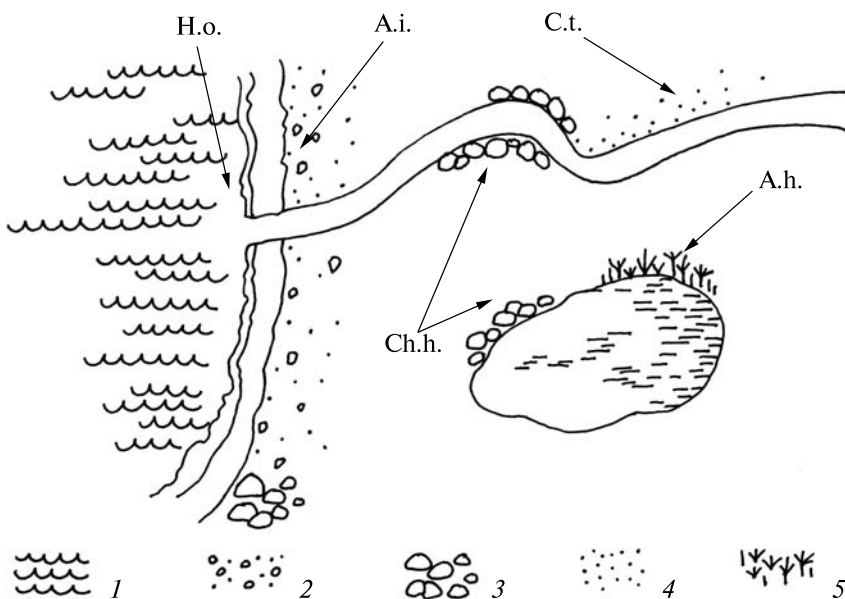
##### **Экологические группы куликов**

Кулики (*Limicolae*) кормятся, в основном бегая по земле или бродя по мелководью. В их экологии ведущим моментом, определяющим многие другие весьма важные биологические особенности, служит кормовая специализация. Тип корма и способы его добывания обуславливают привязанность этих птиц к определенным биотопам. Основу пищи почти для всех куликов составляют беспозвоночные животные, которые населяют литораль, толщу ила, влажный песок, мелководья, а также живут на поверхности и в неглубоких слоях сырой почвы (Юдин, 1965).

В районе исследований можно выделить несколько экологических групп куликов, которые отличаются друг от друга специфическими способами поиска и добывания пищи и обитают совместно или раздельно в разных типах ландшафта.

##### **Кулики, обитающие на берегах рек, озер, морей**

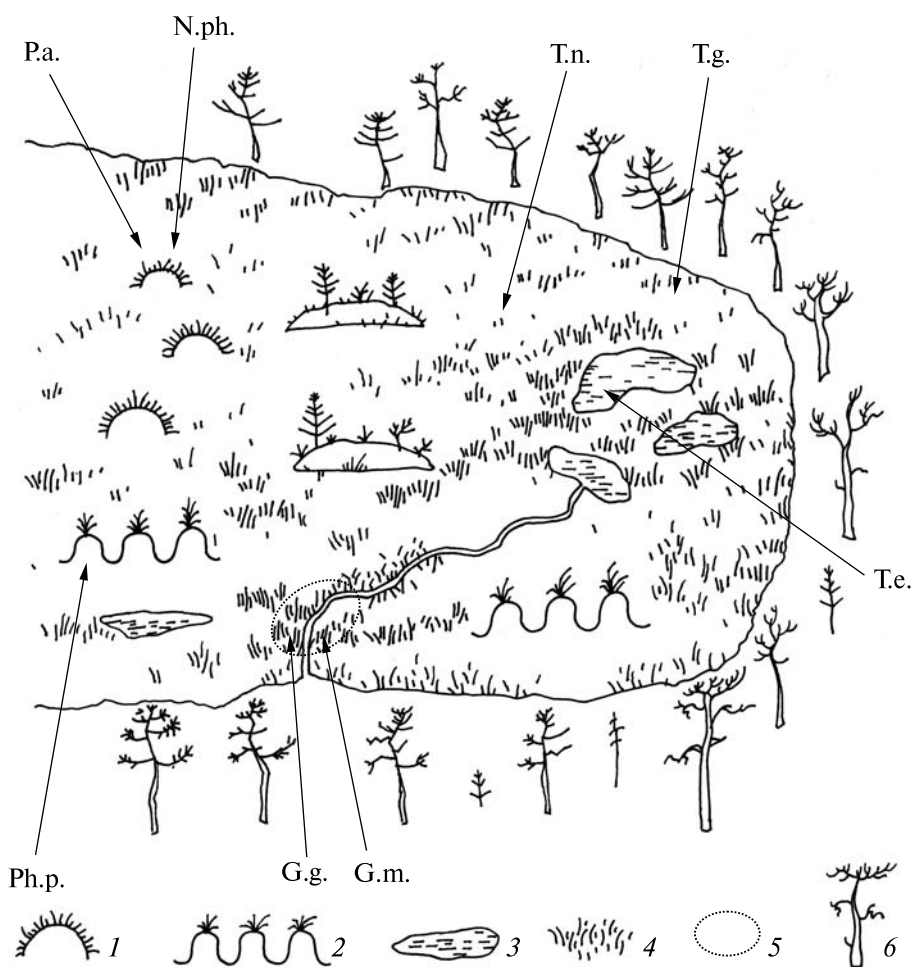
В Пасвике живет несколько видов куликов, обитающих преимущественно по берегам рек, озер, морей: галстучник (*Charadrius hiaticula*), камнешарка



**Рис.2.8.** Пространственное распределение куликов, обитающих на берегах рек, озер, морей. Ch.h. — галстучник, A.h. — перевозчик, H.o. — кулик-сорока, A.i. — камнешарка, C.t. — белохвостый песочник. 1 — морская литораль, 2 — берег моря, 3 — галька, 4 — ил, песок, 5 — травянистая растительность.

(*Arenaria interpres*), белохвостый песочник (*Calidris temminckii*), перевозчик (*Actitis hypoleucos*), кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*). По способу питания эти кулики существенно отличаются между собой, поэтому они редко встречаются вместе и обычно держатся на берегах разных типов водоемов (рис. 2.8).

**Галстучник** собирает пищу, состоящую из мелких беспозвоночных, с поверхности грунта и предпочитает кормиться на песчано-галечниковых берегах рек, озер, морей. Для **белохвостого песочника** характерно добывание корма путем «зондирования» клювом поверхностных слоев прибрежного ила или песка, поэтому он обитает на песчаных или грязевых берегах рек и озер. **Перевозчик** населяет разнообразные прибрежные речные и озерные стации, преимущественно там, где к воде примыкают участки травянистой растительности. **Камнешарка** и **кулик-сорока** на северо-западе Кольского полуострова обитают преимущественно на морском побережье (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). Оба этих вида обладают весьма специализированными способами поиска и добывания пищи. Камнешарка отыскивает мелких беспозвоночных на галечных отмелях, переверачивая камешки или разгребая клювом и лапами выброшенные на берег водоросли. Кулик-сорока питается в основном двусторчатými моллюсками, полихетами и другими кормовыми объектами на литорали. Камнешарка и кулик-сорока часто обитают совместно, однако они питаются разным кормом, добывают его в разных местах и разными способами. Тем самым они избегают конкуренции друг с другом.



**Рис. 2.9.** Пространственное распределение куликов, обитающих на верховом грядово-мочажинном болоте. Pa. — золотистая ржанка, N.ph. — средний кроншнеп, T.n. — большой улит, T.g. — фифи, Te. — щеголь, Ph.p. — турухтан, G.g. — бекас, G.m. — гаршнеп. 1 — моховые кочки, 2 — осоковые кочки, 3 — озерки, 4 — мочажины, 5 — топь, 6 — сосновый лес.

### Кулики болот

Самую большую группу по числу видов составляют кулики, обитающие на болотах, расположенных в долине реки Паз. Наибольшее видовое богатство куликов наблюдается на крупных хорошо обводненных болотах грядово-мочажинного и осоково-сфагнового типа. Эти болота характеризуются высоким разнообразием условий существования и позволяют обитать совместно куликам, занимающим разные экологические ниши (рис. 2.9). Здесь часто



Н.В. Поликарпова

Фифи — один из наиболее обычных видов куликов, населяющих различные типы болот.

формируются крупные гнездовые ассоциации куликов, относящихся к различным таксономическим и экологическим группам.

Характерными обитателями болот Пасвика являются улиты (*Tringa*). В данном районе совместно обитает несколько близкородственных видов: **фифи** (*Tringa glareola*), **большой улит** (*Tringa nebularia*), **щеголь** (*Tringa erythropus*). Улиты обычно отыскивают и ловят свою добычу в воде. Разные виды занимают градиент болотистых местообитаний, характеризующихся высокой (щеголь), средней (большой улит) и низкой (фифи) степенью увлажнения. Щеголь держится на центральных, наиболее сырых участках болот, и кормится на мелководье озерков или крупных мочажин. Большой улит предпочитает среднеувлажненные участки болот, и его гнездовые территории приурочены к небольшому «заливам», где отсутствует открытая вода, а травянистая растительность довольно хорошо развита. Участки обитания фифи, как правило, располагаются вдоль берегов болот на сравнительно сухих, прибрежных участках.

Добывание пищи на разной глубине определяет особенности пространственного распределения улитов. На небольших слабо увлажненных болотах обычно встречается лишь наиболее «сухопутный» фифи. Средние по размеру болота подходят для обитания фифи и большого улита. Лишь на крупных болотах, где широко представлен весь спектр местообитаний, встречаются вместе все три вида. Предпочтение в выборе местообитаний влияет также на многолетнюю динамику численности и пространственное распределение этих куликов на одних и тех же болотах. В зависимости от степени увлажнения болот в том или ином сезоне, видовой состав и соотношение численности куликов может существенно изменяться. В сухие годы воды на болотах мало. В это время повышается численность фифи и снижается численность большого улита и щеголя. Во влажные годы, наоборот, соотношение численности птиц изменяется в пользу более влаголюбивых большого улита и щеголя (Летопись природы..., 2003а).



Н.В. Кудрявцев

Золотистая ржанка – типичный обитатель верховых болот и горной тундры

Наряду с улитками типичными обитателями верховых болот являются **золотистая ржанка** (*Pluvialis apricaria*) и **средний кроншнеп** (*Numenius phaeopus*). Эти кулики занимают сходные местообитания, предпочитая грядово-мочажинный комплекс открытого болота (Кумари, 2002). Оба вида держатся и кормятся на грядах, буграх или кочках сфагноума. Однако они питаются совершенно разными способами и тем самым избегают конкуренции друг с другом. Золотистая ржанка во время кормежки быстро передвигается по болоту и собирает пищу с поверхности гряд и кочек. Средний кроншнеп применяет специфический способ добывания пищи, глубоко зондируя моховую дернину у основания кочек длинным изогнутым клювом.

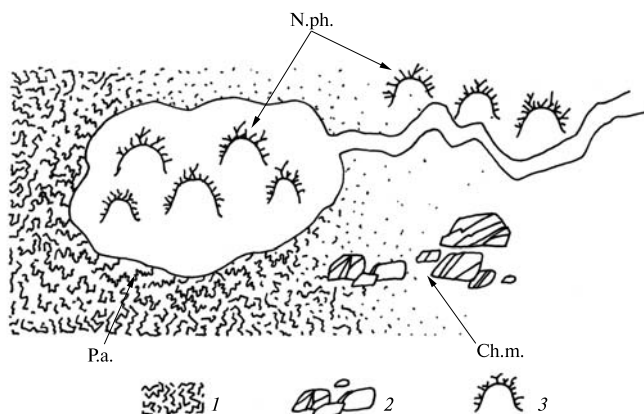
Обычными представителями болотных экосистем Пасвика являются **бекас** (*Gallinago gallinago*) и **гаршнеп** (*Limnocyptes minimus*). Эти кулики добывают пищу, погружая клюв глубоко в мягкий грунт, и предпочитают места с неглубокой водой и сравнительно толстым слоем мягкого илистого грунта. Как правило, такие кормовые субстраты встречаются на низинных болотах или на отдельных участках верховых болот. Гаршнеп придерживается более топких мест, чем бекас.

**Грязовик** (*Limicola falcinellus*) довольно редко встречается на болотах Пасвика. Однако в некоторых местах этот кулик является вполне обычным видом. Например, в национальном парке «Верхний Пасвик» (Норвегия) на крупном болоте «Томмамира» плотность гнездования грязовика в 1999 г. составляла 6,2 пар/км<sup>2</sup>. Грязовик придерживался сравнительно ровных сырых моховых и мохово-осоковых участков болота (Летопись природы..., 2001).

**Турухтан** (*Philomachus pugnax*) и в меньшей степени малый веретенник (*Limosa lapponica*) регулярно встречаются на сырых осоковых болотах. Эти птицы кормятся, зондируя илистый грунт между кочками или куртинами осоки.

### Кулики горной тундры

В горной тундре обитает сравнительно немного видов куликов. Наиболее типичны золотистая ржанка, средний кроншнеп и **хрустан** (*Charadrius morinellus*) (рис. 2.10). В отличие от болот, где ржанка и кроншнеп населяют сходные биотопы, в горной тундре местообитания этих двух видов пространственно



**Рис. 2.10.** Пространственное распределение куликов, обитающих в горной тундре. Pa. – золотистая ржанка, N.ph. – средний кроншнеп, Ch.m. – хрустан. 1 – мохово-лишайниковая тундра, 2 – участки мелкокаменистых россыпей и щебня, 3 – моховые кочки.

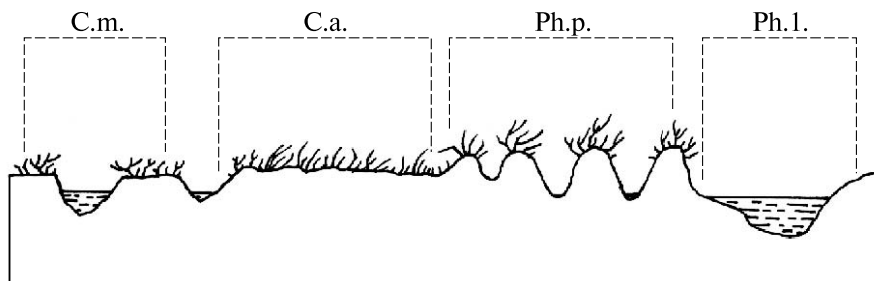
разделены. Ржанка придерживается сухих участков злаково-луговой или кустарничково-лишайниковой тундры. Кроншнеп встречается на сырых берегах озерков и ручьев с хорошо развитой моховой дерниной (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991).

Несмотря на то, что внешне местообитания золотистой ржанки на болотах и в горной тундре заметно отличаются друг от друга, структура кормовых субстратов в обеих стациях остается сходной. Сухая поверхность моховых кочек на болотах и сухие участки кустарничково-лишайниковой тундры служат подходящим местом кормежки для ржанки, которая собирает мелких беспозвоночных с поверхности грунта. В тундре кроншнеп, как и на болоте, находит подходящие для кормежки места в заболоченных участках и кормится с помощью зондирования моховой дернины.

Хрустан в горных тундрах Пасвика встречается значительно реже, чем два предыдущих вида. Этот кулик, подобно золотистой ржанке, добывает корм с поверхности грунта, но в отличие от нее предпочитает селиться в мохово-лишайниковой тундре с участками мелкокаменистых россыпей и щебня (Спангенберг, Леонович, 1960; Коханов, 2002). Хрустан предпочитает такие местообитания не только в тундрах Кольского полуострова, но и в других частях своего ареала. Например, на острове Врангеля (Чукотка) этот вид населяет хорошо дренированные, каменисто-щебнистые и суглинисто-щебнистые поверхности с лишайниковой или разнотравно-кустарничковой растительностью (Стишов и др., 1991).

### **Кулики равнинной тундры**

Зональная равнинная тундра в долине реки Паз выражена крайне незначительно. Здесь обитает несколько видов куликов, которые редко встречаются на гнездовании в других ландшафтах Пасвика: **круглоносый плавунчик** (*Phalaropus lobatus*), **чернозобик** (*Calidris alpina*), **кулик-воробей** (*Calidris minuta*), **турухтан** (*Philomachus pugnax*). Из них только турухтан регулярно гнездится на пойменных болотах (рис. 2.11).



**Рис. 2.11.** Предпочитаемые местообитания куликов в зональной равнинной тундре. С.м. — кулик-воробей, С.а. — чернозобик, Ph.p. — турухтан, Ph.l. — круглоносый плавунчик.

Круглоносый плавунчик заметно отличается от трех других видов тем, что гнездится на берегах различных тундровых озер. Он кормится, плавая или бегая у самого уреза воды. Обычно птица склевывает с поверхности воды мелких беспозвоночных или хватает их, погружая в воду голову.

Для чернозобика, кулика-воробья и турухтана, как и для других песочников, характерно добывание корма путем «зондирования» клювом поверхностных слоев моховой дернины, ила или песка. Судя по всему, у каждого из этих видов имеются специфические способы поиска и добывания пищи, которые обуславливают выбор характерных местообитаний. Чернозобик населяет сырые мохово-осоковые болота или пушицево-осоковые кочкарники с хорошо развитым растительным покровом преимущественно травянистого состава вблизи озер и небольших луж. Кулик-воробей предпочитает лишайниково-моховые или кустарничковые осоково-моховые тундры в поймах озер. Турухтан придерживается сырых осоково-травянистых кочкарников на тундровых болотах.

### **Экологические группы чайковых**

Все чайковые используют общий способ охоты — высматривание добычи с воздуха во время длительных поисковых полетов над водой и над сушей. Заметив добычу, они пикируют и схватывают ее клювом. Круг объектов питания их чрезвычайно широк, приемы добывания корма весьма разнообразны. У этих птиц хорошо развита способность справляться с крупной добычей, в частности проглатывать несоразмерно большие по отношению к величине самой птицы куски пищи (Юдин, 1965).

Чайкам (Laridae) свойственно многообразие приемов поиска и добывания корма. Охотясь над водоемами, они способны, пикируя на добычу, нырять с разлета, не проникая на сколько-нибудь значительную глубину. Высмотрев что-либо съедобное на суше, чайка обычно опускается на землю и преследует добычу пешком, а если она велика и неподвижна, начинает расклевывать ее (Юдин, 1965).

Наиболее характерными видами чаек долины реки Паз являются **сизая чайка** (*Larus canus*), **серебристая чайка** (*Larus argentatus*) и **клуша** (*Larus fuscus*).

Сизая и серебристая чайки широко распространены по морским побережьям, рекам и озерам. Клуша в районе исследований предпочитает селиться на внутренних водоемах. На реке Паз она гнездится отдельными парами на расстоянии 1–1,5 км друг от друга. Морская чайка (*Larus marinus*) весьма многочисленна на побережье моря, однако изредка она гнездится во внутренних районах на крупных водоемах. Моевка (*Rissa tridactyla*) является характерным видом морского побережья, а в материковой части встречается только на пролете. Озерная чайка (*Larus ridibundus*) постепенно расширяет свой ареал на север. В районе Лапландского заповедника этот вид был впервые отмечен в 1970 г. (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). В настоящее время озерная чайка в небольшом количестве встречается на озерах и реках Пасвика.

**Малая чайка** (*Larus minutus*) также является сравнительно новым видом на северо-западе Кольского полуострова. В России северо-западная граница распространения малой чайки до недавнего времени проходила в районе Ладожского озера и южного побережья Белого моря. Однако в последние десятилетия численность малой чайки увеличивается, она быстро расселяется на северо-запад и осваивает новые районы гнездования (Зубакин, 1988; Мальчевский, Пукинский, 1983; Пукинский, 1988; Баккал, 1996; Hagemeijer, Blair, 1997). Пролетные особи этого вида неоднократно отмечались в Кандалакшском заливе Белого моря и на озере Имандра. Известны залеты птиц на Айновы острова (Бианки, Флеров, 1960; Коханов, 1987; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). Первая гнездовая колония малых чаек на Кольском полуострове была обнаружена в 1992 году В.Д. Кохановым (1993) у южной оконечности озера Имандра. В июне 1996 года С.Н. Баккал (1996) наблюдал стаю малых чаек в среднем течении реки Паз. В последующие годы участились встречи малой чайки в этом районе в летний период, что дает основание предполагать возможность ее гнездования (Летопись природы..., 2003а,б, 2005а,б). В конце июня 2004 года мы обнаружили пару малых чаек в широкой пойме реки Паз в районе Хевоскосской ГЭС. Поведение птиц свидетельствовало о том, что это была гнездящаяся пара. Одна из них сидела на кочке посреди залива, по-видимому, на гнезде, а вторая беспокойно кружилась невдалеке от нее. Затем произошла смена партнеров. К сожалению, у нас не было возможности подойти ближе и убедиться в наличии гнезда. В весенне-летний сезон 2005 года мы обнаружили гнездо малой чайки на Айновых островах Баренцева моря (Хлебосолов и др., 2005). Все эти данные позволяют включить западную часть Кольского полуострова в гнездовой ареал этого вида.

Крочки (Sternidae) по сравнению с чайками специализированы значительно уже. Преобладающий способ добывания пищи у них – поисковый полет и пикирование. Особенно характерно для них трепетание на одном месте перед броском за добычей (Юдин, 1965).

Единственным массовым гнездящимся видом крачек Пасвика является полярная крачка



С.Л. Елисеев

Малая чайка активно расселяется на север и в настоящее время регулярно встречается в Пасвике.



(*Sterna paradisaea*). Эта птица кормится преимущественно мелкой рыбой и населяет самые разнообразные местообитания: морское побережье, реки, озера, болота. Не исключено, что в Пасвике гнездится в небольшом количестве речная крачка (*Sterna hirundo*). В.Д. Коханов неоднократно наблюдал этих птиц в долине реки Паз летом 1993–1994 гг. (Летопись природы....., 1997). Вероятно, речная крачка является более обычным видом в Пасвике, чем это принято считать, но в полевых условиях ее трудно отличить от очень похожей на нее полярной крачки.

Для поморников (Stercorariidae) характерно хищничество и клептопаразитизм. Они добывают различных мышевидных грызунов, птиц, отбирают добычу у чаек, чистиков, олуш, бакланов и других рыбацких птиц, а также грабят гнезда, похищают птенцов, пожирают падаль (Юдин, 1965).

В долине реки Паз поморники встречаются только на пролете. Однако на морском побережье и в равнинных тундрах они являются обычными видами. На побережье и островах Баренцева моря гнездится **короткохвостый поморник** (*Stercorarius parasiticus*). В равнинных тундрах встречается **длиннохвостый поморник** (*Stercorarius longicaudus*). В последнее время на островах Баренцева моря регулярно гнездится большой поморник (*Stercorarius skua*). Начиная с 1988 года, на архипелаге «Семь Островов» постоянно регистрируют гнезда этого вида (Краснов, 2003). Три-четыре пары больших поморников ежегодно гнездятся на Айновых островах, расположенных недалеко от устья реки Паз (Татаринкова, Чемякин, личное сообщение; наши данные).

Кулики и чайки играют важную роль в функционировании природных экосистем Пасвика. Для того чтобы лучше понять, чем обусловлены видовой состав, численность и биотопическое распределение этих птиц, каким образом они делят ресурсы, расходятся в разные экологические ниши, избегают межвидовой конкуренции и имеют возможность сосуществовать на одной территории, необходимо проводить более глубокое изучение их поведения и экологии. Особое внимание следует уделить изучению чайковых птиц, для которых особенно трудно определить структуру экологической ниши и характер взаимоотношений птиц в природных экосистемах, из-за того что они используют широкий спектр пищевых ресурсов, мест и способов охоты.

#### **2.4.5. Воробьиные птицы**

В сообществе мелких воробьиных птиц Пасвика можно выделить несколько экологических групп на основании пространственного распределения, типа используемой пищи и особенностей кормового поведения птиц. Наиболее четкие экологические группы образуют виды, обитающие в лесу, в прибрежных кустарниках и на болотах, в горной тундре. Птицы, входящие в эти группы, разделены пространственно и не вступают в прямые конкурентные отношения. Виды птиц, обитающих совместно в сходных биотопах или ландшафтах, избегают конкуренции за счет использования разной пищи или кормежки в разных микростациях, структура которых отвечает особенностям кормового поведения того или иного вида. В данном разделе мы рассмотрим лишь наиболее общие закономерности, касающиеся видовой структуры населения воробьиных птиц в природных экосистемах Пасвика. Более подробно

о механизмах формирования сообществ воробьиных птиц поговорим в следующей главе.

### 2.4.5.1. Птицы леса

Воробьиные птицы, обитающие в лесных сообществах Пасвика, наиболее разнообразны по видовому составу и образуют высокую плотность населения. Сложная структура лесных местообитаний и широкий спектр пищевых объектов позволяют им кормиться многообразными способами. Это создает большое количество потенциальных экологических ниш для разных таксономических и экологических групп птиц.

Среди птиц, обитающих в лесу, можно выделить насекомоядных и зерноядных. Группа насекомоядных, в свою очередь, подразделяется на птиц, кормящихся в кронах деревьев и кустарников, и птиц, кормящихся на земле. У зерноядных мы выделяем только одну группу птиц, кормящихся в кронах деревьев и кустарников (табл. 2.1).

В целом орнитофауна северных лесов сходна с таковой в более южных районах и включает представителей основных таксономических и экологиче-

Таблица 2.1. Экологические группы птиц леса

Насекомоядные птицы		Зерноядные птицы
Птицы, кормящиеся в кронах деревьев и кустарников	Птицы, кормящиеся на земле	Птицы, кормящиеся в кронах деревьев и кустарников
Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>	Белобровик <i>Turdus iliacus</i>	Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i>
Теньковка <i>Phylloscopus collibita</i>	Рябинник <i>Turdus pilaris</i>	Щур <i>Pinicola enucleator</i>
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i>	Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i>	Клест-сосновик <i>Loxia pityopsittacus</i>
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	Лесной конек <i>Anthus trivialis</i>	Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i>
Обыкновенная чечетка <i>Carduelis flammea</i>	Большой сорокопут <i>Lanius excubitor</i>	
Обыкновенная горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i>	Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	
Мухоловка-пеструшка <i>Muscicapa hypoleuca</i>		
Сероголовая гайчка <i>Parus cinctus</i>		
Пухляк <i>Parus montanus</i>		
Большая синица <i>Parus major</i>		
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i>		

ских групп птиц. Однако северные лесные местообитания обладают целым рядом отличительных особенностей, которые влияют на формирование видовой структуры населения воробьиных птиц.

В Пасвике лесные экосистемы значительно менее сложные, чем в более южных районах. Здесь отчетливо выражен только ярус древесной растительности, практически отсутствует кустарниковый и травянистый ярус, лесная растительность разрежена, продуктивность лесных сообществ невысокая. Все это приводит к тому, что некоторые группы птиц отсутствуют, а другие представлены небольшим числом видов или не достигают высокой численности.

В Пасвике наблюдается низкое разнообразие славковых птиц (*Sylviidae*). Здесь в большом количестве обитает только один вид рода пеночек (*Phylloscopus*) – пеночка-весничка. Структура северной лесной растительности отвечает оптимальным условиям обитания этого вида. Два других вида – теньковка и таловка – встречаются крайне редко и лишь в отдельных стациях. В более южных районах высокое разнообразие пеночек обусловлено наличием нескольких ярусов древесной растительности, высокой сомкнутостью крон деревьев и кустарников, неоднородностью лесных местообитаний (Хлебосолов и др., 2003). В районе исследований практически отсутствуют представители рода славок (*Sylvia*) и сверчков (*Locustella*). Это связано с недостаточным развитием кустарниковой и травянистой растительности, которые служат основными местообитаниями данных птиц. Небольшие участки кустарниковых зарослей встречаются только по берегам рек, озер, болот. Однако кроны этих кустарников, произрастающих обычно в условиях повышенной влажности, больше подходят для обитания камышевки-барсучка, которая является здесь единственным представителем рода камышевок (*Acrocephalus*).

В лесных биоценозах Пасвика доминирующее положение занимает только один вид дроздов – дрозд-белобровик. Другие виды дроздов встречаются лишь в отдельных стациях и не играют существенной роли в функционировании экосистем. Это обусловлено однообразием почвенной подстилки, структура которой играет важную роль в экологической сегрегации дроздов, кормящихся преимущественно на земле (Барановский и др., в печати). В большинстве типов леса преобладает мохово-лишайниковый напочвенный покров, который создает хорошие условия для обитания дрозда-белобровика. Места, подходящие для других видов дроздов, весьма ограничены и распределены локально.

Степень разреженности лесной растительности оказывает заметное влияние на формирование видовой структуры населения птиц. Это хорошо видно на примере взаимоотношений двух близких видов – зяблика и юрка. Зяблик населяет большую часть территории Европы. Юрок распространен в Сибири и на севере Европы, где ареалы двух видов широко перекрываются. В зоне перекрывания ареалов соотношение численности зяблика и юрка закономерно изменяется с юга на север. При этом численность юрка повышается, а зяблика снижается (Merikallio, 1951; Naartman, 1973; Jarvinen, Vaisanen, 1979). В Пасвике юрок является одним из доминирующих видов воробьиных птиц, а зяблик встречается крайне редко. Сравнительный анализ поведения и экологии этих видов показал, что разреженность лесной растительности в значительной степени обуславливает высокую численности юрка и препятствует обитанию зяблика.

Северная граница распространения зяблика ограничена неблагоприятными климатическими условиями, препятствующими формированию густой растительности, необходимой для кормежки этого вида. Зяблик во время кормежки, как правило, неторопливо передвигается вдоль толстых веток деревьев, часто останавливается для высматривания добычи, регулярно использует шаги для приближения к цели, склевывает пищу с окружающих веток и листьев, преимущественно с помощью дотягивания. Такой способ кормежки наиболее эффективен в густых кронах деревьев, где расстояние между ветками небольшое и вокруг толстых веток, служащих субстратом для передвижения птиц, образуется наполненное листьями и тонкими веточками пространство (Хлебосолов, Захаров, 1997).

Юрок, в отличие от зяблика, предпочитает держаться в разреженных кронах сосны и березы. Он кормится интенсивнее зяблика, практически не останавливается для высматривания добычи, постоянно передвигается с помощью прыжков по веткам и между ветками, редко применяет дотягивание и чаще всего склевывает жертву сразу после прыжка. Этот способ кормежки эффективен в разреженных кронах деревьев, где расстояние между ветками сравнительно большое, а концентрация листьев и мелких веточек невысока. Поэтому северные лесные экосистемы служат оптимальным местообитанием юрка (Хлебосолов, Захаров, 1997).

Низкая продуктивность северных лесов препятствует обитанию многих узкоспециализированных видов птиц. Например, в южных районах лесной зоны в высокопродуктивных сообществах обитает совместно несколько видов синиц: большая синица (*Parus major*), лазоревка (*P. caeruleus*), пухляк (*P. montanus*), хохлатая синица (*P. cristatus*), московка (*Parus ater*) и некоторые другие. На север лесной зоны из этих видов дальше всех проникает пухляк. Причина этого состоит в том, что пухляк, в отличие от многих других синиц, применяет неспециализированные способы поиска и добытия пищи (Хлебосолов, 1993; Шемякина, Зацаринный, 2003; Зацаринный, 2004). На юге в высокопродуктивных местообитаниях он за счет использования широкого спектра кормовых методов и местообитаний «добирает» пищу в тех местах, где кормятся более узкоспециализированные виды синиц. Отсутствие кормовой специализации позволяет пухляку обитать и в северных районах, где запас пищевых ресурсов невысок, тогда как другие виды синиц из-за своей узкой специализации не могут освоить малопродуктивные северные сообщества (Хлебосолов, Хлебосолова, 2005).

Некоторые лесные виды птиц обитают не только в лесу, но и в других типах ландшафта. Это касается преимущественно тех птиц, которые кормятся на земле: дрозды, варакушка, обыкновенная каменка, серый сорокопут. Для них наличие или отсутствие древесной растительности не играет существ-



венной роли, а большее значение имеет структура наземной растительности и характер микрорельефа. Поэтому эти птицы часто встречаются в прибрежных кустарниках, на болоте, в горной тундре. За пределы леса часто выходят и те виды, которые кормятся в кронах кустарников: пеночка-весничка, обыкновенная чечетка.

#### 2.4.5.2. Птицы прибрежных кустарников и болот

В Пасвике большие пространства занимают болота и прибрежные кустарниковые заросли. Структура растительности и другие факторы, влияющие на видовой состав и численность воробьиных птиц, в таких местообитаниях не отличаются высоким разнообразием. Это обуславливает сравнительно низкое видовое богатство птиц, хотя отдельные виды достигают здесь высокой численности. Среди птиц, обитающих в прибрежных кустарниках и на болоте, можно выделить насекомоядных птиц, кормящихся на земле, и насекомоядных птиц, кормящихся в кронах кустарников (табл. 2.2).

Прибрежные кустарники и болота являются интразональными местообитаниями. Их населяют виды, широко распространенные в более южных районах. Особенности пространственного распределения птиц в данных местообитаниях обусловлены характером травянистой растительности и микрорельефа, а также структурой кустарников, которые произрастают в неодинаковых условиях увлажнения и формируют разные по архитектонике кроны. В болотных местообитаниях эти факторы играют особенно важную роль в экологической сегрегации трясогузок и коньков. В кустарниках отличия в структуре кроны оказывают наиболее заметное влияние на характер биоценологических связей и пространственное распределение веснички, таловки и барсучка (Хлебосолов, 1995; Хлебосолов и др., 2003).

#### 2.4.5.3. Птицы горной тундры

Горные тундры представляют собой своеобразный тип ландшафта, в котором обитает несколько видов птиц, характерных только для этих местообитаний. Кроме того, сюда проникают некоторые виды птиц леса, прибрежных кустарников и болот. Горно-тундровые ландшафты практически лишены высокой древесной и кустарниковой растительности. Поэтому наиболее многочисленную группу птиц здесь представляют виды, обитающие в открытых стациях и кормящиеся на земле. Среди них можно выделить группы насекомояд-

**Таблица 2.2.** Экологические группы птиц прибрежных кустарников и болот

Насекомоядные птицы, обитающие в прибрежных кустарниках, на болоте и кормящиеся на земле	Насекомоядные птицы, обитающие в прибрежных кустарниках, на болоте и кормящиеся в кронах кустарников
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i>	Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	Камышовая овсянка <i>Emberiza schoeniculus</i>
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus</i>
Варакушка <i>Luscinia svecica</i>	Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>
Овсянка-крошка <i>Emberiza pusilla</i>	Обыкновенная чечетка <i>Carduelis flammea</i>

**Таблица 2.3.** Экологические группы птиц горной тундры

Насекомоядные птицы, обитающие в открытых стациях и кормящиеся на земле	Зерноядные птицы, обитающие в открытых стациях и кормящиеся на земле	Насекомоядные птицы, обитающие в кустарниковых зарослях	
		птицы, кормящиеся в кронах кустарников	птицы, кормящиеся на земле
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	Лапландский подорожник <i>Calcarius lapponicus</i>	Пеночка-таловка <i>Phylloscopus borealis</i>	Варакушка <i>Luscinia svecica</i>
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i>	Пуночка <i>Plectrophenax nivalis</i>	Обыкновенная чечетка <i>Carduelis flammea</i>	
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i>			
Горный конек <i>Anthus spinoletta</i>			
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>			
Белобровик <i>Turdus iliacus</i>			

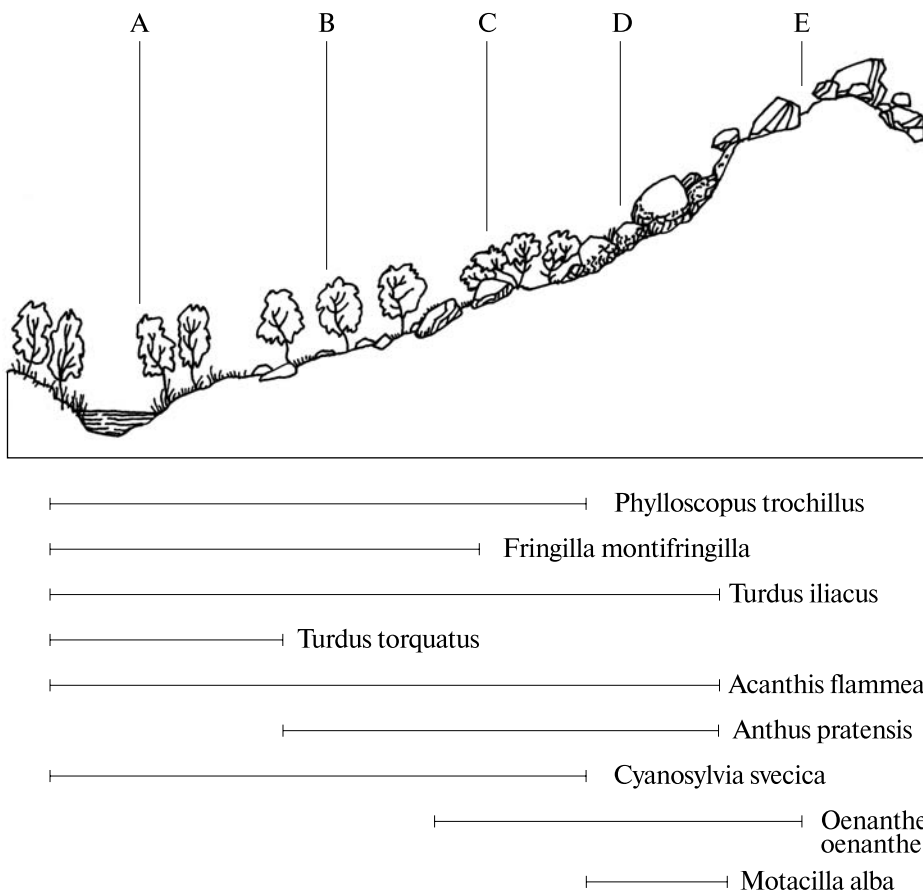
ных и зерноядных птиц. По долинам горных ручьев и озер произрастают невысокие кусты ивы, ольхи, березы. Они служат кормовыми и гнездовыми станциями птиц, населяющих кустарниковые заросли и кормящиеся в кронах кустарников или под кронами на земле (табл. 2.3).

В тундровых ландшафтах обитают наиболее типичные северные виды птиц — подорожник и пуночка. Характерной чертой данных местообитаний служит высокое разнообразие коньков. Из них наиболее типичным тундровым видом является краснозобый конек. Луговой конек населяет не только тундру, но и болота в долине реки Паз. Горный конек на Кольском полуострове встречается преимущественно в береговой полосе Баренцева моря (Коханов и др., 1970).

#### **2.4.5.4. Птицы горно-березового леса**

Горно-березовые леса представляют собой одну из характерных природных экосистем Кольского полуострова и Фенноскандии в целом. Здесь хорошо выражена высотная поясность растительности, включающая предгорные березовые леса в межгорных долинах, березовые леса на склонах гор, березовое криволесье, горные тундры и гольцы. Каждый из поясов имеет своеобразную структуру растительности. Это обуславливает отличия в видовом составе птиц, населяющих эти местообитания.

В горно-березовых лесах, расположенных в долине реки Паз, обитают птицы, характерные для многих других ландшафтов Пасвика. Из воробьиных здесь обычны пеночка-весничка, юрок, дрозд-белобровик, чечетка, луговой конек, варакушка, каменка. Среди птиц, которые не встречались нами в других местообитаниях, следует отметить белозобого дрозда (*Turdus torquatus*).



**Рис.2.12.** Высотное распределение фоновых видов воробьиных птиц в горном массиве Пасаритунтури. А — пойменный березовый лес; В — горно-березовый лес; С — березовое криволесье; D — горная тундра; E — гольцы.

В горно-березовых лесах хорошо выражена высотная поясность, характеризующаяся различной структурой растительности и, соответственно, различным населением птиц (рис. 2.12).

Некоторые виды птиц четко приурочены к определенному поясу, а другие обитают сразу в нескольких высотных поясах.

Например, белозобый дрозд встречается только в нижнем поясе горно-березового леса по долинам рек, ручьев и озер.

Пеночка-весничка обитает во всех трех поясах березового леса и является здесь самой многочисленной птицей. Этот вид практически не проникает в тундровые местообитания, хотя может встречаться в кустарниках по берегам озер, расположенных в закрытых котловинах горной тундры.

Юрок населяет нижний и средний пояс березового леса. В березовом криволесье плотность населения юрка снижается, а в горной тундре он, как пра-

В зоне горно-березовых лесов излюбленным местообитанием белозобого дрозда служат берега ручьев и озер с мягкой почвой и высоким травянистым покровом.



*Н.В. Зыев*

вило, отсутствует. Однако отдельные особи этого вида изредка встречаются в кустарниковых зарослях, произрастающих вдоль горных ручьев или по берегам озер.

Дрозд-белобровик, чечетка, луговой конек и отчасти варакушка имеют наиболее широкое высотное распространение. Они вполне обычны не только во всех трех поясах березового леса, но и в горной тундре. Наиболее типичным представителем горной тундры и гольцов является обыкновенная каменка. В гольцовом поясе обитает пуночка. Эта птица предпочитает субальпийские луговые и каменистые станции, поэтому держится только в высокогорьях и практически не спускается в горную тундру и в лесной пояс.

Горно-березовый лес имеет невысокое видовое богатство по сравнению со сходными сообществами птиц более южных районов Пасвика. Он включает в себя значительно меньше видов, чем смешанные сосново-березовые леса в среднем течении реки Паз (Хлебосолов и др., 2006а).

Можно выделить несколько причин существенного отличия в видовой структуре населения птиц горно-березового леса и лесных сообществ птиц верхнего и среднего течения реки Паз. Одна из них связана с низким разнообразием местообитаний птиц горно-березового леса. Здесь отсутствуют широкие поймы рек, обширные болота и другие станции, которые служат местообитаниями большого числа видов птиц. Лесные экосистемы представлены только березовым лесом. Разнообразие лесной растительности несколько повышается за счет наличия вертикальной поясности. Еще одной причиной невысоко-



го видового богатства птиц может служить ограниченный запас или однообразие пищевых ресурсов, которые обусловлены суровыми климатическими условиями данного района или какими-то другими экологическими факторами.

Горно-березовый лес, произрастающий на северо-западе Кольского полуострова, представляет собой уникальное природное сообщество. Для того чтобы понять, каким образом формируются и функционируют экосистемы горно-березового леса, необходимо провести всестороннее изучение поведения, экологии и характера взаимоотношений обитающих здесь птиц.







**Глава 3**  
**Формирование**  
**и функционирование**  
**сообществ воробьиных**  
**птиц Пасвика**





Современные подходы и методы синэкологических исследований позволяют не только описывать видовую структуру населения, но и изучать механизмы формирования и функционирования сообществ птиц. Анализ биоценологических связей совместно обитающих видов, между которыми существуют наиболее острые конкурентные отношения, дают возможность выявить специфические условия обитания, определить структуру экологической ниши, факторы, обуславливающие совместное или раздельное обитание птиц, понять непосредственные причины, определяющие их видовой состав, численность и пространственное распределение в тех или иных местообитаниях. В данной главе мы рассмотрим механизмы формирования орнитологических сообществ на примере фоновых видов воробьиных птиц, относящихся к разным экологическим группам, — птицы леса, птицы болот и прибрежных кустарников, птицы горной тундры. Поскольку некоторые виды птиц обитают в разных типах ландшафта и могут быть отнесены сразу к нескольким экологическим группам, выделяемым по характеру пространственного распределения, мы рассмотрим их в рамках той экологической группы, которой они по своему образу жизни в наибольшей степени соответствуют.

### **3.1. Сообщества лесных воробьиных птиц**

Сообщества лесных воробьиных птиц Пасвика наиболее разнообразны и представлены большим числом видов. Внутри этих сообществ можно выделить несколько экологических групп птиц, которые имеют наиболее тесные биоценологические связи и между которыми могут существовать напряженные конкурентные отношения. Ниже мы рассмотрим структуру экологической ниши и характер взаимоотношений видов, доминирующих по численности и играющих наиболее важную роль в функционировании сообществ лесных воробьиных птиц Пасвика.

#### **3.1.1. Пеночка-весничка, юрок и горихвостка**

Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*) и юрок (*Fringilla montifringilla*) относятся к наиболее характерным лесным видам воробьиных птиц Пасвика. Они преобладают по численности и проявляют четкую биотопическую приуроченность. Сравнительный анализ показал наличие противоположных тен-



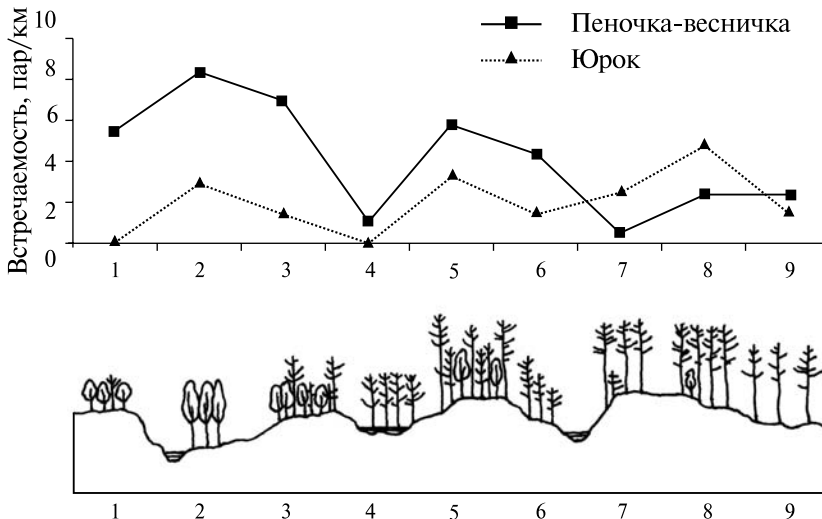
А.Р. Дуасбаев

Пеночка-весничка – один из самых многочисленных видов лесных воробьиных птиц Пасвика.

денций в пространственном распределении этих птиц. Весничка чаще встречается в березовых насаждениях, а юрок, наоборот, предпочитает хорошо развитые сосновые и смешанные леса (рис. 3.1).

Состав лесной растительности в Пасвике сравнительно однороден. Разнообразие растительных сообществ увеличивается за счет различий в возрасте, условиях произрастания и соотношении двух доминирующих видов деревьев – сосны и березы. Мы выделили девять типов сосново-березовых лесов, имеющих разную структуру растительности и, соответственно, неодинаковую численность пеночки-веснички и юрка (Хлебосолов и др., 2000).

**Пеночка-весничка.** Численность пеночки-веснички определяется обилием березовых деревьев в лесных насаждениях (Лапшин, 1990; Зимнн и др., 1993). Максимальной плотности населения она достигает в чистых березовых лесах разного возраста (рис. 3.1, типы 1-3). В Пасвике березовые леса произрастают главным образом в долинах рек и озерных террасах. На начальных стадиях вос-



**Рис. 3.1.** Встречаемость пеночки-веснички и юрка в различных типах леса заповедника «Пасвик» (Россия). 1 – березняк кустарничково-лишайниковый; 2 – березняк приречный; 3 – березняк бруснично-злаковый; 4 – сосняк ерниково-сфагновый; 5 – сосново-березовый лес зеленомошно-кустарничковый; 6 – сосняк лишайниково-мохово-кустарничковый; 7 – сосняк лишайниковый (беломошник); 8 – сосняк-брусничник; 9 – сосняк сфагново-кустарничковый.



Н.В. Зуев

Березовые леса служат излюбленным местообитанием пеночки-веснички.

становления леса березняки встречаются также на вырубках. Постепенно они заменяются более характерными для данных условий сосново-березовыми или сосновыми лесами (Белов, Барановская, 1969; Цветков, Семенов, 1985). В процессе этих сукцессионных изменений структуры леса численность веснички постепенно снижается. Березовые деревья в том или ином количестве встречаются и в разных типах сосново-березовых лесов, произрастающих на более богатых почвах в нижних частях склонов, в понижениях и на равнинных территориях участками разной площади. В зависимости от степени участия березы в сосновых насаждениях изменяется и плотность населения пеночки-веснички (рис.3.1, тип 5-6).

Статистический анализ показывает высокую положительную корреляцию численности пеночки-веснички с объемом крон (0,78) и количеством высоких берез на единицу площади (0,66) и отрицательную корреляцию с теми же показателями у сосны (–0,76 и –0,61) (табл. 3.1, рис. 3.2).

**Таблица 3.1.** Взаимосвязь численности пеночки-веснички и юрка с различными биологическими характеристиками леса

Вид	Попарные корреляции рядов данных					
	Сосна	Береза	Сосна	Береза	Сосна	Береза
	Объем крон, м <sup>3</sup> /м <sup>2</sup>		Высота деревьев первого яруса, м		Число высоких деревьев на S = 500 м <sup>2</sup>	
Пеночка-весничка	–0,77	0,78	–0,67	–0,04	–0,62	0,66
Юрок	0,38	–0,17	0,39	0,41	0,58	0,37



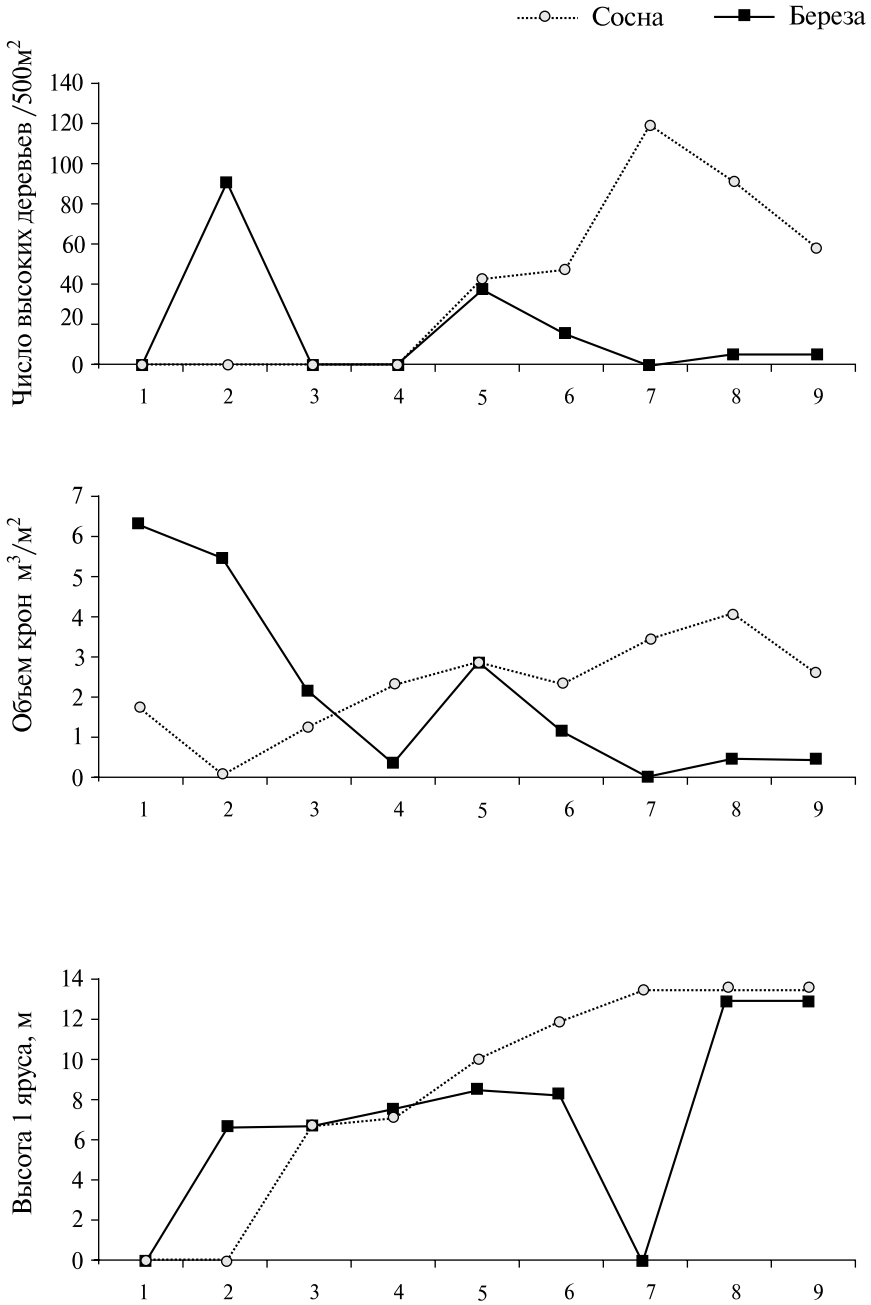
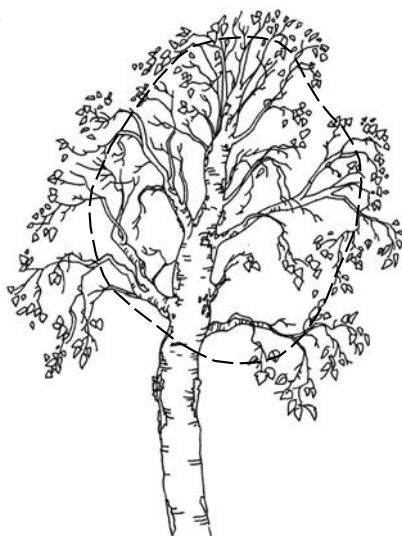


Рис. 3.2. Биологические характеристики различных типов леса.

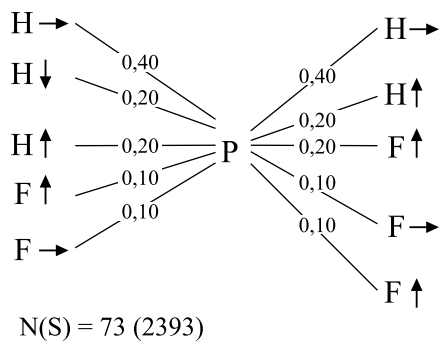
Приуроченность пеночки-веснички к лесам с преобладанием березы, очевидно, связано с тем, что в относительно разреженных лесах Пасвика равномерное освещение со всех сторон способствует формированию шаровидной кроны березовых деревьев из ветвей, растущих в разных направлениях. В кронах таких деревьев образуется довольно равномерно заполненное ветвями пространство без ярко выраженной горизонтальной или вертикальной ярусности (рис. 3.3). Такая структура кроны благоприятствует кормежке этого вида (Хлебосолов, 1993).



**Рис.3.3.** Структура кроны деревьев, предпочитаемых пеночкой-весничкой. Пунктирной линией показана зона кормежки пеночки-веснички в кроне.

Наиболее характерная черта кормового поведения пеночки-веснички, отличающая этот вид от многих других видов пеночек, состоит в том, что во время поиска пищи птицы не придерживаются определенного направления передвижения. Птицы во время кормежки используют в основном прыжки и небольшие перелеты сверху по веткам и широко передвигаются в горизонтальном и вертикальном направлениях (рис. 3.4) (Хлебосолов и др., 2003).

**Юрок.** Юрок, в отличие от пеночки-веснички, обитает в разных типах леса. Для него определяющим фактором служит наличие высоких деревьев с хорошо развитой кроной, где имеются подходящие условия для кормежки характерным способом. Численность юрка может быть довольно высокой в чистых средневозрастных или старых березовых лесах (рис. 3.1, тип 2). В молодых березняках юрок, в отличие от пеночки, не живет. Он избегает также молодые сосняки и угнетенные редкостойные сосновые насаждения на болотах (рис.3.1, тип 4). В других типах сосновых и сосново-березовых лесов



**Рис.3.4.** Последовательность и частота кормовых маневров пеночки-веснички: P – клевок, H – прыжок, F – полет, N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полетов.



*П.К. Блашкин*

Юрок – характерный обитатель северных лесов.



*Е.И. Хлебосолов*

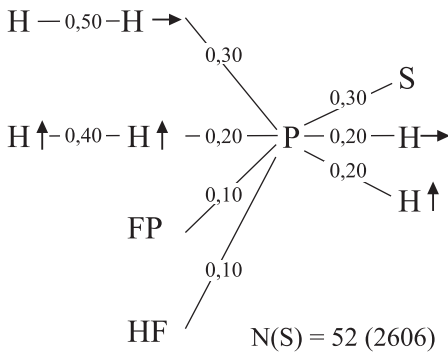
Юрок предпочитает спелые сосновые и березовые леса.

численность юрка колеблется в зависимости от концентрации их кормовых субстратов, которую можно охарактеризовать объемом крон деревьев на единицу площади. Этот показатель наиболее высок в средневозрастных сосново-березовых зеленомошно-кустарничковых лесах (рис.3.1, тип 5) или в сосняках-брусничниках (рис. 3.1, тип 8), произрастающих на дренированных, хорошо увлажненных почвах (Цветков, Семенов, 1985). Здесь деревья растут довольно густо и их кроны хорошо развиты. В лишайниковых сосняках (рис. 3.1, тип 7), условия произрастания которых субоптимальны из-за повышенной сухости и маломощности почв, густота деревьев может быть довольно высокой, однако объем крон отдельных деревьев незначителен. Поэтому в целом концентрация кормовых субстратов юрка в них ниже, чем в предыдущих типах леса. В старых сосновых и сосново-березовых лесах (рис. 3.1, тип 9) снижается густота произрастания деревьев, и хотя объем крон отдельных деревьев увеличивается, концентрация кормовых субстратов и, соответственно, численность юрка снижается.

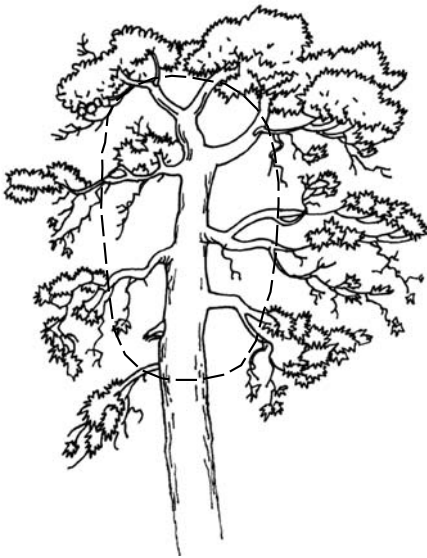
Численность юрка наиболее высока в хорошо развитых сосновых и смешанных лесах (рис. 3.1). У этого вида наблюдается положительная корреляция с объемом крон сосны (0,47) и отсутствие корреляции с объемом крон березы (-0,17) (табл. 3.1, рис.3.2). Однако у юрка связь с местообитаниями не столь однозначна, как у пеночки: во-первых, невысока корреляция с объемом крон сосны, во-вторых, юрок вполне обычен не только в сосновых и смешанных лесах, но и в чистых березняках, в-третьих, наблюдается определенная положительная связь численности юрка с высотой деревьев (0,39 и 0,41) и количеством деревьев на единицу площади (0,58 и 0,37) (табл. 3.1, рис. 3.2). Судя по всему, оптимальными местообитаниями юрка являются сравнительно густые сосновые леса с примесью березы и высокими деревьями, имеющими хорошо развитую крону. Такие требования к местообитаниям можно объяснить особенностями кормового поведения этого вида.

Юрок кормится, высматривая добычу и совершая прыжки с ветки на ветку. Большинство клевков он совершает после серий прыжков в горизонтальном или вертикальном направлении, реже после коротких полетов или трепетания на одном месте. После клевка птица высматривает добычу в течение 1-3 секунд (вероятно, не саму пищу, а перспективное направление движения) или продолжает двигаться дальше с помощью горизонтальных или вертикальных прыжков (рис. 3.5).

Юрок кормится довольно интенсивно, он постоянно передвигается с помощью прыжков по веткам и между ветками, редко применяет дотягивание и чаще всего склевывает жертву сразу после прыжка. Этот способ кормежки эффективен в разреженных кронах деревьев, где расстояние между ветками достаточно большое и концентрация листьев и мелких веточек невысока. Такие условия существуют в кронах сосны, где часто кормятся юрки. При этом птицы предпочитают кормиться во внутренних, менее густых частях кроны (рис. 3.6). Поэтому сосняки служат оптимальными местообитаниями юрка и для его кормежки наиболее подходящими являются достаточно разреженные кроны старых высоких деревьев (Хлебосолов, Захаров, 1997). Кроны молодых деревьев слишком густы для кормежки юрка, поэтому его численность здесь невысока или он отсутствует вовсе (рис.3.1). Плотность населения юрка



**Рис.3.5.** Последовательность и частота кормовых маневров юрка: P - клевок, H - прыжок, F - полет, FP - взлет-клевок-посадка, HF - трепещущий полет, S - осматривание, N(S) - число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками - направление прыжков и полетов.



**Рис. 3.6.** Структура кроны деревьев, предпочитаемых юрком. Пунктирной линией показана зона кормежки юрка в кроне.

повышается при увеличении возраста леса. Однако этот вид чувствителен к такому показателю как густота леса. При уменьшении концентрации деревьев численность юрка снижается (рис. 3.1-3.2). Очевидно, это связано с тем, что участки обитания птиц должны включать определенное количество деревьев. При уменьшении концентрации деревьев размер участка обитания увеличивается и плотность населения юрка снижается. Это хорошо заметно в старых сосновых лесах, где уменьшение количества деревьев на единицу площади при прочих равных условиях приводит к заметному уменьшению численности птиц (рис. 3.1, тип 8).

Предпочитаемые юрком биотопы зависят не от состава древостоя, а от структуры растительности. На севере Скандинавии он населяет не только сосновый и смешанный, но также и горно-березовый лес (Hogstad, 1975; Angell-Jacobsen, 1980; Jarvinen, Rajasarkka, 1992), где предпочитает участки высоких деревьев с хорошо развитой кроной и отсутствием подлеска (Angell-Jacobsen, 1980). В северо-западной Карелии основным местообитанием юрка служит разреженный сосновый лес. На северо-востоке Азии юрок обитает в высокоствольном пойменном тополевым лесу. Кроны деревьев в таких типах леса раскидистые, разреженные и поэтому удобны для кормежки птиц (Хлебосолов, Захаров, 1997). По-видимому, структура кроны и густота леса являются наиболее важными факторами, определяющими биотопическое распределение и численность юрка в лесных биоценозах Пасвика.

**Обыкновенная горихвостка** (*Phoenicurus phoenicurus*). Горихвостка часто встречается вместе с пеноч-

кой-весничкой и юрком в сходных биотопах, хотя и уступает им по численности. Поэтому важно выявить характерные черты поведения и экологии горихвостки, позволяющие ей избегать конкуренции и обитать совместно с двумя другими видами.

Горихвостка предпочитает держаться в высокоствольных, разреженных сосновых лесах с мохово-лишайниковым напочвенным покровом. В естественных местообитаниях такие типы леса формируются на сравнительно высоких, сухих местах (рис. 3.1, тип 7). На российском берегу реки Паз распространение подходящих местообитаний горихвостки ограничено и численность ее невысока. Это обусловлено сравнительно высоким разнообразием лесной растительности. Здесь встречаются самые разные типы лесных местообитаний от чистых сосновых и березовых насаждений до разнообразных смешанных сосново-березовых лесов. Кроме того, вследствие вырубок и пожаров формируются разновозрастные сукцессионные ряды лесной растительности, которые отличаются видовым составом деревьев, возрастом и другими показателями.

На норвежском берегу реки Паз численность горихвостки значительно выше, чем на российском. Здесь она наравне с пеночкой-весничкой, юрком и некоторыми другими видами птиц является одним из наиболее обычных видов. Высокая численность горихвостки здесь обусловлена преобладанием оптимальных для обитания этого вида чистых сосновых насаждений без значительной примеси лиственных пород (рис. 3. 7, тип 1-3, 5-6).

Одна из причин невысокого разнообразия лесной растительности на норвежской стороне связана с техно-



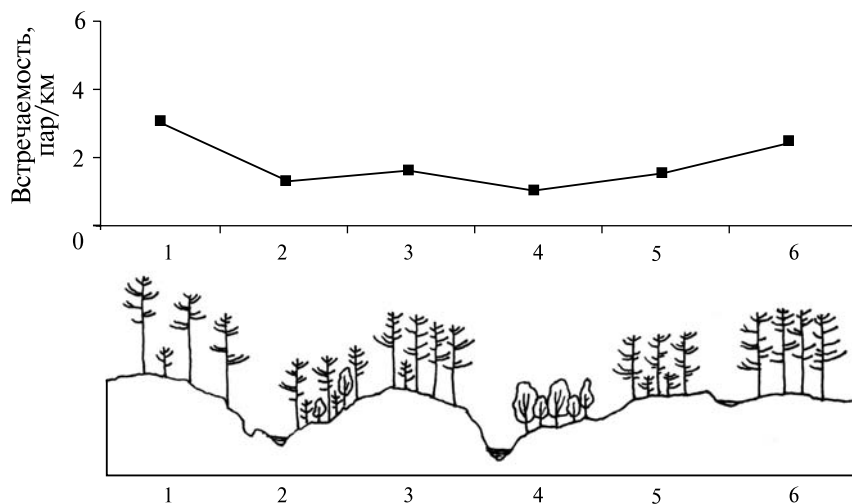
*В.В. Тяхт*

Обыкновенная горихвостка - один из фоновых видов лесных воробьиных птиц Пасвика.



*Е.И. Хлебосолов*

Высокоствольные разреженные сосняки без подлеска и густого травянистого покрова служат характерным местообитанием обыкновенной горихвостки.



**Рис. 3.7.** Встречаемость обыкновенной горихвостки в различных типах леса национального парка «Верхний Пасвик» (Норвегия). 1 – сосняк кустарничково-лишайниковый; 2 – сосново-березовый лес с воронично-травянисто-вересковым напочвенным покровом; 3 – сосняк-брусничник; 4 – березняк кустарничково-зеленомошный; 5 – сосняк лишайниковый с примесью березы; 6 – сосняк кустарничково-зеленомошный.

логией проведения вырубок, не допускающей смену лесообразующей породы. На месте вырубленного соснового леса производится посадка или естественное возобновление сосны. Тем самым нарушается закономерный порядок сукцессий, приводящих к появлению временных рядов разнообразных типов сосново-березовых насаждений от молодых березняков к смешанным сосново-березовым и сосновым лесам с той или иной примесью березы (Хлебосолов и др., 2000).

Статистический анализ показывает наличие отчетливой положительной корреляции численности горихвостки с высотой деревьев первого яруса и некоторой отрицательной корреляции с густотой леса (табл. 3.2).

Выбор высоких разреженных сосновых лесов с негустой наземной растительностью обусловлен особенностями кормового поведения горихвостки. Обычно эта птица охотится в нижних частях кроны и в подкroновом прост-

**Таблица 3.2.** Взаимосвязь численности обыкновенной горихвостки с различными биологическими характеристиками леса

Вид	Попарные корреляции рядов данных					
	Сосна	Береза	Сосна	Береза	Сосна	Береза
	Объем крон, м <sup>3</sup> /м <sup>2</sup>		Высота деревьев первого яруса, м		Число высоких деревьев на S = 500 м <sup>2</sup>	
Обыкновенная горихвостка	0,46	-0,51	0,93	0,08	-0,30*	

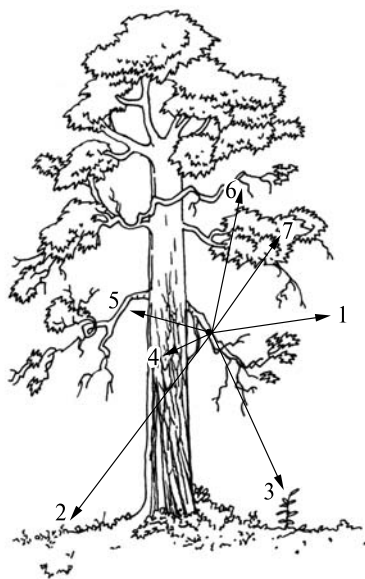
\* – объединенные данные для сосны и березы.

ранстве (рис. 3.8). Поэтому низкая сомкнутость деревьев, отсутствие подроста и подлеска, наличие открытых участков почвы обеспечивают хороший обзор и подходящие условия для поиска и добывания корма (Шемякина, 2002).

Во время кормежки горихвостка обычно совершает быстрые перелеты с одной ветви дерева на другую, высматривает добычу и затем склевывает ее после броска на субстрат, во время трепещущего полета, маневра «взлет-клевок-посадка» или маневренного полета в воздухе (рис. 3.9). После высматривания добычи горихвостка часто совершает броски на нижерасположенные ветви деревьев или на землю. Спустившись вниз, птица иногда продолжает охотиться здесь и склевывает пищу после высматривания и серии прыжков по земле (Шемякина, 2002).

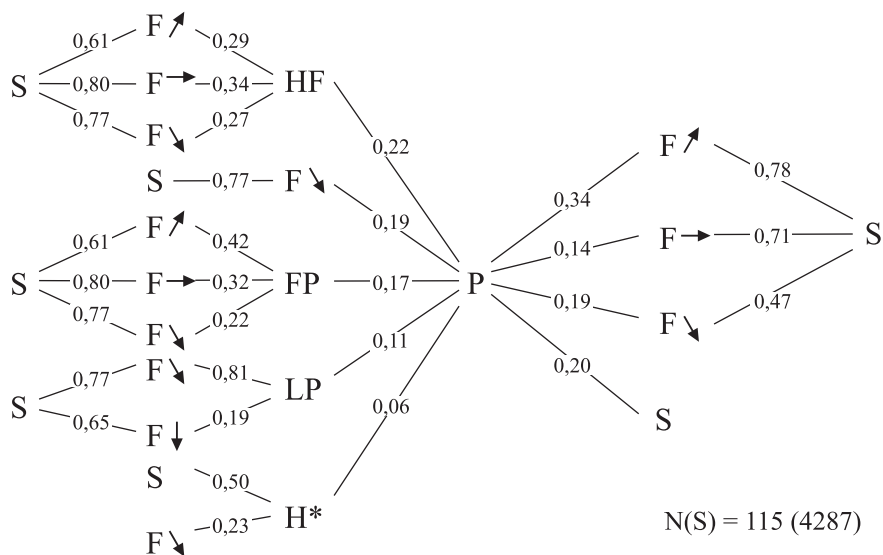
Горихвостка избегает передвигаться по тонким ветвям. Для того чтобы добраться до добычи, находящейся на листе, хвое и траве, она, кроме бросков, использует трепещущий полет или маневр «взлет - клевок - посадка». Иногда птица ловит насекомых в воздухе в подкроновом пространстве. Таким образом, горихвостка одинаково часто кормится как в подкроновом пространстве и на земле, так и среди ветвей в нижних частях крон деревьев. (Шемякина, 2002).

Рассмотренные выше данные свидетельствуют о существовании четких экологических отличий между весничкой, юрком и горихвосткой. Совместное обитание птиц без выраженного конкурентного исключения обусловлено специфическим способом использования ресурсов. Птицы всех трех видов кормятся характерными методами и придерживаются свойственных им микростадий. Весничка кормится в довольно густых кронах деревьев, в которых ветви и листья растут в разных направлениях и не образуют горизонтальной или вертикальной ярусности. Такие условия существуют преимущественно в кронах березы. Весничка предпочитает чистые березовые или смешанные леса с большой долей березы. Юрок выбирает для кормежки разреженные кроны деревьев и населяет средневозрастные и старые березовые, сосновые и смешанные леса. Для обитания этого вида большое значение имеет не видовой состав деревьев, а их возраст и условия произрастания. Горихвостка добывает пищу в нижних частях крон деревьев, в подкроновом пространстве и на



**Рис. 3.8.** Использование горихвосткой различных кормовых субстратов в сосновом лесу. Стрелками указаны направления бросков: 1 – в воздух, 2 – на землю, 3 – на траву, 4 – на ствол или другие вертикальные субстраты, 5 – на скелетные ветви или другие горизонтальные субстраты, 6 – на тонкие ветви, 7 – на хвою (Шемякина, 2002).





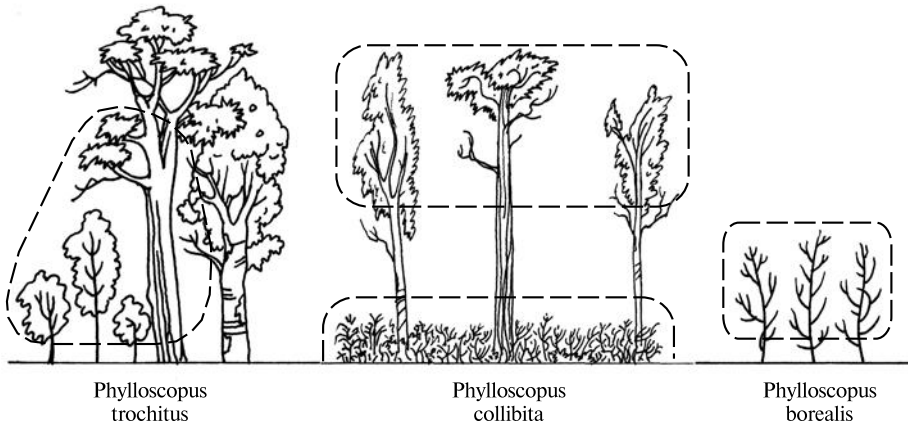
**Рис. 3.9.** Последовательность и частота кормовых маневров горихвостки в сосновом лесу. P – клевок, S – высматривание добычи, F – полет, H\* – прыжки по земле, HF – трепещущий полет, FP – взлет-клевок-посадка, LP – бросок на землю.  $N(S)$  – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направления полетов (Шемякина, 2002).

земле. Поэтому она населяет разреженные высокоствольные сосновые насаждения с неразвитой травянистой растительностью. В том случае, если предпочитаемые каждым видом микростанции расположены в разных биотопах, птицы разделены пространственно. В переходных местообитаниях, в которых имеются подходящие микростанции для всех трех видов, пространственные отличия между ними выражены не столь ярко и могут полностью отсутствовать.

### 3.1.2. Пеночка-весничка, теньковка и таловка

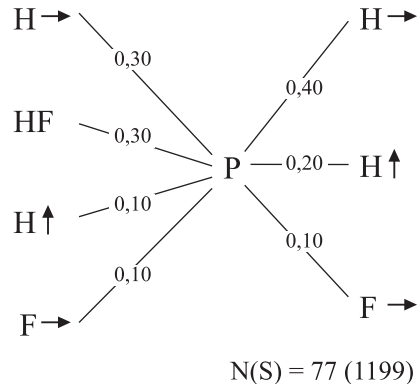
Пеночка-весничка образует высокую численность и доминирует в лесных биоценозах Пасвика. Два других вида – пеночка-теньковка (*Phylloscopus collibita*) и таловка (*Phylloscopus borealis*) – встречаются довольно редко лишь в локально расположенных местообитаниях. Это обусловлено тем, что структура лесной растительности в Пасвике в наибольшей степени подходит именно для обитания веснички. Здесь преобладают относительно разреженные насаждения, в которых равномерное освещение солнцем приводит к формированию крон деревьев, отвечающих специфическим особенностям кормового поведения этого вида (рис. 3.10).

**Теньковка**, в отличие от веснички, предпочитает держаться в более густых лесах, в которых имеются небольшие поляны с хорошо развитым подлеском или подростом. Она кормится среди густой растительности с заметно выра-



**Рис. 3.10.** Пространственное распределение трех видов пеночек. Пунктирной линией обозначены места кормежки птиц.

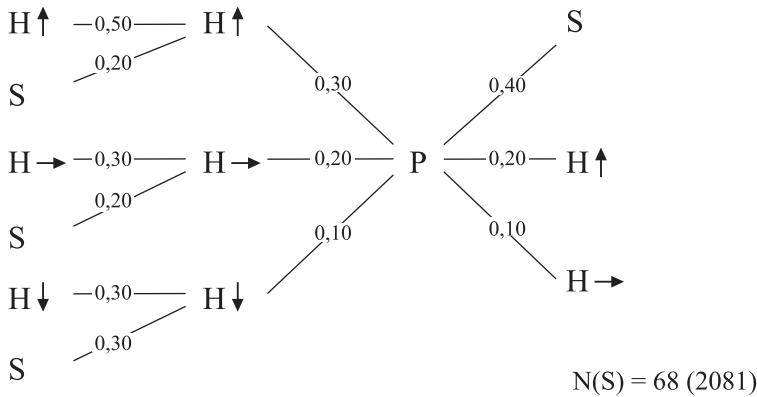
**Рис. 3.11.** Последовательность и частота кормовых маневров теньковки. Р – клевок; Н – прыжок; F – полет; HF – трепещущий полёт; S – осматривание; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полетов.



женной горизонтальной ярусностью веток и листьев. Такая структура крон растений образуется в условиях достаточного, но преимущественно вертикального освещения и вполне отвечает особенностям кормового поведения данного вида (рис. 3.10) (Хлебосолов и др., 2003).

Главной отличительной чертой кормового поведения теньковки служит то, что она во время кормежки перемещается преимущественно в горизонтальном направлении, совершая короткие прыжки или перепархивания (рис.3.11). Теньковка иногда склевывает насекомых, используя трепещущий полет у кончиков веток, но для нее этот кормовой маневр не является специфичным (Хлебосолов и др., 2003).

**Таловка** предпочитает местообитания, в которых кустарники и деревья образуют плотные насаждения, их стволы располагаются близко друг от друга и ветви растут преимущественно в вертикальном направлении (рис. 10). Такие местообитания в Пасвике встречаются в зарослях ивняка, ольхи, молодых бе-



**Рис. 3.12.** Последовательность и частота кормовых маневров таловки. P – клевок; H – прыжок; F – полет; HF – трепещущий полет; FT – взлет-клевок-посадка; S – осматривание; H(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полетов.

рез по берегам некоторых рек и озер, вдоль дорог и просек, а также в березовом криволесье.

Выбор этих местообитаний обусловлен особенностями кормового поведения таловки. Птица во время кормежки много перемещается в вертикальном направлении по скелетным веткам во внутренних и средних частях кроны. Большинство клевков таловка совершает после серии прыжков выше, реже склевывает насекомых после серии горизонтальных прыжков или прыжков ниже. При этом она часто предварительно высматривает добычу в течение 1-3 секунд (рис. 3.12) (Хлебосолов, 1995).

Структура экологической ниши и характер биоценологических отношений веснички, теньковки и таловки обусловлены особенностями кормового поведения и структурой предпочитаемых микростаций птиц. Отличия в кормовом поведении трех видов пеночек касаются в основном направления прыжков и полетов. Весничка во время кормежки передвигается в разных направлениях. Теньковка использует преимущественно горизонтальные перемещения, а таловка – вертикальные. Исходя из свойственного каждому виду стереотипа поведения, птицы выбирают характерные микростанции. Весничка предпочитает кроны деревьев и кустарников, в которых ветви и листья растут в разных направлениях и не образуют горизонтальных или вертикальных ярусов. Теньковка кормится в местах с хорошо выраженной горизонтальной ярусностью растительности. Таловка, наоборот, выбирает такие станции, в которых деревья или кустарники располагаются недалеко друг от друга и их стволы и ветви растут преимущественно в вертикальном направлении. Особенности кормового поведения и структура предпочитаемых микростаций обуславливают характер пространственного распределения пеночек в лесных экосистемах Пасвика.

### 3.1.3. Пеночка-весничка и обыкновенная чечетка

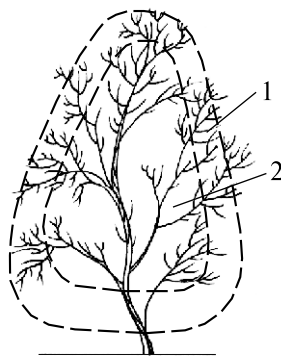
**Обыкновенная чечетка** (*Carduelis flammea*) является одним из фоновых видов лесных воробьиных птиц Пасвика. Она встречается в разных биотопах, но наиболее многочисленна в березовых и смешанных сосново-березовых лесах. Здесь она обитает совместно с пеночкой-весничкой. Эти виды населяют сходные биотопы и часто кормятся на одних и тех же деревьях, однако они отличаются друг от друга кормовым поведением и используют для кормежки разные участки крон деревьев и кустарников. Как мы отмечали выше, пеночка-весничка кормится внутри кроны, перемещаясь в разных направлениях в поисках добычи. Чечетка, наоборот, предпочитает кормиться в наружных частях кроны, расклеывая сережки и мутовки листьев на концевых побегах (рис. 3.13).

Чечетка во время кормежки прыгает сверху или подвешивается к кончикам веток. После серии клевков она совершает прыжок или небольшой перелет на другую ветку (рис. 3.14). В начале репродуктивного периода и при выкармливании птенцов чечетка кормится одинаковым способом, хотя состав пищи у нее несколько изменяется. В начале гнездования эти птицы питаются в основном растительной пищей, выклеывая семена из прошлогодних соцветий. После вылупления птенцов чечетка частично переходит на животную пищу. Она расклеывает цветочные сережки березы, сосны и других деревьев

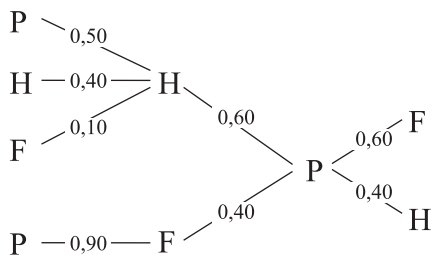


П.К. Блашкин

Обыкновенная чечетка — один из наиболее обычных видов воробьиных птиц, обитающих в различных типах леса.



**Рис.3.13.** Зоны кормежки чечетки (1) и пеночки-веснички (2) в кронах кустарников и деревьев.



$N(S) = 12 (706)$

**Рис.3.14.** Последовательность и частота кормовых маневров чечетки. Р — клевок; Н — прыжок; F — полет;  $N(S)$  — число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых движений после предыдущих.

и извлекает из них личинок насекомых, а также склевывает взрослых насекомых с листьев на концевых ветках растений (Хлебосолов, 1993).

Таким образом, за счет различий в кормовом поведении и использования разных участков крон деревьев и кустарников, пеночка-весничка и чечетка занимают разные экологические ниши, избегают конкуренции и могут обитать совместно в сходных биотопах.

### 3.1.4. Серая мухоловка и мухоловка-пеструшка

Мухоловки относятся к экологической группе птиц «подстергателей-преследователей» беспозвоночных (Преображенская, 1998). Основная стратегия их кормового поведения состоит в высматривании добычи с присады и схватывании ее путем броска на поверхность растительности, на землю или в воздух. В Пасвике мухоловки обитают в разных типах соснового, березового и смешанного леса и кормятся в кронах и под кронами деревьев. Характер местообитаний мухоловок определяется распределением предпочитаемых каждым видом кормовых субстратов, или микростаций. Мухоловки выбирают для кормежки растения с определенной архитектоникой кроны.

**Мухоловка-пеструшка** (*Muscicapa hypoleuca*) чаще всего кормится на сосне, крона которой имеет большое количество открытого пространства между горизонтально расположенными ветвями. Она добывает корм преимущественно в средних и нижних внутренних частях крон сосны (рис. 3.15). На березе пеструшка в основном зависает над листочками на периферии кроны. Во внутренней части кроны березы пеструшка охотится сравнительно редко, так как здесь наблюдается высокая концентрация веточек с большим углом наклона.

Кормовое поведение мухоловки-пеструшки характеризуется использованием относительно коротких разнонаправленных бросков на субстрат преимущественно в кронах деревьев. Пеструшка после высматривания добычи, как правило, взлетает в направлении «выше» или «ниже» и склевывает добычу со ствола или с поверхности листьев и веток. После клевка пеструшка обычно не возвращается на прежнее место, а садится на ветку, расположенную

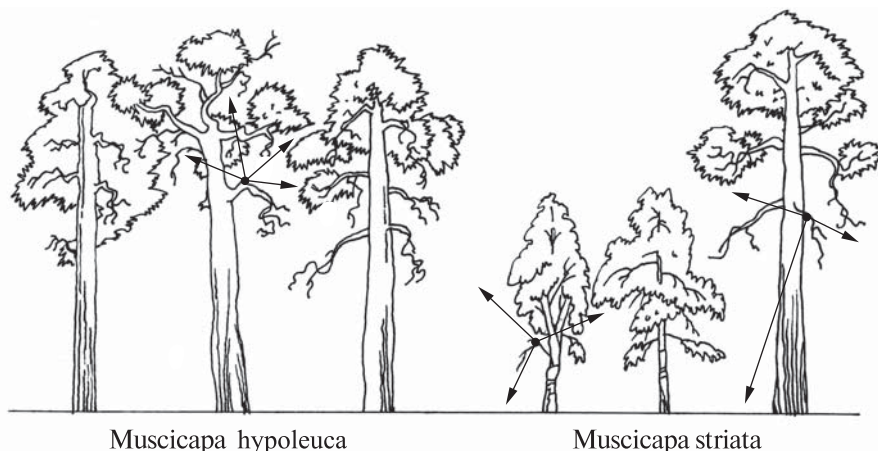
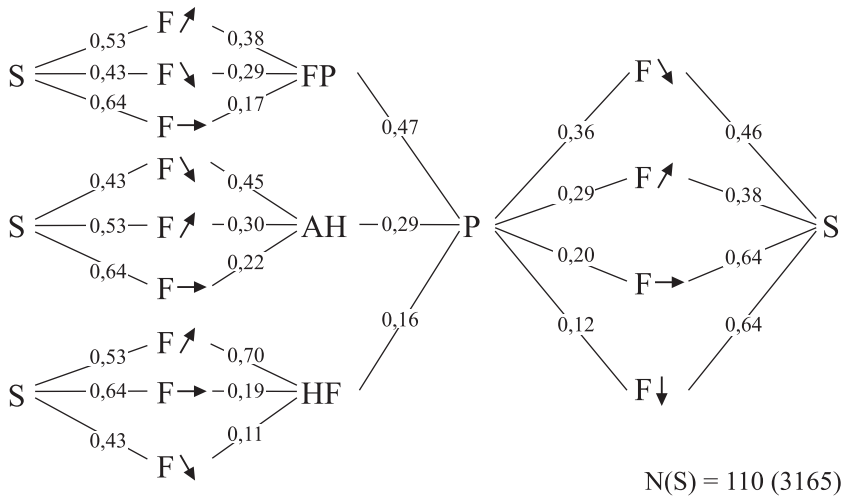


Рис. 3.15. Структура местообитаний мухоловки-пеструшки и серой мухоловки в лесных экосистемах Пасвика. Стрелками показаны места кормежки птиц.



**Рис. 3.16.** Последовательность и частота кормовых маневров мухоловки-пеструшки. P – клевок, S – выматривание добычи, F – полет, АН – бросок в воздух, HF – трепещущий полёт, FP – взлёт-клевок-посадка; FF – погоня за насекомым; GI – собирание; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полетов (Марочкина и др., 2006).

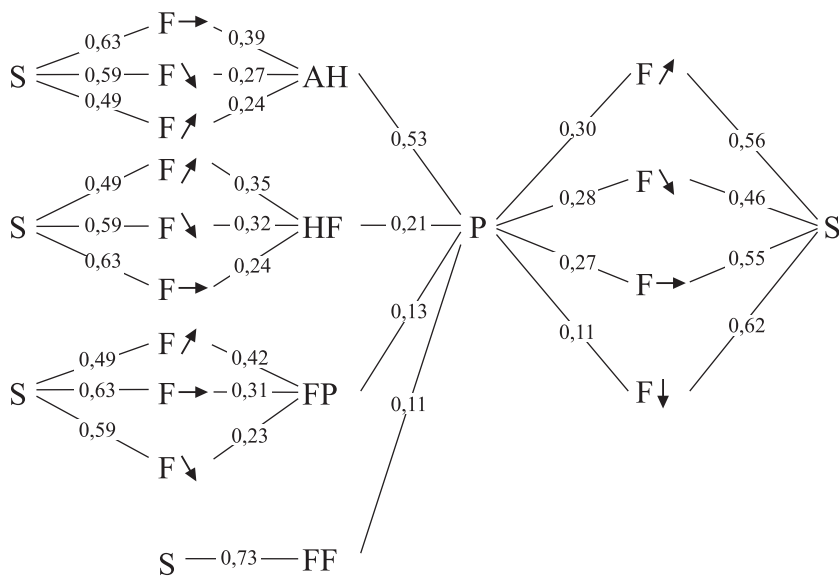
ниже или выше предыдущей ветки (маневр «взлет–клевок–посадка») (рис. 3.16). Реже она ловит насекомых в воздухе, при этом броски обычно совершаются в направлении «ниже» или «выше». Иногда она склевывает беспозвоночных после бросков на землю, а также использует трепещущий полет над хвоинками, листьями или веточками. Мухоловка-пеструшка очень редко пользуется прыжками, а передвигается вдоль веток или с одной ветки на другую главным образом с помощью крыльев. Новая серия кормовых маневров начинается с осматривания, которое длится 1–6 с. Около 70% бросков пеструшка совершает на расстоянии, не превышающее 1 м. Броски длиной до 0,3 м применяются для охоты внутри крон деревьев. В целом для мухоловки-пеструшки свойственны перемещения на короткие расстояния (Марочкина и др., 2006).

**Серая мухоловка (*Muscicapa striata*)** кормится преимущественно в нижних периферических частях кроны сосны и березы и под кронами деревьев, используя отдельные сухие сучки в качестве присады (рис. 3.15). Она крайне редко добывает пищу во внутренних участках кроны дерева. Для этого вида важна не структура



С.Л. Елисеев

Серая мухоловка – немногочисленная лесная птица.



$N(S) = 94 (4386)$

**Рис.3.17.** Последовательность и частота кормовых маневров серой мухоловки. P – клевок, S – высматривание добычи, F – полёт, AH – бросок в воздух, HF – трепещущий полёт, FP – взлёт-клевок-посадка; FF – погоня за насекомым; GI – собирание;  $N(S)$  – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полётов (Марочкина и др., 2006).

кроны, а наличие свободного пространства под кронами и между ними, а также отсутствие густого подлеска (Марочкина и др., 2006).

Для кормового поведения серой мухоловки характерно более длительное (в среднем 8,1 с) предварительное высматривание добычи и схватывание ее после далекого маневренного броска в воздух (рис. 3.17). При этом бросок чаще всего совершается в горизонтальном направлении, реже – в направлении «ниже» и «выше». Иногда серая мухоловка схватывает добычу после «трепещущего полета», совершая броски в направлении «выше» или «ниже». Маневры «бросок к субстрату», «погоня за насекомым» и «собирание» она использует менее охотно. После удачного броска серая мухоловка нередко возвращается на прежнее место. Во время поиска пищи серая мухоловка, как и пеструшка, почти не совершает прыжков вдоль веток или с одной ветки на другую, а передвигается с помощью крыльев. Серая мухоловка перемещается обычно на расстояние от 1 до 3 м и крайне редко использует более короткие полеты (Марочкина и др., 2006).

Мухоловки обитают совместно со многими другими видами лесных воробьиных птиц Пасвика и часто кормятся с ними в кронах одних и тех же деревьев. Однако они избегают конкуренции с другими птицами за счет того, что используют своеобразную стратегию поиска и добывания пищи. Мухоловки редко собирают пищу с листьев, веток и стволов растений. Обычно они под-



И.В. Зацаринный

Серая мухоловка держится под кронами лиственных и хвойных деревьев.

жидают добычу на одном месте и схватывают ее после стремительного броска в воздух или на тот или иной кормовой субстрат (Преображенская, 1998; Марочкина и др., 2006; Хлебосолов и др., 2006б). Отличия в структуре экологической ниши, позволяющие мухоловке-пеструшке и серой мухоловке обитать совместно, обусловлены специфическим способом использования ресурсов каждым видом. Птицы кормятся характерными методами и выбирают свойственные им микростанции и биотопы.

### **3.1.5. Сероголовая гаичка, пухляк и большая синица**

Сероголовая гаичка (*Parus cinctus*), пухляк (*P. montanus*) и большая синица (*P. major*) ведут оседлый образ жизни, гнездятся и зимуют в Пасвике. Характер пространственного распределения синиц в лесных экосистемах Пасвика обусловлен особенностями их кормового поведения и выбором специфических микростанций.

**Сероголовая гаичка** является одним из наиболее многочисленных видов синиц. Плотность гнездования птиц составляет в среднем 1,7 пар/км<sup>2</sup>. Гаичка встречается в сосновых и смешанных сосново-березовых лесах, произрастающих на надпойменных террасах (рис. 3.18). В гнездовой период эта синица отсутствует в чистых березовых и смешанных сосново-березовых лесах по долинам рек и крупных ручьев, а также в бруснично-злаковых березняках. В осенне-зимний период сероголовая гаичка держится в хвойных и смешанных лесах, произрастающих на надпойменных террасах, в лесных массивах по долинам рек и ручьев, в чистых березняках и на растающих вырубках. Птицы живут преимущественно парами или стайками по 3–4 особи, реже поодиночке или стаями по 5–8 особей.

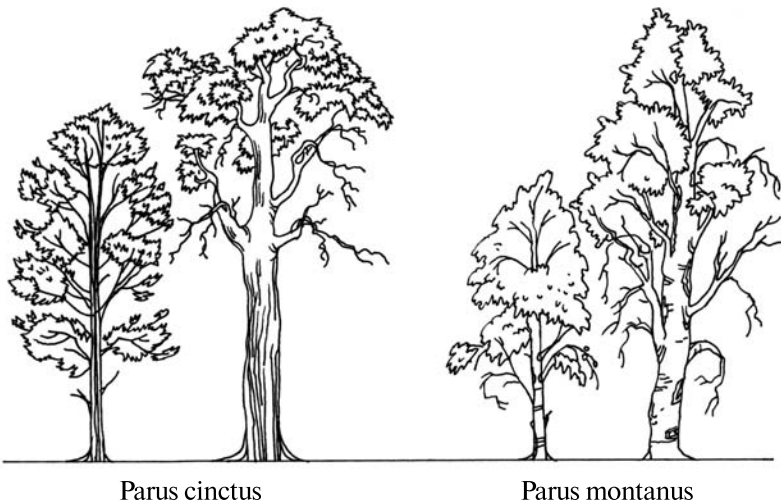




*А.П. Савкин*

Сероголовая гаичка — один из наиболее характерных обитателей северных лесов.

Сероголовая гаичка предпочитает добывать корм на сосновых деревьях, имеющих узкую вытянутую крону. Ветви таких деревьев образуют ярко выраженные горизонтальные ярусы, расстояние между которыми составляет 20–30 см. Внутренняя часть кроны дерева не охвоена, и птица может свободно передвигаться прыжками по скелетным веткам вдоль ствола. Небольшая длина веток и хвои дает возможность птице осматривать горизонтальное пространство, а также часть вертикального пространства выше и ниже от себя. При обнаружении кормового объекта птица склевывает или извлекает его из укрытий. Основными местами локализации кормовых объектов служит ствол и внутренняя часть ветвей. Если птица обнаруживает корм в средней или концевой части ветки, то совершает серию прыжков вдоль нее или догоняет до-



**Рис.3.18.** Структура местообитаний сероголовой гаички и пухляка в лесных экосистемах Пасвика.

Сосновые деревья с узкой вытянутой кроной служат характерным местом кормежки сероголовой гаички.

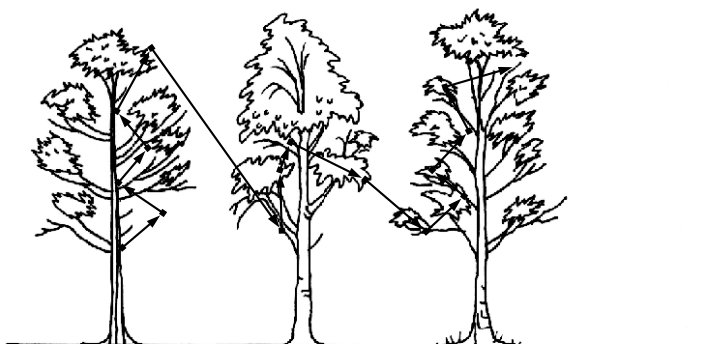


*Е.И. Хлебосолов*

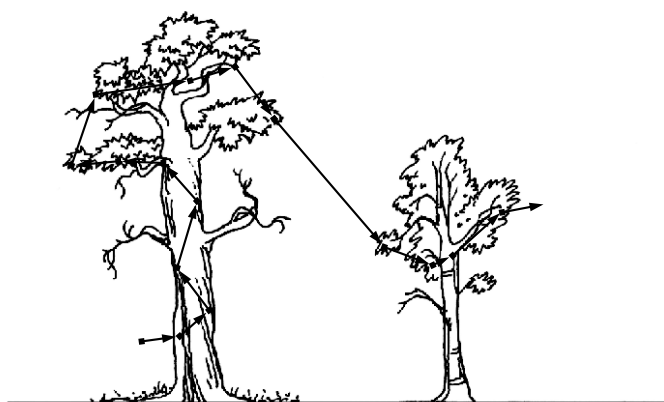
бычу с помощью короткого полета. При кормежке в наружной части кроны сосны гаичка передвигается прыжками вверх и выше по концевым охвоенным частям веток, склевывая насекомых с хвои и извлекая семена из шишек. После осмотра верхних концевых участков гаичка совершает полет ниже и продолжает кормиться на соседнем дереве аналогичным образом, обследуя его снизу доверху (рис. 3.19, 3.20).

**Пухляк** в Пасвике несколько уступает сероголовой гаичке по численности. Плотность гнездования этого вида составляет в среднем 1,1 пар/км<sup>2</sup>. Пухляк предпочитает гнездиться в смешанных сосново-березовых и чистых березовых лесах в поймах рек и крупных ручьев (рис. 3.18). Летом он практически не встречается в сосновых и смешанных лесах на надпойменных террасах. Осенью и зимой пухляк обитает преимущественно в смешанных сосново-березовых лесах и березняках по долинам ручьев, а также в березняках на речных террасах. В осенне-зимний период пухляк, как и сероголовая гаичка, держится преимущественно парами, реже поодиночке или группами по 3-5 особей.

Пухляк кормится на деревьях и кустарниках, имеющих хорошо развитую, часто шаровидную крону. Характерная особенность кормового поведения пухляка состоит в разыскивании пищи по всему дереву снизу доверху и от ствола до кончиков веток. В связи с этим поведение пухляка включает разнообразные элементы. Обычно птица прыгает и перелетает сверху по веткам деревьев или подвешивается к ним сбоку или снизу, склевывая открыто расположенные или извлекая скрытые пищевые объекты. Для пухляка не свойст-



*Parus cinctus*

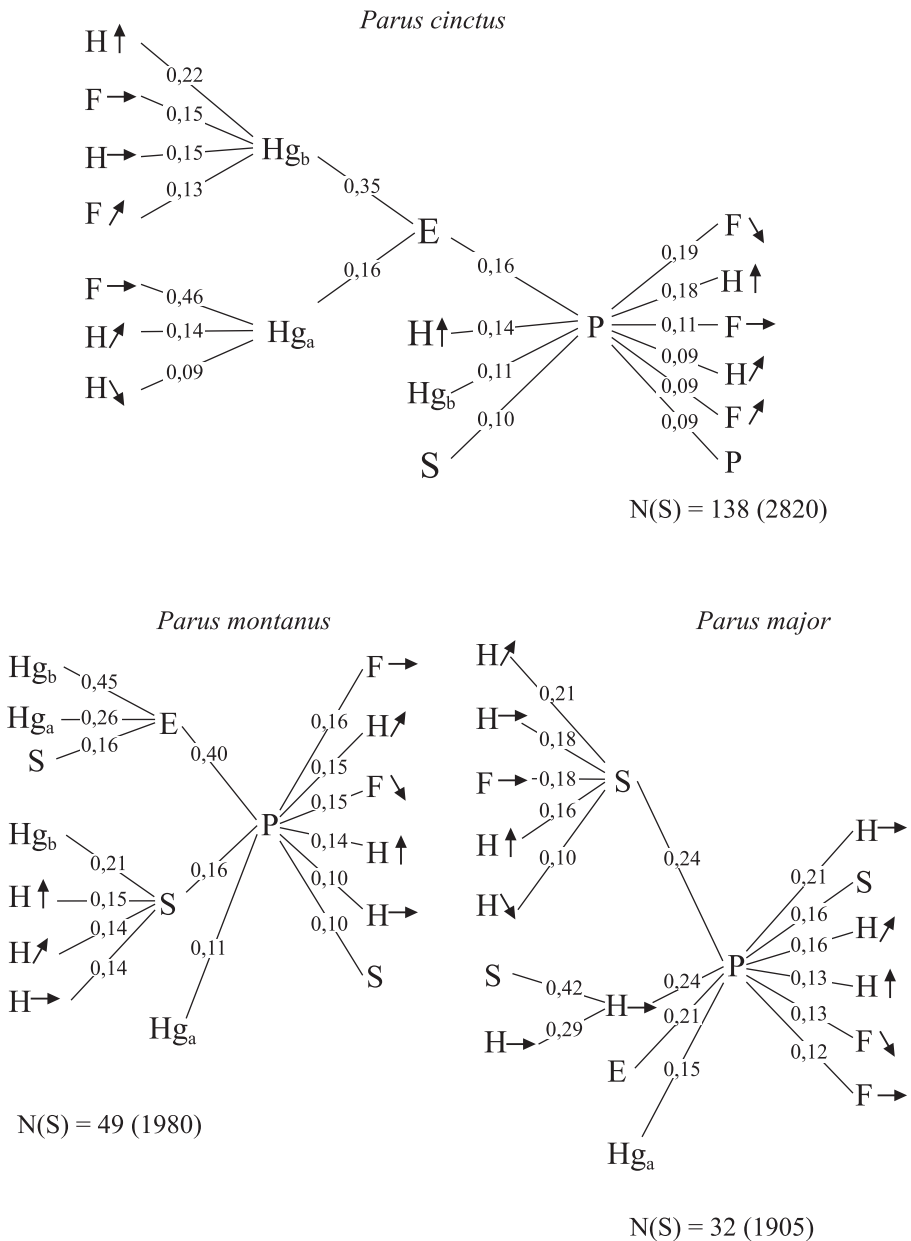


*Parus montanus*



*Parus major*

**Рис.3.19.** Характер передвижения трех видов синиц в кронах деревьев и кустарников во время поиска и добывания пищи.



**Рис.3.20.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых тремя видами синиц: P- клевок, E- извлечение, F- полет, H- прыжок, H<sub>гн</sub> -подвешивание снизу, H<sub>гб</sub>- подвешивание сбоку, S- высматривание добычи; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полётов.

венны продолжительные остановки и высматривание добычи во время передвижения по веткам. Птица тщательно обследует различные участки дерева. Для нее характерно винтообразное передвижение вокруг ствола и ветвей (рис.3.19, 3.20).

**Большая синица** сравнительно недавно появилась в лесных районах Кольского полуострова и в настоящее время продолжает расширять свой ареал, осваивать новые местообитания и увеличивать численность (Семенов-ТяньШанский, Гилязов, 1991). В Пасвике эта синица населяет различные типы леса, в которых преобладают лиственные деревья. Она держится преимущественно вдоль дорог, по берегам ручьев, озер, рек и болот. Чаще всего большая синица встречается вблизи населенных пунктов, преимущественно в березовых насаждениях. Здесь этот вид достигает максимальной плотности гнездования – 2,9 пар/км<sup>2</sup>.

Большая синица предпочитает кормиться в кронах лиственных деревьев, имеющих большое количество скелетных веток первого и второго порядка. Она держится преимущественно в средней и нижней части кроны. Нередко большая синица кормится в подросте или на земле. Во время поиска пищи она передвигается во внутренних частях кроны дерева по толстым и средним ветвям с помощью полетов и дальних прыжков. При этом птица часто останавливается, высматривает добычу или ее возможное местонахождение, затем склевывает ее с субстрата или извлекает из расщелин коры, скрученных листьев и других укрытий (рис. 3.19, 3.20).

Синицы, как и многие другие лесные воробьиные птицы, кормятся в кронах деревьев и кустарников. Однако они избегают конкуренции и могут сосуществовать с другими птицами за счет того, что используют своеобразную стратегию поиска и добывания пищи. Синицы, в отличие от птиц, собирающих пищу с листьев, веток и стволов растений или поджидающих добычу на одном месте и схватывающих ее после стремительного броска в воздух или на кормовой субстрат, предпочитают извлекать пищу из разнообразных укрытий: щелей на стволах и ветках деревьев, скрученных листьев, коконов бабочек (Марочкина, Чельцов, 2005). В зимний период этот способ добывания пищи служит основным для синиц (Преображенская, 1998; Хлебосолов и др., 2006б). Отличия в структуре экологической ниши, позволяющие трем видам синиц обитать совместно на одной территории, обусловлены специфическим способом использования ресурсов каждым видом. Птицы существенно отличаются своим кормовым поведением, выбирают свойственные им микростанции и населяют разные биотопы. Сероголовая гаичка является наиболее типичным обитателем северных лесов. Она населяет преимущественно плакорные местообитания и кормится на деревьях с узкой вытянутой кроной, которые произрастают в неблагоприятных природно-климатических условиях на бедной или переувлажненной почве. Пухляк проникает на север по долинам рек, ручьев и озер. В долинных лесах деревья и кустарники произрастают в более благоприятных условиях, чем на водоразделах, и у них формируются хорошо развитые кроны шаровидной формы, которые подходят для обитания пухляка. Большая синица в Пасвике приурочена в основном к антропогенным ландшафтам и обитает преимущественно в окрестностях населенных пунктов. Однако в последнее время она начинает проникать в естественные лесные ме-

стообитания вдоль дорог, по берегам ручьев, озер, рек, болот.

### 3.1.6. Дрозд-белобровик, рябинник и певчий дрозд

В Пасвике обитает несколько видов дроздов, но доминирует только один из них — дрозд-белобровик (*Turdus iliacus*). Этот вид образует высокую численность и населяет практически все лесные биотопы Пасвика. Два других вида малочисленны и встречаются локально лишь в отдельных местообитаниях. Дрозды кормятся преимущественно на земле, и характер их экологической ниши в значительной степени определяется структурой наземной растительности. Пространственное распределение дроздов обусловлено особенностями их кормового поведения и выбором специфических кормовых субстратов, характеризующихся определенной структурой почвы, подстилки или травянистой растительности. Наиболее характерная черта кормового поведения дроздов состоит в добычании пищи из почвы. Птицы погружают клюв в грунт и выклеивают беспозвоночных.

**Белобровик** населяет лесные местообитания с преобладанием мохово-лишайникового напочвенного покрова, которые наиболее обычны в Пасвике (рис. 3.21). Именно это обуславливает высокую численность и широкое биотопическое распространение белобровика.

Характерным видовым признаком белобровика служит то, что он предпочитает кормиться в местах с достаточной мягкой, увлажненной почвой. В Пасвике основным кормовым субстратом белобровика служит мохово-лишайниковая подстилка, которая по своей структуре напоминает мягкую почву и позволяет этому виду кормиться свойственным ему способом. Дрозд во время кормежки передвигается сериями прыжков, останавливается для высматрива-



С.Л. Елисеев

Дрозд-белобровик — самый многочисленный вид дроздов в Пасвике.

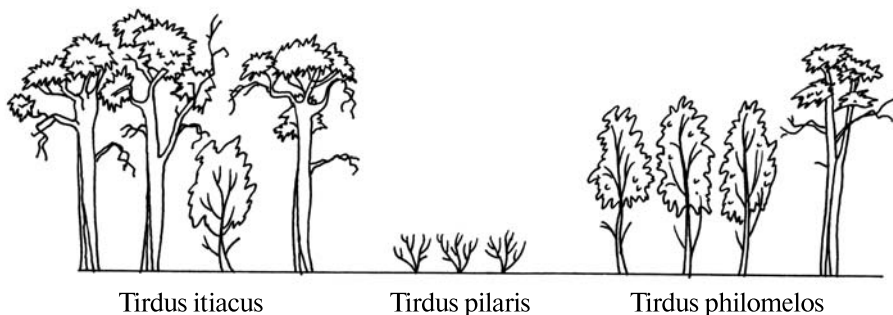
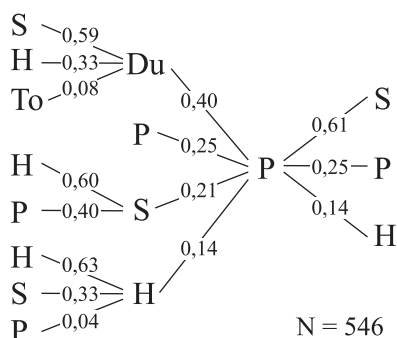
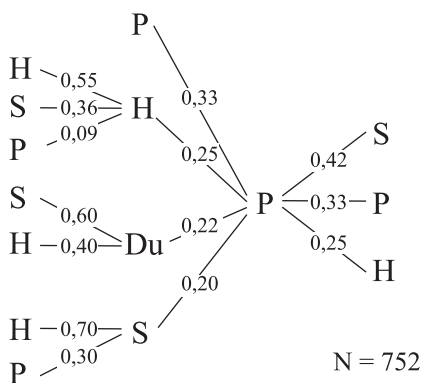


Рис.3.21. Пространственное распределение трех видов дроздов в лесных экосистемах Пасвика.



**Рис.3.22.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых дроздом-белобровиком: Н – прыжок, Р – клевок, Du – выкапывание пищи из грунта, To – переворачивание сухих листьев, S – осматривание N – число последовательностей кормовых маневров. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (Барановский и др., в печ.).



**Рис.3.23.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых дроздом-рябинником: Н – прыжок, Р – клевок, Du – выкапывание пищи из грунта, S – осматривание; N – число последовательностей кормовых маневров. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (Барановский и др., в печ.).

ния добычи или предполагаемого места ее нахождения и совершает несколько прицельных клевков, извлекая добычу из почвы или мохово-лишайниковой подстилки (рис. 3.22). Птица во время кормежки перемещается довольно быстро, относительно редко совершает осматривания и клевки, но при этом добывает крупные пищевые объекты (Барановский и др., в печ.).

**Рябинник** (*Turdus pilaris*) редко встречается в глубине леса и предпочитает держаться на опушках, полянах, берегах водоемов (рис. 3.21). Для этого вида определяющим фактором служит наличие участков травянистой растительности, образующей небольшие плотные куртины, и отсутствие лишайников в напочвенном покрове. Такие местообитания обычно формируются на сухих, хорошо дренированных участках плодородной почвы или в антропогенных ландшафтах.

Рябинник, как и белобровик, извлекает пищу из почвы. Однако этот дрозд кормится преимущественно на открытых местах с травянистым напочвенным покровом и добывает пищу в относительно плотной почве или дерновине корневых систем растений. Рябинник во время кормежки передвигается сравнительно короткими сериями прыжков, часто прерываемыми клевками. При этом птица совершает множество неглубоких, почти поверхностных клевков и кормится сравнительно мелкой пищей (рис. 3.23) (Барановский и др., в печ.).

**Певчий дрозд** (*Turdus philomelos*) предпочитает селиться в сухих березняках или в смешанных сосново-березовых лесах, в которых высока доля березы

Открытые мохово-лишайниковые участки напочвенного покрова служат оптимальным местообитанием дрозда-белобровика.



*И.В. Зацаринный*

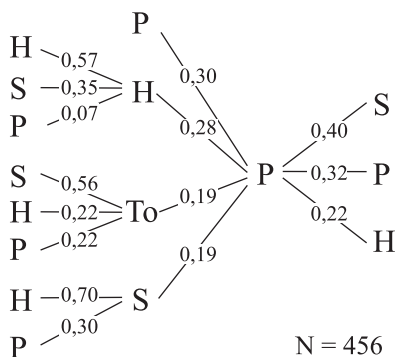
(рис. 3.21). Для обитания этого вида большое значение имеет наличие березового опада и хорошо развитой подстилки в напочвенном покрове, верхние слои которой практически не подверглись преобразованию (Барановский и др., в печ.).



Певчий дрозд, как и два других вида, во время кормежки передвигается по земле с помощью коротких серий прыжков, останавливаясь для высматривания и склевывания добычи. Одной из характерных особенностей кормового поведения певчего дрозда служит то, что он во время кормежки переворачивает листья, извлекает из-под них добычу или склевывает пищу с поверхности грунта и травянистых растений (рис. 3.24) (Барановский и др., в печ.).

Дрозды существенно отличаются от многих других лесных воробьиных птиц тем, что кормятся преимущественно на земле и добывают пищу в верхних слоях или на поверхности поч-





**Рис.3.24.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых певчим дроздом: Н – прыжок, Р – клевок, То – переворачивание сухих листьев, S – осматривание; N – число последовательностей кормовых маневров. Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих (Барановский и др., в печ.).

вы. Между собой эти птицы различаются кормовым поведением и предпочтением разных микростаций, характеризующихся определенной структурой почвы и напочвенного покрова. Поскольку свойственные каждому виду микростанции формируются в разных типах лесной растительности, дрозды населяют характерные биотопы и в наиболее типичных местообитаниях отчетливо разделены пространственно.

### 3.2. Сообщества воробьиных птиц болот и прибрежных кустарников

В экологическую группу воробьиных птиц, населяющих болота и прибрежные кустарники, входят желтая трясогузка (*Motacilla flava*), луговой конек (*Anthus pratensis*), варакушка (*Luscinia svecica*), камышовая овсянка (*Emberiza schoeniculus*), овсянка-крошка (*E. pusilla*) и камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*). Большинство этих птиц является обитателями более южных районов и населяет там преимущественно интразональные местообитания: луга, болота, берега рек и озер. Их проникновение далеко на север происходит именно по интразональным местообитаниям. Поэтому изучение структуры экологической ниши и механизмов экологической сегрегации вышеуказанных птиц представляет значительный интерес как для понимания путей формирования сообществ воробьиных птиц Пасвика, так и для анализа механизмов формирования интразональных сообществ птиц в целом.

#### 3.2.1. Птицы болот

Наиболее характерными воробьиными птицами, населяющими болотные экосистемы Пасвика, являются желтая трясогузка и луговой конек.

**Желтая трясогузка** чаще всего встречается на сфагновых болотах с угнетенными соснами или в сырых понижениях озер. Численность этого вида в оптимальных местообитаниях достигает 150 пар/км<sup>2</sup> (Летопись природы..., 2005б). Не все участки болот подходят для обитания этого вида. Трясогузка кормится на сырых мохово-осоковых участках болот и избегает высоких мест, покрытых зеленым мхом, лишайниками, багульником, брусникой, вороникой, андроме-



С.Л. Елисеев

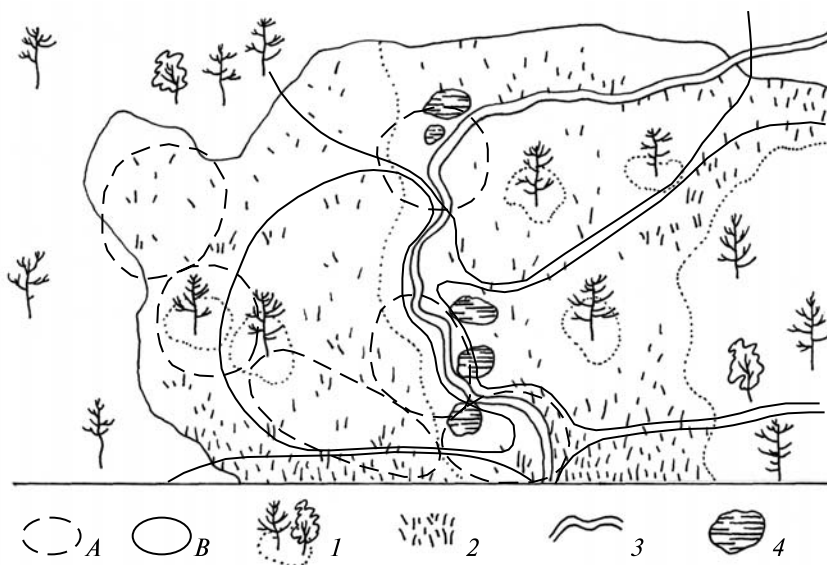


Е.И. Хлебосолов

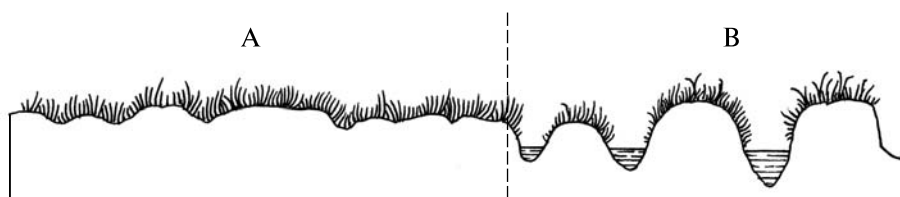
Желтая трясогузка – интразональный вид, широко проникающий в северные экосистемы.

Желтая трясогузка предпочитает держаться на ровных травянистых участках болот и приозерных понижениях.

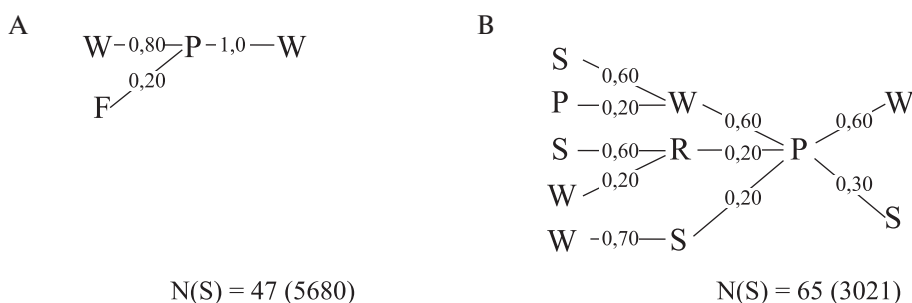
дой и другими кустарничками. Наибольшая численность этих птиц наблюдается именно там, где сырые мохово-осоковые болота занимают сплошную территорию. В таких местах размер гнездовых территорий трясогузок составляет в диаметре около 0,5 га. Там, где подходящие для обитания птиц сырые мохово-осоковые участки перемежаются с сухими повышениями, размер гнездовых территорий увеличивается и достигает более 1 га, а плотность гнездования составляет около 60 пар/км<sup>2</sup> (рис. 3.25).



**Рис.3.25.** Схема расположения гнездовых территорий желтой трясогузки (А) и лугового конька (В) на болоте модельного участка «Янискоски». 1 – лес; 2 – болото; 3 – ручей; 4 – открытый водоем.



**Рис.3.26.** Структура микростаций желтой трясогузки (А) и лугового конька (В) на сфагновом бугристом болоте.



**Рис.3.27.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых желтой трясогузкой (А) и луговым коньком (В): W – передвижение по земле шагами; R – пробежка; S – осматривание; P – клевок; F – полет; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих.

Анализ пространственного распределения желтой трясогузки показывает, что птицы во время кормежки придерживаются сравнительно ровных (степень неровности поверхности моховой дернины составляет в среднем около 4 см), лишенных кочек участков, покрытых осокой высотой в среднем около 4 см и густотой 18% (рис. 3.26).

Кормовое поведение желтой трясогузки довольно простое. Обычно птица передвигается не торопясь по моховой дернине и собирает разнообразных насекомых, иногда она совершает короткие пробежки по земле или броски в воздух и ловит подвижную добычу (рис. 3.27).

**Луговой конек** обитает там же, где и желтая трясогузка. В наиболее оптимальных местах плотность гнездования лугового конька достигает 15 пар/км<sup>2</sup>. Размер его гнездовых территорий составляет около 5 га (рис. 3.25).

Пространственное распределение лугового конька несколько иное, чем у желтой трясогузки. Он предпочитает кормиться на участках болот, покрытых кочками высотой около 9 см. Пространство между кочками занято водой, илом или сырой моховой дерниной (рис. 3.26).

Кормовое поведение лугового конька также отличается от поведения трясогузки. Птица во время кормежки, не торопясь, передвигается между кочками и отыскивает малоподвижных беспозвоночных, склевывая их с поверхно-



*В.В. Тяхт*

Луговой конек – типичный обитатель болотных экосистем Пасвика.

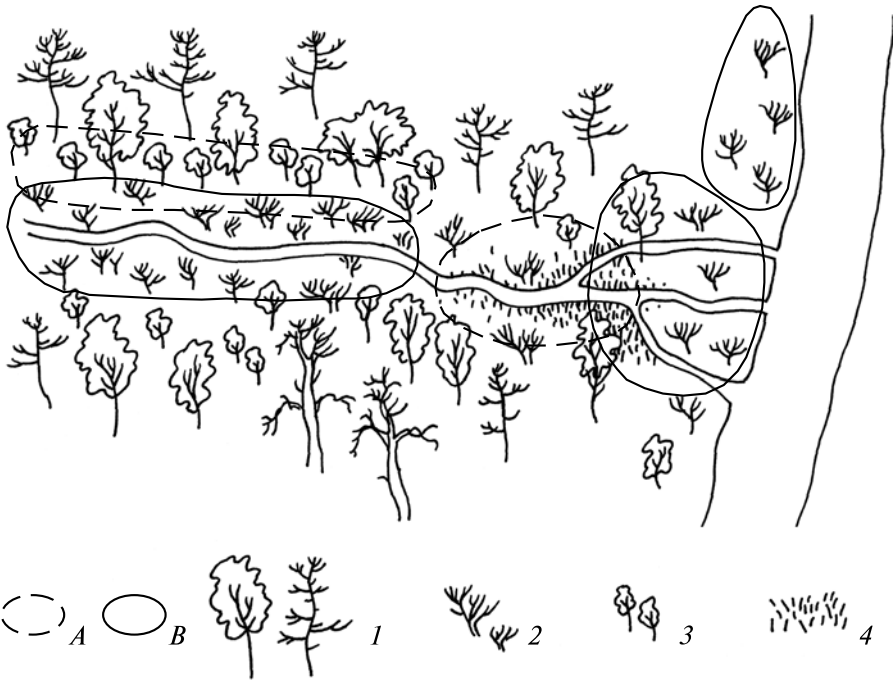
сти или извлекая из ила в основании кочек. Иногда она поднимается на кочку и высматривает пищу или места ее возможного нахождения. В некоторых случаях конек совершает короткие пробежки за подвижной добычей (рис. 3.27) (Зацаринный, Елизарова, 2004).

Сравнительный анализ поведения и экологии желтой трясогузки и лугового конька позволяет выявить отличия в структуре их экологической ниши и понять механизмы их совместного обитания. Трясогузка предпочитает более ровные, открытые участки болот и добывает пищу, расположенную на поверхности земли. При этом птица часто ловит подвижных и хорошо летающих насекомых, вспугивая и догоняя их в воздухе. Конек, наоборот, кормится в бо-



*Е.И. Хлебосолов*

Наличие небольших кочек на болотах служит необходимым условием обитания лугового конька.



**Рис.3.28.** Характер распределения гнездовых территорий варакушки (А), камышовой овсянки и камышевки-барсучка (В) в долине ручья и реки. 1 – лес; 2 – кустарники; 3 – молодые деревья, произрастающие на границе леса вдоль ручья; 4 – заболоченные участки.

лее закрытых, кочковатых местах. Здесь обзор ограничен, и птица отыскивает малоподвижных беспозвоночных в основании кочек, медленно передвигаясь по земле. Лишь изредка конек совершает короткие пробежки и ловит подвижных насекомых. Разницу в численности двух видов птиц можно объяснить тем, что площадь кочковатых микростадий в районе исследований значительно меньше, чем ровных участков. Поэтому луговой конек вынужден занимать и охранять крупные гнездовые территории, на которых содержится достаточное количество подходящих для него микростадий.

### 3.2.2. Птицы прибрежных кустарников

К экологической группе птиц прибрежных кустарников относятся камышовая овсянка, камышевка-барсучок и варакушка. В последние годы в Пасвике становится обычной овсянка-крошка. Как правило, эти виды встречаются совместно в долинах заболоченных ручьев, по берегам которых растут кусты ивы, а также по поросшим кустарниками берегам реки Паз. В наиболее типичных местообитаниях гнездовые участки этих видов широко перекрываются. Территории камышовой овсянки и барсучка включают в себя заросли ивовых кустарников по берегам рек и ручьев. Местообитания варакушки расположены обычно узкой полосой на границе прибрежных кустарников и леса (рис. 3.28).

**Камышовая овсянка.** Плотность гнездования камышовой овсянки зависит от характера расположения кустарниковых зарослей. Размер гнездовых территорий птиц в сплошных зарослях составляет 0,5–0,8 га. В тех местах, где кустарники располагаются узкой полосой вдоль ручья, форма территории вытянутая и достигает 300–400 м при ширине 15–20 м. При этом общая площадь гнездовой территории остается примерно такой же, как и в сплошных кустарниковых зарослях (рис. 3.29).

Наблюдения показывают, что птица во время кормежки держится в нижней части кустарников в пространстве между землей и кроной (рис. 3.30). Иногда она быстро поднимается на вершину куста, осматривается или поет.

Кормовое поведение камышовой овсянки состоит из прыжков и перепархиваний внутри кустарников. При этом птица передвигается по нижним веткам в подкroновом пространстве,



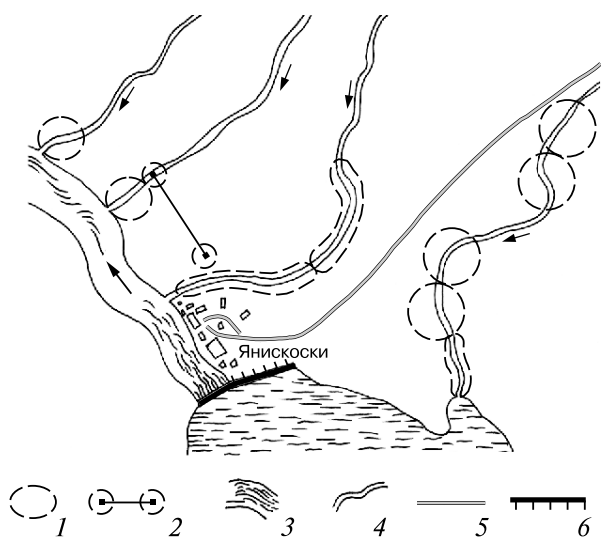
*С.Л. Елисеев*

Камышовая овсянка является типичным обитателем прибрежных кустарниковых зарослей.



*К.Д. Коновалов*

Местообитания камышовой овсянки включают в себя заросли ивовых кустарников по берегам рек и ручьев.



**Рис.3.29.** Схема расположения гнездовых территорий камышовой овсянки вдоль ручьев, впадающих в реку Паз. 1 – границы гнездовой территории; 2 – гнездовая территория пары, расположенная в двух разных местах; 3 – река; 4 – ручей; 5 – грунтовая дорога; 6 – плотина ГЭС.



**Рис.3.30.** Структура микростаций камышевки-барсучка и камышовой овсянки. Пунктирной линией показана зона кормежки камышевки-барсучка (А) и камышовой овсянки (В) в кроне кустарника.

внимательно осматривая поверхность земли, боковых веток и нижнюю часть кроны. Иногда она спускается на землю и собирает корм у основания стволов. В некоторых случаях овсянка быстро поднимается по вертикальным веткам в среднюю или верхнюю часть кроны куста.

**Овсянка-крошка.** В долине реки Паз овсянка-крошка населяет заболоченные речные террасы, на которых произрастает карликовая березка высотой 0,3–0,5 м. Овсянка кормится под пологом невысоких кустарников, неторопливо передвигаясь по земле, внимательно высматривая и склевывая добычу с поверхности земли, стволов, веток и листьев, расположенных сбоку и сверху от себя.

**Камышевка-барсучок.** Плотность гнездования барсучка в оптимальных биотопах достигает 260 пар/км<sup>2</sup>. Форма и размер территории этих птиц, так же как и у камышовой овсянки, зависит от характера распределения кустарниковых зарослей и составляет около 0,3 га.



*Н.В. Поликарпова*

Предпочитаемыми местообитаниями овсянки-крошки служат невысокие кустарники ивы и карликовой березки на сырых участках речных террас.



*С.Л. Елисеев*

Камышевка-барсучок — обычный, но нерегулярно гнездящийся вид в Пасвике.

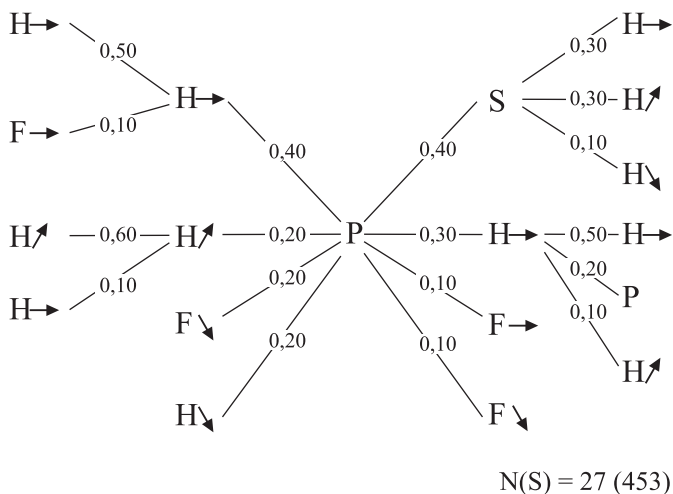


*Е.И. Хлебосолов*

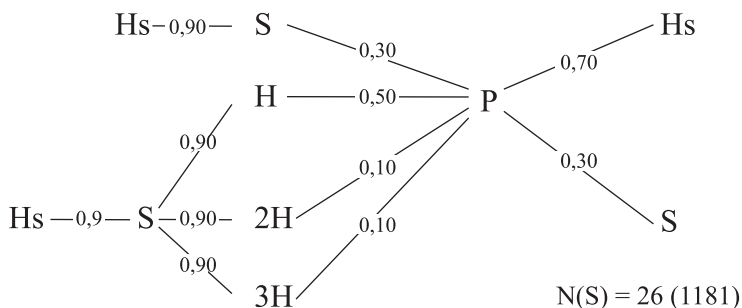
Кустарники, произрастающие на сырых участках болот, по берегам рек и ручьев, служат характерным местообитанием камышевки-барсучка.



A



B



**Рис.3.31.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых камышевой-барсучком (А) и варакушкой (В): F – полет; H – прыжок; Hs – серия прыжков; S – осматривание; P – клевок; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами на схеме обозначена частота следования кормовых маневров после предыдущих, стрелками – направление прыжков и полетов.

Барсучок кормится в зарослях кустарников вместе с овсянкой. Однако микростациональное распределение этих видов несколько отличается. Барсучок придерживается верхних, средних и нижних частей кроны, иногда он спускается в основание кустарника (рис. 3.30).

Кормовое поведение барсучка существенно отличается от кормового поведения овсянки. Эта птица во время поиска и добывания пищи быстро передвигается внутри кроны кустов, совершая прыжки и полеты в разных направ-

лениях. После клевка барсучок, как правило, осматривается и выбирает направление дальнейшего движения (рис. 3.31).

**Варакушка.** Плотность гнездования варакушки в оптимальных местообитаниях достигает 20 пар/км<sup>2</sup>. Размер ее территории составляет примерно 3–4 га. Гнездовые территории обычно имеют вытянутую и неправильную форму.

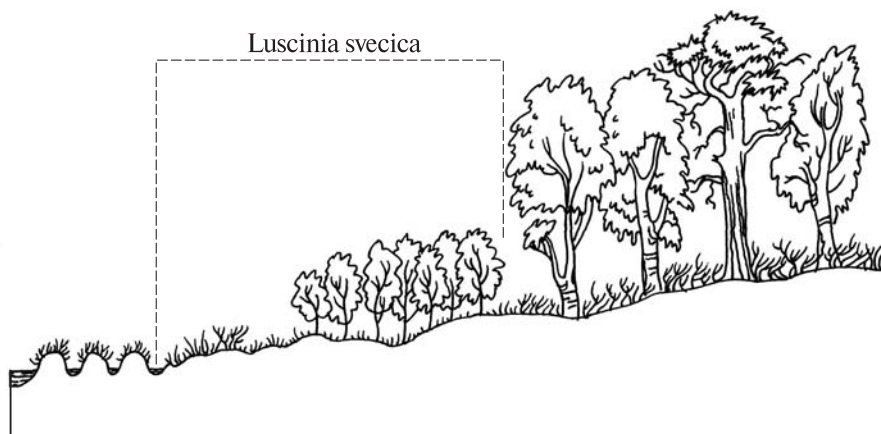
Варакушка не может кормиться в типичных лесных местообитаниях, так как напочвенный покров здесь образован высокими и густыми кустарничками брусники, черники, голубики, багульника, вороники. Заболоченные травянистые или кустарниковые местообитания также сильно ограничивают обзор и непригодны для варакушки. Микростации, подходящие для кормежки этой птицы, формируются под кронами кустарников или молодых деревьев, растущих на границе леса и болота, а также в прибрежных кустарниковых зарослях (рис. 3.32). В таких местах высокая степень затененности препятствует росту травянистой растительности и способствует появлению открытых участков земли, хотя стволы кустарников и деревьев несколько ограничивают обзор и уменьшают дальность обнаружения добычи.

Варакушка — наземнокормящаяся птица. Она имеет сравнительно простое кормовое поведение (рис. 3.31). После серии быстрых прыжков следует осматривание. В том случае, если жертва обнаружена, птица склевывает ее сразу после осматривания или после одного-двух-трех дополнительных прыжков. Затем следует очередная серия прыжков и осматривание.



*В.Н. Савин*

Варакушка — наземно кормящаяся птица, обитающая под кронами кустарников и на окраинах болот.



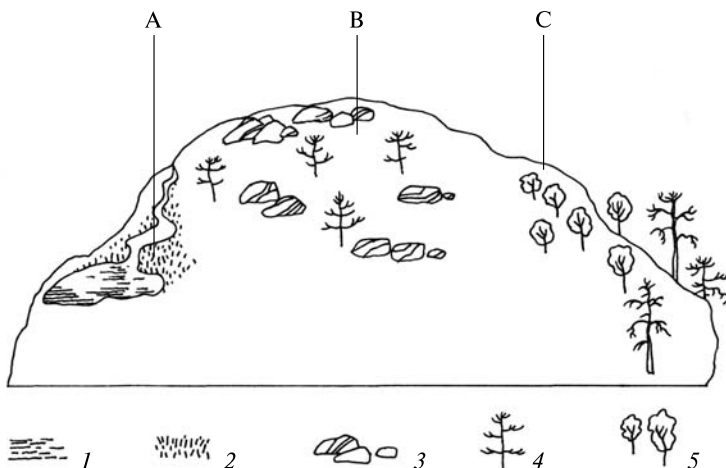
**Рис.3.32.** Структура микростаций варакушки в переходной зоне на границе болота и леса.

Анализ поведения и экологии птиц, обитающих в прибрежных кустарниках, свидетельствует о наличии четких отличий, позволяющих этим видам сосуществовать в сходных местообитаниях. Все четыре вида птиц обладают разным кормовым поведением и придерживаются характерных микростадий. Камышовая овсянка кормится, осматривая нижнюю часть кроны, стволы и землю в основании куста. Как правило, она передвигается параллельно земле, внимательно высматривая добычу, иногда спускается на землю или поднимается в крону куста. Овсянка-крошка, как и камышовая овсянка, кормится в пространстве между землей и кронами кустарников. Однако она обитает среди невысоких кустарников и склевывает пищу с поверхности земли, стволов, веток и листьев, расположенных в нижней части кроны. Камышевка-барсучок кормится внутри кроны высоких кустарников, передвигаясь в разных направлениях и собирая пищу с веток и листьев. В нижней части кроны микростанции барсучка и камышовой овсянки частично перекрываются. Варакушка кормится преимущественно на земле под пологом кустарников или молодых деревьев. Таким образом, у этих птиц имеются существенные отличия в кормовом поведении и четкая пространственная дифференциация на уровне микростадий. Для камышовой овсянки и камышевки-барсучка она касается в основном вертикального распределения птиц в кустарнике. Предпочитаемые микростанции варакушки и овсянки-крошки располагаются в несколько иных местообитаниях. Варакушка держится под пологом прибрежных кустарников и деревьев, расположенных на границе леса и открытых заболоченных пространств. Овсянка-крошка обитает в невысоких кустарниках, позволяющих ей кормиться в подкроновом пространстве характерным способом.

### 3.3. Сообщества птиц горной тундры

Наиболее типичными обитателями горной тундры являются обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), луговой конек, варакушка (рис. 3.33). Здесь также встречаются краснозобый конек (*Anthus cervinus*), лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*), пуночка (*Plectrophenax nivalis*), белая трясогузка (*Motacilla alba*) и желтая трясогузка. Последние виды более обычны в равнинных зональных тундрах, однако они населяют и отдельные участки горной тундры. На морском побережье обитает горный конек (*Anthus spinoletta*). В некоторых районах, например, на Айновых островах луговой, краснозобый и горный коньки обитают совместно. Все эти птицы занимают характерные экологические ниши и образуют своеобразные сообщества птиц горной тундры, состоящие как из типично северных, так и южных видов, проникающих в горные тундры по интразональным местообитаниям.

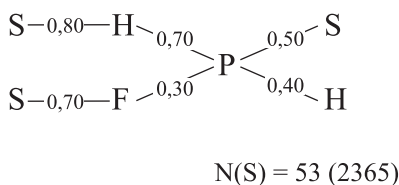
**Обыкновенная каменка.** Для обыкновенной каменки горная тундра служит одним из наиболее типичных местообитаний. Эта птица встречается и в лесных стациях, в разреженных лишайниковых сосняках с выходами каменей, на сухих каменистых редицах, гарях, вырубках. Однако в горных тундрах она является фоновым видом. Плотность гнездования птиц в характерных местообитаниях достигает 25 пар/км<sup>2</sup>. Размер гнездовой территории составляет примерно 3–4 га.



**Рис.3.33.** Местообитания лугового конька (А), обыкновенной каменки (В), варакушки (С) в горной тундре.

Каменка населяет открытые участки местности, лишенные высокой и густой травянистой растительности. Ее оптимальными местообитаниями служат сухие каменистые и задернованные участки тундры, расположенные на склонах или у основания гор. Она гнездится также по обрывистым берегам рек, ручьев, моря. В местообитаниях каменки поверхность земли имеет неровности микрорельефа высотой 3–10 см. Они могут быть образованы травяными и земляными кочками, куртинами невысокой травы, мелкой щебенкой или галькой (Хлебосолов, 1994, Хлебосолов и др., 2001) .

Обыкновенная каменка кормится на земле. Ее кормовое поведение включает в себя короткие пробежки и в перерывах между ними высматривание добычи. Иногда птица высматривает добычу с какого-либо возвышения, затем совершает короткий полет и склевывает ее на земле (рис. 3.34).



**Рис.3.34.** Последовательность и частота кормовых маневров, используемых обыкновенной каменкой: F – полет; H – прыжок; S – высматривание добычи; P – клевок; N(S) – число последовательностей кормовых маневров, в скобках дано общее время наблюдений (с). Цифрами обозначена частота следования кормовых движений после предыдущих.



*П.К. Блашкин*

Обыкновенная каменка – характерный обитатель горной тундры.



С.Ю. Муллари

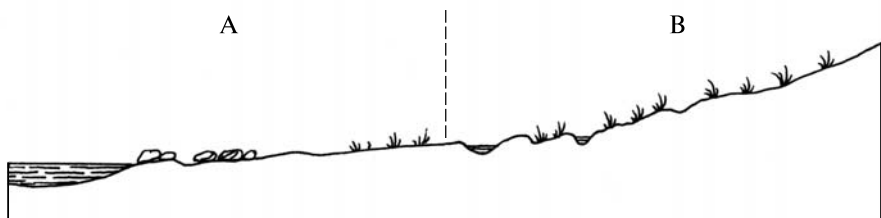
Обыкновенная каменка предпочитает держаться на открытых сухих мохово-лишайниково-кустарничковых и каменистых участках горной тундры.

**Варакушка.** Варакушка обитает под пологом кустарников в березовом криволесье. В таких местах высокий и густой мохово-кустарничковый напочвенный покров разрежен, и здесь образуются пригодные для кормежки этой птицы открытые участки земли.

**Белая и желтая трясогузки.** Трясогузки населяют сравнительно открытые местообитания на ровных участках местности без ярко выраженных форм микро рельефа. Белая трясогузка не относится к собственно тундровым видам птиц. Она предпочитает держаться по берегам лагун, у ручьев, стекающих с гор, на песчаных, галечных и щебнистых берегах тундровых озер, в местах скопления плавника, а также на дорогах и возле жилья человека. Чаще всего эта птица встречается на открытых берегах водоемов в непосредственной близости от воды (рис. 3.35). Белую трясогузку можно отнести в разряд особой экологической группы птиц обитателей прибрежных открытых биотопов.

Желтая трясогузка, в отличие от белой трясогузки, обитает в травянистой тундре, с кустарником или без него, как в горах, так и на равнине, чаще всего во влажных местах по соседству с водоемами. Она избегает участков, поросших слишком высокой или густой травой, и предпочитает невысокий, разреженный и равномерно распределенный травяной покров (рис. 3.35).

Белая и желтая трясогузки в целом кормятся сходным образом. Птицы во время кормежки, не торопясь, передвигаются по земле, высматривая недалеко от себя различных беспозвоночных. Иногда они совершают короткие про-



**Рис.3.35.** Структура микростаций белой (А) и желтой (В) трясогузок.

бежки за подвижными насекомыми или взлетают и ловят их в воздухе (Хлебосолов, 1993; Резанов, 2000, 2003). Кормовое поведение двух видов трясогузок несколько отличается друг от друга, поскольку первая обитает в более открытых стациях и может обнаруживать добычу на большем расстоянии от себя.

**Краснозобый, луговой и горный коньки.** Коньки обитают в сравнительно закрытых стациях. В отличие от трясогузок, они населяют участки с хорошо выраженным микрорельефом, образованным травянистыми или земляными кочками, куртинами трав, кустарников или каменистых россыпей. В отношении предпочитаемых местообитаний все три вида коньков отчетливо различаются между собой по степени неровности поверхности земли.

Краснозобый конек обитает в наиболее закрытых стациях, образованных крупными кочками. Поэтому его типичными местообитаниями служат влажные кочкарные тундры. Эта птица обитает также среди высокой и густой травянистой растительности, образующей отдельные куртины по сырым берегам ручьев и озер. Высота кочек и других неровностей рельефа в местообитаниях краснозобого конька составляет 15–40 см (рис. 3.36) (Хлебосолов, 1993).



*Е.И. Хлебосолов*

Влажные высокие кочкарники служат характерным местообитанием краснозобого конька.



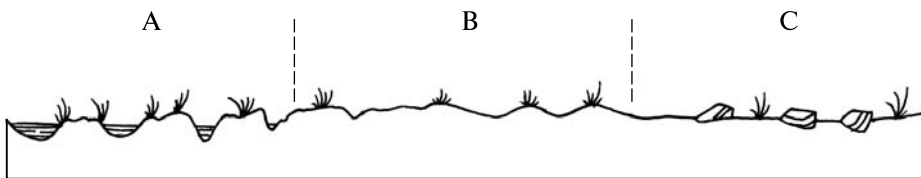
*Е.И. Хлебосолов*

Горный конек обитает на побережье моря и предпочитает держаться на плоских каменистых участках, покрытых невысокой разреженной растительностью.

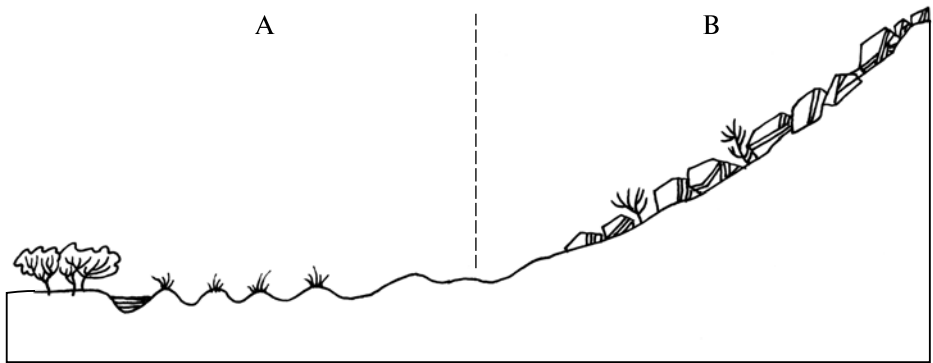
Луговой конек проникает в горную тундру по заболоченным ручьям и приозерным понижениям. В таких местах имеются характерные для него увлажненные кочковатые микростации. Важным условием для обитания лугового конька служит наличие невысоких травяных или земляных кочек, а также куртин травы или кустарничков, высотой не более 10–15 см, чередующихся с открытыми участками местности (рис. 3.36).

Горный конек населяет наиболее открытые станции, в основном на морском побережье. Местообитания этого вида представляют собой плоские каменистые участки, покрытые разреженными кустиками вороники, арктоуса, дриады, мелкой ивы и другой растительности высотой 1–3 см (рис. 3.36).

Местообитания горного конька существенно отличаются от местообитаний двух других коньков, поэтому эти виды разделены пространственно. Предпочитаемые станции краснозобого и лугового конька, напротив, часто соседствуют друг с другом или широко перекрываются. Луговой конек прилетает раньше краснозобого и первым занимает гнездовые участки, которые частично включают в себя станции краснозобого конька. Прилетевший краснозоб-



**Рис.3.36.** Структура микростаций краснозобого (А), лугового (В) и горного (С) коньков.



**Рис.3.37.** Структура микростаций лапландского подорожника (А) и пуночки (В).

бый конек вначале ведет себя агрессивно по отношению к луговому коньку и вытесняет его из своих местообитаний. Затем оба вида обитают рядом без заметного антагонизма.

Характер пространственного распределения коньков обусловлен особенностями их кормового поведения. Коньки, как и трясогузки, во время кормежки обычно медленно передвигаются по земле, отыскивая малоподвижных беспозвоночных. Но эти птицы существенно отличаются от трясогузок тем, что очень редко совершают длительные пробежки или полеты за подвижными насекомыми. Коньки обитают среди кочек или других неровностей рельефа. Они могут обнаруживать пищу только в непосредственной близости от себя и поэтому добывают преимущественно крайне малоподвижных беспозвоночных (Хлебосолов, 1993). Разные виды коньков несколько отличаются своим кормовым поведением. Краснозобый конек, который обитает среди густых и высоких травы или куртин травы, кормится медленно, тщательно высматривая пищу в основаниях кочек. Луговой конек кормится активнее и иногда совершает короткие пробежки за насекомыми, которых ему удается обнаружить на более значительном расстоянии от себя среди невысоких и часто разреженных кочек. Горный конек кормится наиболее интенсивно. Низкая и разреженная растительность не мешает ему отыскивать подходящие для кормежки участки. Поэтому горные коньки быстро передвигаются от одной куртины растений к другой и затем разыскивают и добывают здесь свою пищу.

**Лапландский подорожник.** Лапландский подорожник является типичным обитателем зональной равнинной и горной тундры. Однако не все участки тундры подходят для обитания этого вида. Подорожник избегает очень сырых и однообразных пространств. Он предпочитает влажные и хорошо дренированные места, где разнообразие растительности обеспечивает птицам достаточное количество семян, побегов и другой растительной пищи. Подорожник селится обычно по соседству с речками, озерами, протоками, болотцами, лужами, торфяными буграми, зарослями ивняка, карликовой березки, пушицы, осоки, злаков (рис. 3.37). Он обитает также в сухой лишайниково-вороничной тундре с дриадой, березкой, разнотравьем. Подорожник встреча-



ется и на каменистых россыпях по соседству с участками травянистой тундры (Кишинский, 1960; Портенко, 1973).

Подорожник во время кормежки короткими прыжками неторопливо передвигается по тундре и часто склевывает семена и другую пищу с земли или травянистых растений. Иногда он движется довольно быстро в поисках мест с высокой концентрацией пищи. Найдя такой кормный участок, птица долгое время остается на нем, тщательно высматривает и склевывает пищу в непосредственной близости от себя.

**Пуночка.** Пуночка предпочитает расчлененный рельеф. Она селится среди обломков скал, в крупных россыпях и придерживается соседства горных ручейков и ключей, вдоль которых имеется травянистая растительность. Птица избегает мест, полностью лишенных растительного покрова, и, как правило, встречается лишь там, где между каменистыми россыпями имеются хотя бы небольшие участки травы (рис. 3.37). Пуночка гнездится также на каменистых и земляных береговых обрывах у моря и рек. Обычным местом обитания этой птицы служат также завалы плавника на косах. Вне гор и берегов пуночка гнездится в поселениях человека. Она отсутствует в ровной и холмистой водораздельной тундре (Портенко, 1973).

В целом кормовое поведение пуночки близко напоминает поведение лапландского подорожника. Эта птица, не торопясь, передвигается по земле и часто склевывает семена и другую пищу. Однако пуночка обитает не на ровной местности, а среди камней и поэтому имеет специфические адаптации к обитанию в этих условиях. Во время кормежки она быстро взбирается или взлетает на камень, высматривает пищу, спускается вниз, кормится и затем вновь забирается на следующий камень. Для обитания пуночки важны не столько сами камни, сколько пересеченный микрорельеф. Сходные по структуре местообитания образуются как среди обломков скал, так и среди завалов плавника, на земляных обрывах, возле жилища человека.

Горную тундру населяют птицы, которые кормятся в основном на земле. Их видовое богатство обусловлено многообразием форм рельефа, растительности, разной степенью увлажнения территории. Можно выделить несколько типов местообитаний, которые существенно отличаются между собой по этим показателям: (1) сухая мохово-лишайниковая тундра, (2) заболоченная тундра, (3) травянистая тундра, (4) каменистая тундра. Для каждого из этих местообитаний характерны те или иные виды птиц.

Сухая мохово-лишайниковая тундра служит местообитанием обыкновенной каменки и варакушки. Каменка придерживается наиболее открытых участков, лишенных высокой травянистой, кустарничковой и кустарниковой растительности. Варакушка, наоборот, чаще встречается под пологом кустарников или в других стациях с ограниченным обзором.

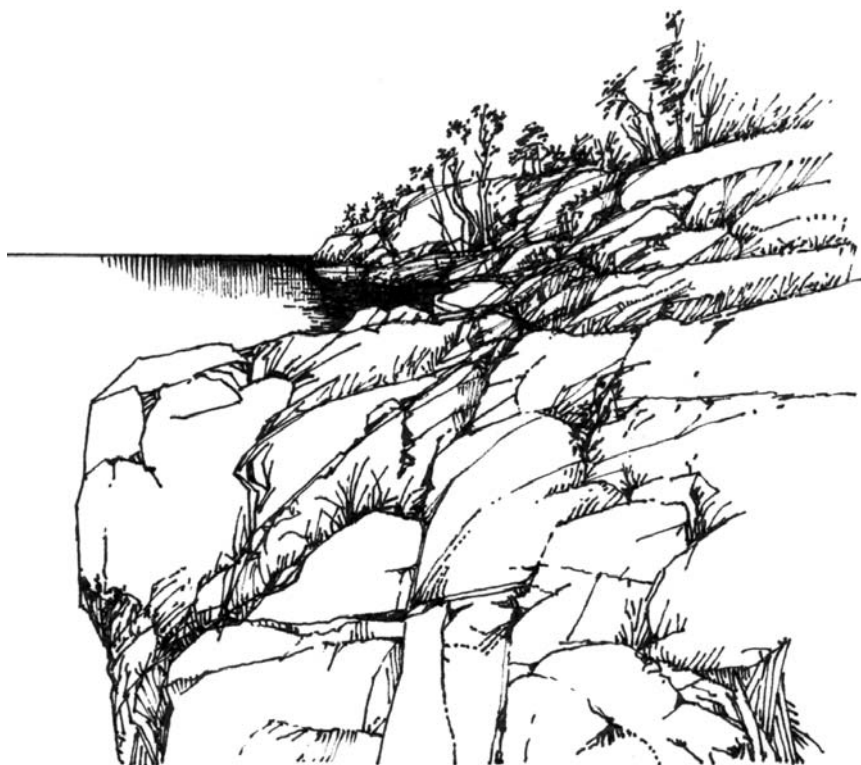
Сырые, заболоченные участки тундры населяют трясогузки и коньки. Предпочтение тех или иных стадий у этих птиц зависит от степени выраженности микрорельефа, образованного куртинами травы или кочками. Белая трясогузка держится в наиболее открытых прибрежных стациях. Желтая трясогузка предпочитает сравнительно ровные, лишенные кочек участки, покрытые невысокой осокой или другими травянистыми растениями. Коньки обитают в более закрытых стациях с хорошо выраженным микрорельефом, обра-

зованным куртинами травы, травяными или земляными кочками. Местообитания всех трех видов коньков отчетливо различаются степенью неровности поверхности земли в кормовых стациях. Краснозобый конек держится в сырых местах среди густых и высоких куртин травы или кочек. Луговой конек предпочитает местообитания, в которых невысокие травяные или земляные кочки чередуются с открытыми участками местности. Горный конек обитает на относительно сухих каменистых участках морского побережья с низкой и разреженной растительностью.

Влажные и хорошо дренированные участки травянистой тундры с разнообразной растительностью служат местообитаниями лапландского подорожника. Такие места характерны в основном для равнинной зональной тундры, однако они встречаются и на отдельных участках горной тундры.

Каменистая тундра хорошо подходит для обитания пуночки, которая кормится на небольших участках травянистой растительности, расположенных между каменистыми россыпями.

Помимо наземнокормящихся птиц, в горной тундре обитают виды, добывающие корм в кронах кустарников, — пеночка-весника, таловка, чечетка и некоторые другие. Эти птицы наиболее характерны для лесных местообитаний, но вслед за кустарниковой растительностью они проникают и в горную тундру.



### **3.4. Механизмы формирования и функционирования сообществ воробьиных птиц**

Согласно современным представлениям, разделение ресурсов и расхождение птиц по экологическим нишам происходит за счет отличий в способах использования ресурсов. Кормовое поведение рассматривается в качестве интегрального признака, характеризующего нишу вида как функциональное целое. Особенности кормового поведения птиц зависят от типа пищи и структуры местообитаний. У представителей разных отрядов обычно существуют принципиальные отличия в кормовом рационе, а птицы одного отряда питаются в целом сходной пищей. Кормовыми объектами большинства воробьиных птиц служат мелкие беспозвоночные животные и семена растений, расположенные в кронах деревьев, кустарников, на траве и на земле. Поэтому экологическая сегрегация этих птиц обусловлена не самой пищей, а особенностями кормового поведения и пространственного распределения (Хлебосолов, 1999, 2004; Хлебосолов и др., 2006б).

Мы выделили три экологические группы воробьиных птиц, которые населяют принципиально разные типы ландшафтов Пасвика, — лес, болота и кустарниковые заросли, горную тундру. Структура местообитаний этих ландшафтов существенно различается, и поэтому их населяют птицы, которые кормятся принципиально разными способами. В лесных сообществах обитают птицы, добывающие пищу преимущественно в кронах деревьев и кустарников. Болота и кустарниковые заросли служат местообитанием птиц, охотящихся на земле, среди травы, в кронах или под кронами кустарников. В тундре обитают птицы, предпочитающие открытые биотопы. Поскольку сходные по структуре микростации имеются в разных ландшафтах, некоторые виды птиц являются общими для всех трех типов местообитаний. Например, варакушка, которая кормится на земле, встречается в лесу, на болоте и в тундре. Чететка, добывающая пищу в кронах деревьев и кустарников, обитает во всех стациях, где имеются хотя бы невысокие кусты ивы и других растений.

Птицы, относящиеся к одной экологической группе, могут быть разделены пространственно или обитать совместно в зависимости от тактики и стратегии кормового поведения. Экологически и таксономически близкие виды различаются между собой тактикой кормового поведения. Отличия в кормовом поведении этих птиц обусловлены использованием разных по структуре кормовых субстратов, или микростаций, поэтому они обычно бывают разделены пространственно. Степень пространственной изоляции птиц зависит от того, где и как располагаются их предпочитаемые микростации. В лесных местообитаниях птицы в некоторых случаях кормятся в разных участках крон деревьев и кустарников, иногда на разных видах деревьев, а нередко и в разных биотопах. Например, пеночка-весничка и чететка часто встречаются вместе в кронах одних и тех же деревьев, но используют разные участки крон. Весничка кормится во внутренней, а чететка в наружной части кроны. Пеночка-весничка и юрок предпочитают кормиться на разных деревьях. Пеночка обитает преимущественно в березовых, а юрок — в сосновых или смешанных

насаждениях. Различные виды пеночек предпочитают держаться и кормиться в разных биотопах. То же самое характерно и для дроздов. В болотных и тундровых местообитаниях птицы более отчетливо разделены пространственно, так как характерные для тех или иных видов микростанции, как правило, располагаются в разных местах.

Птицы, относящиеся к разным семействам, обычно используют разные стратегии поиска и добывания пищи. Это позволяет им избегать конкуренции и сосуществовать в общих биотопах, в одном ярусе леса, на одной высоте и даже в одних и тех же участках кроны деревьев и кустарников. Поэтому у птиц, использующих разные стратегии кормового поведения, отличия в пространственном распределении, как правило, слабо выражены. Так, в кроне одного дерева могут одновременно кормиться пеночки, мухоловки, синицы. Находясь рядом, эти птицы не мешают друг другу добывать корм. Пеночки собирают пищевые объекты с поверхности ветвей и листьев, мухоловки подкарауливают подвижную добычу и схватывают ее в воздухе или с поверхности растений, синицы извлекают беспозвоночных из щелей коры, скрученных листьев, соцветий и других укрытий (Марочкина, Чельцов, 2005; Хлебосолов и др., 2006б).

Таким образом, сообщества воробьиных птиц формируются из видов, которые находят в экосистемах Пасвика подходящие по структуре микростанции, отвечающие специфическим особенностям их кормового поведения. В зависимости от стратегии и тактики кормового поведения, а также от того, где и как располагаются предпочитаемые микростанции, птицы могут обитать совместно или раздельно в разных участках крон деревьев и кустарников, на разных видах растений, в разных биотопах или типах ландшафта.







## Литература

Авилова К.В. О строении щипательного и осязательного аппаратов клюва гусеобразных (Anseriformes) // Зоологический журнал. 1978. Т. 57. № 8. С. 1210-1217.

Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Высшая школа, 1969. 104 с.

Андреев А.В. Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука, 1980. 176 с.

Андреев А.В. Материалы по биологии тетеревиных птиц Северо-Восточной Сибири в зимний период // Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: Наука, 1979. С. 26-27.

Ануфриев Д.А. Записки очевидца Д.А. Ануфриева о возобновлении Трифоно-Печенгского монастыря за время с 1890 по 1916 год. Архангельск, 1916. 139 с.

Апухтин Н.И. Геоморфология // Геология СССР. Т. XXVII. Ч.1. Мурманская обл. М.: Госгеолтехиздат, 1958. С. 632-652.

Апухтин Н.И., Экман И.М. Стратиграфия. Мурманская область, Карелия, запад Архангельской, северо-запад Вологодской и север Ленинградской областей // Геология четвертичных отложений северо-запада европейской части СССР. Л.: Недра, 1967. С. 48-110.

Атлас Мурманской области. М.: ГУГК, 1971. 33 с.

Баккал С.Н. Новые сведения о малой чайке *Larus minutus* в Мурманской области // Русский орнитологический журнал. 1996. Экспресс-выпуск 2. С. 8-10.

Барановский А.В., Хлебосолов Е.И., Ананьева С.И., Лобов И.В., Чельцов Н.В., Марочкина Е.А., Хлебсолова О.А., Бабкина Н.Г. Механизмы экологической сегрегации четырех совместно обитающих видов дроздов – рябинника (*Turdus pilaris*), белобровика (*T. iliacus*) певчего (*T. philomelos*) и черного (*T. merula*) // Русский орнитологический журнал, в печати.

Белов Н.П., Барановская А.В. Почвы Мурманской области. Л.: Наука, 1969. 148 с.

Березовиков Н.Н. Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* в местах осенней концентрации водоплавающих птиц на озёрах Северного Казахстана // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-выпуск 335. С. 1028-1030.

Бианки В.В. Кольский полуостров // Птицы СССР: История изучения. Гагары, Поганки, Трубноносые. М.: Наука, 1982. С.20-25.

Бианки В.В. К экологии утиных птиц Anatidae реки Паз (Северная Фенноскандия) // Русский орнитологический журнал. 1999. Экспресс-выпуск 65. С. 3-20.

Бианки В.В. Жизнь и увлечения Германа Гебеля // Русский орнитологический журнал. 2000. Экспресс-выпуск 103. С. 3-28.

Бианки В.В., Бойко Н.С., Хайтов В.М. Питание гоголей *Vucephala clangula* в Кандалакшском заливе // Русский орнитологический журнал. 2003. Т. 12, Экспресс-выпуск 225. С. 615-629.

Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В. Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русский орнитологический журнал. 1993. 2(4). С. 491-586.

Бианки В.В., Кошкина Т.В. О питании ястребиной совы // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 3. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1960. С. 113-117.

Бианки В.В., Макарова О.А. Фьярванн (полигон Сконнинга) // Водно-болотные угодья России. Т. 3. М.: Wetland International Global Series. № 3, 2000. С. 29-32.

Бианки В.В., Флеров А.И. Список птиц Кандалакшского залива и его побережий // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 2. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1960. С. 105-112.

Бойко Н.С., Коханов В.Д., Шкляревич Ф.Н. Морфо-физиологическое сравнение обыкновенных гаг из различных районов Белого моря и Мурманска с другими водоплавающими птицами // Экология и морфология птиц на крайнем северо-западе СССР. М.: Издательство ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1982. С. 45-55.

Бухаров Д.Н. Поездка по Лапландии летом 1883 года // Записки Императорского Русского географического общества. 1885. Т. XVI. №1. СПб. 345 с.

Гебель Г.Ф. Материалы по орнитологии Лапландии и Соловецких островов. // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Отделение зоологии и физиологии. 1902. Т. XXXIII. Вып. 2. С. 87-137.

Горчаков Г.А. К биологии болотной совы *Asio flammeus* на юге Приморского края // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13. Экспресс-выпуск 252. С. 111-117.

Государственный водный кадастр. 1. Поверхностные воды. Сер.2. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1987. Часть 1. Реки и каналы. Часть 2. Озера и водохранилища. 1. РСФСР. Вып. 6. Бассейны рек Кольского полуострова. – Мурманск: Мурманское территориальное управление по гидрометеорологии, 1989. 138 с.

Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.

Дергачев Н. Русская Лапландия: статистический, географический и этнографический очерки. Архангельск, 1877. 131 с.

Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. Математическая модель описания кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 97-105.

Заколдаева А.А. Видовой состав, численность и пространственное распределение водоплавающих и околоводных птиц заповедника «Пасвик» // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2005. С. 22-30.

Зацаринный И.В. Структура экологической ниши пухляка (*Parus montanus*) // Сборник тезисов 8-й международной Пушкинской школы-конференции молодых ученых. Пушино, 2004. С. 200-201.

Зацаринный И.В., Елизарова Г.В. Пространственные отношения и кормовое поведение лугового конька (*Anthus pratensis*, Motacillidae, Passeriformes) на северо-западе Кольского полуострова // Экология и эволюция животных. Рязань, 2004. С. 26-35.

Зимин В.Д., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Издательство КНЦ РАН, 1993. 220 с.

Зубакин В.А. Малая чайка *Hydrocoloeus minutus* (Pallas, 1776) // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука, 1988. С. 233-243.

Иваненко Н.Ю. О встрече выводков пеганки *Tadorna tadorna* в Кольском заливе // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-выпуск 335. С.1034.

Ивантер Э.В. Материалы по экологии большого и длинноносого крохалей // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 9. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1975. С. 145-158.

Ивантер Э.В. К экологии чернозобой гагары *Gavia arctica* в Карелии // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-выпуск 335. С. 1026-1028.

Исаков Ю. А. Методы учёта численности водоплавающих птиц // Методы учёта численности и географии распределения наземных позвоночных. М.: Издательство АН СССР, 1952. С. 280-293.

Исаченко А.Г. Физико-географическое картирование. Ч.3. Л.: Издательство ЛГУ, 1961. 268 с.

Калякин В.Н. Хищные птицы в экосистемах Крайнего Севера // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 51-112.

Кеспайк Ю.Э., Лехт Р.А. О пищедобывательной деятельности у пустельги // Управление поведением животных. М., 1977. С. 140-142.

Кишинский А. А. К биологии кречета (*Falco gyrfalco gyrfalcon* L.) на Кольском полуострове // Ученые записки МГУ, 1958. Вып. 197. С. 61-75.

Кишинский А.А. К фауне и экологии птиц Териберского района Мурманской области // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1960. Вып. 2. С. 122-212.

Колосов А.М., Лавров Н.П., Михеев А.В. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР. М.: Высшая школа, 1975. 320 с.

Костина В.А. Флора заповедника «Пасвик» (сосудистые растения). Апатиты, 1995. 52 с.

Коханов В.Д. Обзор изменений, отмеченных в орнитофауне Мурманской области за последнее столетие // Проблемы изучения и охраны природы Прибеломорья. Мурманск: Мурманское книжное изд-во, 1987. С. 20-37.

Коханов В.Д. Гнездование малой чайки *Larus minutus* на Кольском полуострове // Русский орнитологический журнал. 1993. Т. 2. Экспресс-выпуск 2. С. 256-257.

Коханов В.Д. Материалы по распространению и биологии хрустана на Кольском полуострове // Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий. Материалы IV и V совещаний по вопросам изучения и охраны куликов / Ред. А.О. Шубин, П.С. Томкович. М.: Типография Россельхозакадемии, 2002. С. 136-137.

Коханов В.Д., Скокова Н.Н. Фауна птиц Айновых островов // Труды Кандалакшского государственного заповедника. М.: Лесная промышленность, 1967. Вып. 5. С. 185-267.

Коханов В.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г. Материалы по биологии скандинавского горного конька // Труды Кандалакшского государственного



- заповедника. Вып. 8. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1970. С. 275-291.
- Красная книга Мурманской области. Мурманск. Мурманское книжное издательство, 2003. 400 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. М: АСТ Астрель, 2001. 862 с.
- Краснов Ю.В. Гнездование большого поморника (*Stercorarius skua*) в СССР // Русский орнитологический журнал. 2003. Т. 12. Экспресс-выпуск 220. С. 465-466.
- Кузьмина Н.А. Тетеревиные и фазановые СССР. Эколого-морфологическая характеристика. Алма-Ата: Наука, 1977. 296 с.
- Кумари Э.В. Орнитофауна верховых болот западной Эстонии и возможные пути её изменения // Русский орнитологический журнал. 2002. Т. 11. Экспресс-выпуск 175. С. 108-124.
- Лаврова М.А. Четвертичная геология Кольского полуострова. М.-Л.: Издательство АН СССР, 1960. 234 с.
- Лапшин Н.В. Пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* // Орнитология. Вып. 24. М.: Издательство МГУ, 1990. С. 114-124.
- Летопись природы заповедника «Пасвик». Книга 1: 1992-1993 и 1993-1994 гг. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск: НИЦ Пазори, 1997. 108 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик». Книга 2: 1995 г. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск: НИЦ Пазори, 1998а. 124 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 3: 1996 г. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск: НИЦ Пазори, 1998б. 180 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 4: 1997 г. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск: НИЦ Пазори, 1999. 190 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 5: 1998 г. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск: НИЦ Пазори, 2000. 138 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 6: 1999 г. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск: НИЦ Пазори, 2001. 109 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 7: 2000 г. / Сост. О.А. Макарова. Рязань, 2003а. 148 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 8: 2001 г. / Сост. О.А. Макарова. Рязань, 2003б. 147 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 9: 2002 г. / Сост. О.А. Макарова. Рязань, 2005а. 149 с.
- Летопись природы заповедника «Пасвик»: Книга 10: 2003 г. / Сост. О.А. Макарова. Рязань, 2005б. 182 с.
- Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. В 2-х ч. Ч. 1. Апатиты: Издательство КНЦ РАН, 1996. 213 с.
- Макарова О., ВIKAN С. Список позвоночных животных заповедника «Пасвик». Сванхвд, 1996. 56 с.
- Макарова О.А., Бианки В.В., Хлебосолов Е.И., Катаев Г.Д., Кашулин Н.А. Кадастр позвоночных животных заповедника «Пасвик». Рязань: НП «Голос губернии», 2003. 72 с.
- Малькова Т.Н., Пешев Н.Г. Лесные ресурсы Кольского Севера: эколого-экономические аспекты лесопользования. Апатиты: Издательство КНЦ РАН, 1997. 84 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 1. Л.: Издательство ЛГУ, 1983. 480 с.

Марочкина Е.А., Барановский А.В., Чельцов Н.В., Хлебосолов Е.И., Ананьева С.И., Лобов И.В., Хлебосолова О.А., Бабкина Н.Г. Механизмы экологической сегрегации трех совместно обитающих видов мухоловок – мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, серой мухоловки *Muscicapa striata* и малой мухоловки *Muscicapa parva* // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-выпуск 323. С. 611-630.

Марочкина Е.А., Чельцов Н.В. К вопросу о механизмах пространственного распределения лесных воробьинообразных птиц Мещерской низменности в гнездовой период // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2005. С. 64-77.

Мацак В.А. Печенга – опыт краеведческой энциклопедии. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 2005. 1006 с.

Мельников Ю.И. К вопросу о взаимоотношениях хищника и жертвы: о неудачных охотах дербника *Falco columbarius* // Русский орнитологический журнал. 2002. Т. 11. Экспресс-выпуск 203. С. 1045-1047.

Мельников Ю.И. О способах охоты дневных хищных птиц // Русский орнитологический журнал. 1999. Экспресс-выпуск 63. С. 10-16.

Мензбир М.А. Птицы России. М., 1895. Т.1. 894 с.

Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР / Сост. Кузякин В.А., Челинцев Н.Г., Ломанов И.К. М., 1990. 40 с.

Методические указания по учёту водоплавающих птиц. М.: Колос, 1971. 24 с.

Методическое руководство по учету животных в охотхозяйствах ВОО. М., 1968. 17 с.

Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю. Пискулька *Anser erythropus* в тундрах европейского Северо-Востока России // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14. Экспресс-выпуск 291. С. 561-566.

Минеев Ю.Н. Распространение и биология пискульки на Европейском северо-востоке СССР // Труды Коми НЦ УрО АН СССР. Вып. 100. Сыктывкар, 1989. С. 14-20.

Морозов В.В. Современное состояние, распространение и тренд популяции пискульки (*Anser erythropus*) в России // Казарка. 1995. Вып. 1. С. 131-143.

Морозов В.В. Экологические основы и пути расселения кречета *Falco rusticolus* в тундрах европейской части России // Русский орнитологический журнал. 2000. Экспресс-выпуск 95. С. 3-11.

Осмоловская В.И. 1948. Экология хищных птиц полуострова Ямала // Труды Института географии АН СССР. Вып. 41. М., 1948. С. 5-77.

Пасхальный С.П., Сосин В.Ф., Штро В.Г., Балахонов В.С. Численность, распределение и биология сапсана *Falco peregrinus* на полуострове Ямал // Русский орнитологический журнал. 2000. Экспресс-выпуск 105. С. 3-31.

Плеске Ф.Д. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. Приложение к т. LVI. Зап. ИАН. №1. I – XIX. СПб., 1887. 536 с.

Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Т. 2. Л.: Наука, 1973, 323 с.

Потапов Р.Л. Фауна СССР. Птицы. Т. III. Вып. 1. Отряд курообразные (Galliformes). Ч. 2. Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 638 с.

Преображенская Е.С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1998. 200 с.

Приклонский С., Панченко В. Учёт водоплавающих // Охота и охотничье хозяйство, 1971. № 6. С. 6-8.

Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные / Бутьев В. Т.,

Зубков Н. И., Иванчев В. П. и др. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 487 с.

Пукинский Ю.Б. Жизнь сов. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 1. Л.: Издательство ЛГУ, 1977. 240 с.

Пукинский Ю.Б. Природа Ленинградской области: Птицы. Л., 1988. 143 с.

Пчелинцев В.Г. Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* на Северо-Западе России (Ленинградская, Новгородская, Псковская области) // Русский орнитологический журнал. 2003, Т. 12. Экспресс-выпуск 230. С. 821-824.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М., 1990. 33 с.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по маршрутному учету населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М., 1999. С. 143-155.

Раменская М.Л. Растительность Печенгских тундр // Флора и растительность Мурманской области. Л.: Наука, 1972. С. 32-53.

Резанов А.Г. Кормовое поведение птиц: Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-Школа, 2000. 223 с.

Резанов А.Г. Кормовые методы, используемые пустельгой *Falco tinnunculus* при добывании мелких воробьиных // Русский орнитологический журнал. 2002, Т. 11. Экспресс-выпуск 201. С. 968-969.

Резанов А.Г. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 (Aves, Passeriformes, Motacillidae): экологический, географический и эволюционный аспекты. М.: МГПУ, 2003. 390 с.

Резанов А.Г., Резанов А.А. Заметки по кормовому поведению большого крохала *Mergus merganser* на Белом море // Русский орнитологический журнал. 2006. Т. 15. Экспресс-выпуск 314. С. 322-323.

Сазонов С.В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: Исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М.: Наука, 2004. 391 с.

Семенов-Тянь-Шанский О.И. Экология тетеревиных птиц // Труды Лапландского государственного заповедника. Вып. 5. М., 1960. 319 с.

Семенов-Тянь-Шанский О.И., Гилязов А.С. Птицы Лапландии. М.: Наука, 1991. 288 с.

Спангенберг Е.П. Состав авифауны острова Харлова и прилегающего побережья в гнездовой период 1932 г. // Труды государственного заповедника «Семь Островов». Вып. 1. М., 1941. С. 74-84.

Спангенберг Е.П., Леонович В.В., Птицы северо-восточного побережья Белого моря // Труды Кандалякшского государственного заповедника. Вып. 2. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1960. С. 213-336.

Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. Птицы острова Врангеля. Новосибирск: Наука, 1991. 254 с.

Тархов С.В. Зимнее питание каменного глухаря в связи с экологией лиственницы // Орнитология. Вып. 23. М.: Издательство МГУ, 1988. С. 138-145.

Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Формирование гнездовой колонии серых гусей *Anser anser* на Айновых островах Баренцева моря // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск 347. С. 263-269.

Тетеревиные птицы / Отв. ред. С.В. Кириков. М.: Наука, 1975. 372 с.

Тыртыков А.П. Лес на северном пределе распространения в Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1995. 144 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Фильчагов А.В., Черенков А.Е. Численность водоплавающих птиц на восточном побережье Кольского полуострова // Орнитология. Вып. 19. М.: Издательство МГУ, 1984. С. 215-216.

Харузин Н.Н. Русские лопари (Очерки прошлого и современного быта). Москва, 1890. 472 с.

Хлебосолов Е.И. Трофические отношения и социальная организация у птиц. Владивосток: Издательство ДВО АН СССР, 1990. 124 с.

Хлебосолов Е.И. Стереотип кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 6. С. 717-730.

Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение и межвидовая агрессивность птиц на примере каменок (*Oenanthe*, Turdinae, Passeriformes) // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 110-121.

Хлебосолов Е.И. Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 75-96.

Хлебосолов Е.И. Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 447-462.

Хлебосолов Е.И. Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999. 284 с.

Хлебосолов Е.И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-выпуск 203. С. 1019-1037.

Хлебосолов Е.И. Лекции по теории эволюции. М.: УЦ «Перспектива», 2004. 264 с.

Хлебосолов Е.И. Кормовое поведение как видовая характеристика птиц // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. №1. С. 54-62.

Хлебосолов Е.И., Барановский А.В., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Лобов И.В., Чельцов Н.В. Механизмы экологической сегрегации трех совместно обитающих видов пеночек – веснички (*Phylloscopus trochilus*), теньковки (*Ph. collybita*) и трешотки (*Ph. sibilatrix*) // Русский орнитологический журнал. 2003. Т. 12. Экспресс-выпуск 215. С. 251-267.

Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в северо-западной Карелии // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. Вып. 9. С. 1066-1072.

Хлебосолов Е.И., Лобов И.В., Чаброва Е.А., Чельцов Н.В. Структура экологической ниши и географическое распространение обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe*, Turdinae, Passeriformes) // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. № 3. С. 324-330.

Хлебосолов Е.И., Марочкина Е.А., Барановский А.В., Ананьева С.И., Хлебосолова О.А., Чельцов Н.В., Лобов И.В., Бабкина Н.Г. Принципы функциональной классификации сообществ птиц // Русский орнитологический журнал. 2006б. Т. 15. Экспресс-выпуск 308. С. 75-92.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А. Роль природно-климатических факторов в формировании структуры экологической ниши и повышения видового разнообразия животных // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2005. С. 7-13.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Кушель Ю.А., Макарова О.А. Методы системного экологического мониторинга. Рязань, 2000. 70 с.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Макарова О.А., Поликарпова Н.В. Структура населения птиц в горных экосистемах северо-запада Кольского п-ова // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2006а. С. 22-30.

Хлебосолов Е.И., Хлебосолова О.А., Чемякин Р.Г., Татаринкова И.П. Гнездование малой чайки *Larus minutus* на Айновых островах Баренцева моря // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14. Экспресс-выпуск 299. С. 831-832.

Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. М.: Агропромиздат, 1985. 116 с.

Цветков В.Ф., Чертовской В.Г. Классификационные типологические схемы лесов и лесорастительное районирование Мурманской области. Архангельск: Архангельский институт леса и лесохимии, 1978. 36 с.

Шемякина О.А. Кормовое поведение горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* в лесных сообществах и антропогенном ландшафте // Поведение, экология и эволюция животных. Рязань, 2002. С. 96-106.

Шемякина О.А., Зацаринный И.В. Механизмы экологической сегрегации пухляка (*Parus montanus*) и болотной гаички (*P. palustris*) // Экология и эволюция животных. Рязань, 2003. С. 101-111.

Шкляревич Ф.Н., Краснов Ю.В. К биологии лапландского кречета (*Falco gyrfalcon* J.) на Кольском полуострове // Экология птиц морских побережий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1980. С. 17-26.

Энгельмейер А. По русскому и скандинавскому северу: путевые воспоминания. М., 1902. 210 с.

Юдин К.А. Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР. Птицы. II, ч. I. М.-Л.: Наука, 1965. 261 с.

Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1961. 200 с.

Angell-Jacobsen V. Overlap in feeding pattern between Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Brambling *Fringilla montifringilla* in two forest habitats in western Norway // *Ornis Scand.* 1980. Vol. 11. P. 146-154.

Annals of Nature Pasvik Nature Reserve (O.A. Makarova, ed.). Vol. 1. Murmansk, 2000. 109 p.

Blair H.M.S. On the Birds of East Finnmark // *Ibis.* 1936. Ser. XII, Vol. VI, 2: 280-308, 3: 429-459; 4: 651-675.

Cramp S., Simmons K.E.L. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Oxford: Oxford Univ. Press, 1978. 722 p.

Cramp S., Simmons K.E.L. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 2. Hawks to Bustards. Oxford: Oxford Univ. Press, 1982. 695 p.

Fitzpatrick J.W. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers // *Condor.* 1980. Vol. 82. P. 43-57.

Fitzpatrick J.W. Form, foraging behaviour, and adaptive radiation in the Tyrannidae // Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs. № 36 (Buckley F.G. et al., eds). Washington D.C.: American Ornithological Union, 1985. P. 447-470.

Frantzen B., Dransfeld H., Hunsdal O. Fugleatlas for Finnmark. Vadso: NOF avd. Finnmark, 1991. 226 p.

Gjershaug J.O., Thingstad P.G., Eldøy S., Byrkjeland S. (red.). Norsk fugleatlas. Klæbu: Norsk Ornitologisk Forening, 1994. 552 p.

Gunther M. Forste hekkefunns av dvergmåke (*Larus minutus*) i Finnmark // *Var Fuglefauna.* 2000. Vol. 23. P. 82-84.

Gunther M. Ti år med vannfugltelling i Pasvik naturreservat. Oppsummering 1996 – 2005. Bioforsk Rapport. 2006. Vol. 1. № 68. 64 p.

Gunther M., Thingstad P.G. Vannfuglregistreringer i Pasvik naturreservat og omkringliggende vatmarksområder. Resultater fra 2000 og 2001 og oppsummering av

- prosjekt-arbeidet i perioden 1996-2001, samt en statusoversikt over vannfuglfaunaen i Pasvik. Vitenskapsmuseet Notat zool. avd. 2002, 1. 66 p.
- Haartman L. Changes in the breeding bird fauna of North Europe // Breeding biology of birds. Washington D.C.: National Acad. Sciences, 1973. P. 448-481.
- Hagemeijer E.J.M., Blair M.J. (Ed). The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. London, 1997. 903 p.
- Hogstad O. Interspecific relations between Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) and Brambling (*Fringilla montifringilla*) // Norw. J. Zool. 1975. Vol. 23. P. 223-234.
- Holmes R.T., Bonney R.E. Jr., Pacala S.W. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 512-520.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J. The Grinnellian niche of the Wood Thrush // Amer. Natur. 1984. Vol. 124. P. 17-47.
- Jarvinen O., Rajasarkka A. Population fluctuations in two northern land bird communities: effects of habitat, migration strategy and nest site // Ornithologica. 1992. Vol. 69. P. 173-183.
- Jarvinen O., Vaisanen R.A. Climatic changes, habitat changes, and competition: dynamics of geographical overlap in two pairs of congeneric bird species // Oikos. 1979. Vol. 33. P. 261-271.
- MacArthur R.H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests // Ecology. 1958. Vol. 39. P. 599-619.
- Madsen F.J. On the food habits of the diving ducks in Denmark // Dan. Rev. Game Biol. 1954. Vol. 2. P. 157-266.
- Madsen F.J. Status and trends of goose populations in the Western Palearctic in the 1980s. // Ardea. 1991. Vol. 79. P. 113-122.
- Makarova O.A., Günther M. Pasvik Strict Nature Reserve and Pasvik Nature Reserve. Field Guide to Protected Areas in Barents region. Svanhovd, 2004. P. 233-236.
- Merikallio E. Der Einfluss der letzten Warmeperiode (1930-49) auf die Vögel fauna Nordfinnlands // Proc. X Int. Ornithol. Congr. Uppsala. 1951. P. 484-493.
- Mineev O., Mineev Yu. Distribution of Lesser White-fronted Goose in the Malozemelskaya Tundra in northern Russia // Fennoscandian Lesser White-fronted Goose conservation project. Report 2001-2003. NOF Rapportserie Report №1. 2004. P. 44- 46.
- Patterson I.J. Territorial behaviour and the limitation of population density // Ardea. 1980. Vol. 68. P. 105-116.
- Red Data Book of the East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.
- Remsen J.V. Jr., Robinson S.K. A classification scheme for foraging behavior in terrestrial habitats // Studies in Avian Biology. 1990. № 3, P. 144-160.
- Robinson S.K., Holmes R.T. Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1918-1931.
- Root R.B. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher // Ecol. Monographs. 1967. Vol. 37. P. 317-350.
- Schaanning H.Tho.L. Ostfinmarkens fuglefauna. Bergens Museums. Aarbog. 1907. №8. 98 p.
- Scheffer I. Lapponia. Frankfurt. 1674. 296 p. (Рукопись на русском языке. Перевод В.С. Золотилова: Библиотека музея – архива Северного Филиала географического общества СССР. № 3511)
- Schoener T.W. The ecological niche // Ecological concepts (J.M. Cherret, ed.). Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1989. P. 79-113.
- Southern H.N. The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*) // Journal of Zoology. 1970. Vol. 162. P. 197-285.
- Størkersen Ø.R. Ni nye norske Ramsar-områder opprettet i 1996. Vår Fuglefauna 1996, nr 2. Trondheim. P. 53-60.

Thingstad P.G. Ornitologiske befaringer i Norsk-Russiske Pasvik naturreservat. Med forslag til oppfølgendeovervåkninger av vannfuglbestandene I Fjarvannområdet // Vitenskapsmuseet Notat Zool. avd. 1995. 4. 23 p.

Thingstad P.G., Wikan S., Aspholm P.E., Gunther M. & Vie, G.E. Vannfuglregistreringer i Pasvik naturreservat og omliggende vatmarksområder 1996 og 1997. Vitenskapsmuseet Notat Zool. avd. 1997, 5. 30 p.

Thingstad P.G., Wikan S., Aspholm P.E., Gunther M. & Vie, G.E. Vannfuglregistreringer i Pasvik naturreservat og omliggende vatmarksområder. Resultater fra 1998 og 1999 og oppsummeringer fra perioden 1996-1999. Vitenskapsmuseet Notat Zool. avd. 2000, 1. 31 p.

Tucker G.M., Heath M.F. Birds in Europe: their conservation status. Cambridge, 1994. 600 p.

Wessel A.B. Ornithologiske meddelelser fra Syd -Varanger// Tromsø Museum Årshefter. 1904. 27. p. 20-126.

Wiens J.A. The ecology of bird communities. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press, 1989. Vol. 1. 487 p., Vol. 2. 316 p.

Wikan S. Naturverninteressene i Øvre Pasvik. Zoologisk undersøkelse. Sør-Varanger Museum. Svanvik, 1987. 75 p.

Wikan S. Noatun. En ødemarksgård i Øvre Pasvik. Svanvik. 1991. 27 p.

Wikan S. Johan Koren – feltzoolog og polar-pioner. Oslo, 2000. 240 p.

Wikan S., Makarova O., Aarseth T. Pasvik. Norsk-russisk naturreservat. Пасвик. Норвежско-российский заповедник. Oslo, 1994. 96 p.

Williamson P. Feeding ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds // Ecol. Monogr. 1971. Vol. 41. P.129-152.



# Содержание

Введение .....	7
Физико-географическая характеристика района исследований .....	11
Подходы и методы исследований .....	21
<b>Глава 1. История изучения и современное состояние фауны птиц Пасвика .....</b>	<b>29</b>
1.1. История изучения птиц Пасвика .....	31
1.2. Современное состояние фауны птиц Пасвика .....	42
1.3. Многолетняя динамика численности птиц .....	58
<b>Глава 2. Видовая структура населения птиц .....</b>	<b>67</b>
2.1. Роль природно-географических факторов в формировании видовой структуры населения птиц Пасвика .....	69
2.2. Основные типы местообитаний птиц .....	71
2.3. Основные экологические группы птиц .....	76
2.4. Характеристика основных экологических групп птиц .....	78
2.4.1. Водоплавающие птицы .....	78
2.4.2. Хищные птицы и совы .....	83
2.4.3. Тетеревиные птицы .....	91
2.4.4. Кулики и чайки .....	96
2.4.5. Воробьиные птицы .....	104
2.4.5.1. Птицы леса .....	105
2.4.5.2. Птицы прибрежных кустарников и болот .....	108
2.4.5.3. Птицы горной тундры .....	108
2.4.5.4. Птицы горно-березового леса .....	109
<b>Глава 3. Формирование и функционирование сообществ воробьиных птиц Пасвика .....</b>	<b>115</b>
3.1. Сообщества лесных воробьиных птиц .....	117
3.1.1. Пеночка-весничка, юрок, горихвостка .....	117
3.1.2. Пеночка-весничка, теньковка и таловка .....	128
3.1.3. Пеночка-весничка и обыкновенная чечетка .....	131
3.1.4. Серая мухоловка и мухоловка-пеструшка .....	132
3.1.5. Сероголовая гаичка, пухляк и большая синица .....	135
3.1.6. Дрозд-белобровик, рябинник и певчий дрозд .....	141
3.2. Сообщества воробьиных птиц болот и прибрежных кустарников .....	144
3.2.1. Птицы болот .....	144
3.2.2. Птицы прибрежных кустарников .....	148
3.3. Сообщества птиц горной тундры .....	154
3.4. Механизмы формирования и функционирования сообществ воробьиных птиц .....	162
Литература .....	165



*Научное издание*

**Хлебосолов** Евгений Иванович,  
**Макарова** Ольга Акиндиновна  
**Хлебосолова** Ольга Анатольевна  
**Поликарпова** Наталья Владимировна  
**Зацаринный** Иван Викторович

## Птицы Пасвика

Верстка: *Кушель Ю.А.*

Допечатная подготовка: *Орехов В.М.*

Ответственный за выпуск: *Рябко Н.А.*

Издано в НП «Голос губернии»  
(некоммерческое партнерство по реализации государственной  
информационной политики «Голос губернии»)  
390023, г. Рязань, ул. Горького, д.14  
Тел./факс: (4912) 25-65-65  
E-mail: [npgolos55@mail.ru](mailto:npgolos55@mail.ru)

Подписано в печать: 19.11.2007. Гарнитура «Ньютон». Формат 70×100/16  
Бумага мелованная. Печать офсетная. Печ. л. 11

Отпечатано в ЗАО «Приз»  
390010, г. Рязань, пр. Шабулина, д.4  
Заказ № . Тираж 1000 экз.