

Птицы городских лесопарков как объект синэкологических исследований: наблюдаются ли обеднение видового состава и компенсация плотностью?

Н.С. Морозов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071.
E-mail: moroz_ov@orc.ru

Как объект экологических исследований города привлекательны своей «эволюционной молодостью» и крайней мозаичностью, резким контрастом между собственно урбоценозами и сохранившимися «островами» природных территорий. Один из ключевых вопросов экологии – соотношение видового богатства и численности видов – весьма актуален в отношении городских и пригородных ландшафтов. В данной статье сведения о птицах, гнездящихся в крупных лесных массивах Москвы, обсуждаются в контексте представлений о видовом обеднении и компенсации плотностью. Певчий *Turdus philomelos* и черный *T. merula* дрозды достигли довольно высоких локальных плотностей населения во внутренней части лесного массива Главного Ботанического Сада РАН, а первый вид – во внутренних частях еще некоторых крупных лесопарков Москвы. Большая синица *Parus major* и лазоревка *P. caeruleus* достигли чрезвычайно высоких локальных плотностей населения в ряде крупных и небольших лесопарков Москвы, где они гнездятся, главным образом, в дуплах естественного происхождения. Вместе с тем, их плотность весьма высока и на некоторых застроенных, озелененных территориях города, где многие пары размножаются в сооружениях человека. Оба вида каждой пары наращивали численность примерно в один и тот же или сильно перекрывающиеся периоды времени. Налицо ситуация, когда конгенеричные, экологически близкие виды освоили одни и те же биотопы и ресурсы, проявляют сходные тенденции изменения численности в условиях большого города, при этом – пока без видимых негативных последствий друг для друга. Высокие плотности населения ряда видов птиц (особенно вторичных дуплогнездящих), регистрируемые в последние 1,5–2 десятилетия в некоторых крупных лесных массивах, главным образом в старых дубравах и липняках, вряд ли могут рассматриваться как результат компенсации плотностью вследствие конкурентного высвобождения. Последнее явление было бы резонно ожидать в случае исчезновения ряда видов в процессе урбанизации. Однако пока нет оснований говорить об обеднении видового состава воробьинообразных и дятлообразных птиц, гнездящихся в боль-

ших (площадью более 2,5–3 км²) лесных массивах, из-за окружения городской застройкой, если только последний процесс не сопровождается уничтожением биотопов, разрушением их структуры и/или непомерным увеличением рекреационной нагрузки. Видовое богатство может даже возрастать (или поначалу несколько снижаться, а затем возрастать), в том числе за счет лесных птиц. Эти выводы не распространяются на целый ряд видов (преимущественно – неворобьинообразных птиц средних и крупных размеров), плохо переносящих соседство больших населенных пунктов в сочетании с изоляцией лесных массивов друг от друга и обычно исчезающих до начала окружения островов леса растущим городом.

Ключевые слова: урбанизация, городские лесопарки, лесные птицы, видовое богатство, межвидовые отношения, конкуренция, компенсация плотностью, экологическое высвобождение

ВВЕДЕНИЕ

Анализ изменений в организации экологических сообществ и биот, происходящих в результате деятельности человека, – одна из наиболее практически значимых задач современной экологии. Скорость и масштабы урбанизации в настоящее время столь велики, что обоснование актуальности изучения ее воздействия на популяции отдельных видов, сообщества, флору и фауну может показаться излишним. Неудивительно, что интерес экологов к «городской тематике» в последние десятилетия неуклонно возрастал (Tomiałojć, 1982, 1988; Bezzel, 1985; Цыбулин, 1985; Клауснитцер, 1990; Konstantinov et al., 1996; Fernández-Juricic, Jokimäki, 2001; Marzluff et al., 2001a; Pickett et al., 2001; McKinney, 2002, 2006, 2008; Luniak, 2004; Marzluff, Donnelly, 2004; Adams et al., 2005; Chace, Walsh, 2006). Однако значение исследований на городских территориях не ограничивается сферами решения узкоприкладных задач и разработки мер по сохранению биологического разнообразия. Пока далеко не в полной мере осознано и используется на практике то обстоятельство, что города и пригороды являются весьма перспективным модельным объектом для проведения фундаментальных экологических исследований. Урбанизированные ландшафты интересны в первую очередь своей «эволюционной молодостью», высокой скоростью структурных изменений и крайней мозаичностью, четкостью границ между собственно урбоценозами, многие из которых характеризуются крайне низким видовым разнообразием, и сохранившимися островками природных территорий. Последние, несмотря на целый ряд преимуществ для населяющих их организмов в сравнении с загородными территориями (например, наличие дополнительных ресурсов антропогенного происхождения или обедненный видовой состав хищников), в определенном смысле тоже находятся в экстремальных условиях, поскольку окружены застройкой и испытывают негативные воздействия городской среды. Растительные сообщества природных и озелененных территорий городов зачастую уникальны, резко отличаются от своих ценологических аналогов за пределами городов, например, вертикальной и горизонтальной структурой, значительным числом чужеродных видов среди доминантов разных ярусов и т. п. Очевидно, что наличие резких контрастов и градиентов условий, сложной мозаики из застроенных участков, искусственных насаждений и в разной степени сохранивших-

ся и преобразованных природных комплексов предоставляет уникальные возможности для проведения исследований в сферах концепций динамики популяций (особенно мета-популяций), внутри- и межвидовых отношений, экологической ниши, устойчивости сообществ, островной экологии, биологических инвазий.

Вопрос о соотношении эволюционного процесса (на уровнях вида и надвидовых таксонов) и исторической трансформации («эволюции») структуры экологических сообществ – один из наиболее сложных и дискуссионных в эволюционной экологии (см. Dunbar, 1960; Lewontin, 1969; Жерихин, 1978, 2003; Пианка, 1981; Чернов, 1984, 1988, 1996; Мейен, 1987; Вахрушев, Раутиан, 1993; McIntosh, 1995; Rosenzweig, 1995). Во многих регионах урбанизация, по крайней мере на ранних ее этапах, повышает риск локального исчезновения целого ряда местных видов и зачастую приводит к обеднению локальных биот и сообществ (Bezzel, 1985; Czech, Krausman, 1997; Jokimäki, Suhonen, 1993; Clergeau et al., 1998; Marzluff, 2001; Jokimäki et al., 2002; McKinney, 2002; Adams et al., 2005; Chace, Walsh, 2006; Venter et al., 2006 и ссылки в этих работах). Вместе с тем ее можно рассматривать как своего рода тест по выявлению адаптивного потенциала конкретных видов, выяснению характера взаимодействия микро-эволюционных изменений и фенотипической пластичности в процессе приспособления популяций к новым условиям (Tomiałojć, 1985, 1988; Diamond, 1986; Luniak, 2004; Partecke et al., 2004; Adams et al., 2005). В синэкологическом контексте особый интерес представляют следующие два вопроса.

Во-первых, представляется важным оценить, в какой мере процессы и механизмы, воздействующие на популяции и сообщества в городских ландшафтах, аналогичны тем, что определяют организацию сообществ и биот в экстремальных ситуациях (например, во время и после природных нарушений разного рода и разной продолжительности) и условиях среды (например, в областях с суровым и/или резко сезонным климатом). Во-вторых, представления о городском ландшафте как о новой (в эволюционном масштабе времени) адаптивной зоне, пока характеризующейся значительным объемом свободного экологического пространства, большим числом незанятых экологических ниш (Клауснитцер, 1990; Вахрушев, Раутиан, 1993; Luniak, 2004; Adams et al., 2005), а также о крайне низкой степени интегрированности многовидовых группировок растений и животных в городах по сравнению с природными сообществами (Вахрушев, Раутиан, 1993) выглядят правдоподобными применительно к застроенным территориям. Однако для суждений о том, каким образом характер и степень антропогенных нарушений и окружающая городская среда влияют на экологическую емкость, структуру и динамику уцелевших в городе природных сообществ, а также сообществ целого ряда искусственно озелененных территорий, оснований и тем более фактических данных пока совершенно недостаточно (хотя см. Sasvári et al., 1995; Jokimäki, 1999). Так, предварительное обобщение, согласно которому качество пригородного ландшафта вряд ли играет ведущую роль в определении численности видов и структурировании сообществ птиц внутри города (Clergeau et al., 1998) нуждается в доказательствах применительно к городским «зеленым островам» разных типов и размеров (на предмет фактов и аргументов, противоречащих этому суждению, см.: Tomiałojć, 1976, 1985, 1998).

Некоторые авторы (например, Fernández-Juricic, Jokimäki, 2001) полагают, что городские лесопарки зачастую более «изолированы» от окружающих их застроенных

территорий, чем острова леса вне города, граничащие с другими элементами природной мозаики, в том числе открытыми биотопами. Как и почему окружающая застройка влияет на структуру локальных популяций, межвидовые отношения, организацию сообществ «зеленых островов» в городе (Miller et al., 2001)? Например, было показано, что ценотические отношения во фрагментированных лесах, в частности разоряемость птичьих гнезд хищниками и интенсивность гнездового паразитизма, могут существенно зависеть от окружающего лес ландшафта или сопредельных биотопов (Andrén, Angelstam, 1988; Andrén, 1992; Paton, 1994; Robinson et al., 1995; Donovan et al., 1997; Flaspohler et al., 2001 и др.). В какой мере это обобщение применимо к городским и пригородным лесам разного размера в разных регионах? Насколько велики различия в этом отношении между периферическими и внутренними частями крупных лесных массивов, окруженных застройкой?

Многовидовые группировки птиц – один из традиционных модельных объектов синэкологических исследований. На протяжении последних трех десятилетий в синэкологии сосуществуют две парадигмы, сторонники которых расходятся в оценке механизмов и процессов, определяющих структуру и динамику сообществ, ассамблей, гильдий (обзоры: Wiens, 1989a; McIntosh, 1995). Вплоть до начала 1980-х гг. доминировала система представлений, основанная на вере в довольно жесткую детерминированность структуры сообществ и ведущую роль межвидовых отношений «с отрицательным знаком», главным образом конкуренции, в организации населения птиц. Сторонники этих взглядов полагали, что на каждом конкретном отрезке времени сообщества и гильдии либо пребывают в равновесии, определяемом ограниченными ресурсами, более или менее насыщены видами и особями, либо, после достаточно резких изменений внешних условий, находятся на пути к достижению такого равновесия. Параметры среды и ресурсы варьируют в пространстве и во времени, но популяционные изменения, направляемые внутри- и межвидовой конкуренцией, сравнительно быстро приводят структуру населения птиц в соответствие с изменяющимися условиями. Согласно другой, «индивидуалистической» концепции, которая к концу 1980-х–началу 1990-х годов обрела большое число сторонников, сообщества птиц могут подолгу оставаться в состоянии неполного насыщения видами и особями, при котором их структура и динамика во многом определяются слабо зависимыми друг от друга процессами и явлениями (в том числе стохастического характера) в локальных популяциях отдельных видов. Многие факты свидетельствуют в пользу того, что представление о ведущей роли межвидовой конкуренции и жесткой детерминированности организации сообществ птиц суши даже применительно к условиям низких и средних широт – явное преувеличение. Укрепление позиций сторонников этой парадигмы сопровождалась разочарованием как в подходах, основанных на анализе валовых показателей структуры сообществ, так и во взглядах на сообщества птиц как на реально существующие объекты, обладающие эмерджентными свойствами. Оно привело к «аутэкологизации» синэкологических исследований, а также к возрастанию интереса к тем типам межвидовых отношений (в том числе, с «положительным знаком» – см. например, Морозов, 2001а, б, 2002), которым прежде уделялось мало внимания.

Накопление научных данных о птицах европейских городов началось в XIX веке. В дальнейшем в некоторых городах и пригородах орнитологические наблюдения проводились на протяжении многих десятилетий (см. Batten, 1972; Cramp, 1980; Kelcey,

Rheinwald, 2005). В ряде исследований были прослежены изменения в структуре населения птиц, происходившие в процессе постепенной урбанизации или быстрой застройки пригородных территорий (см.: Adams et al., 2005). Мысль об использовании городских парков в качестве «природных лабораторий» для проведения экологических исследований чаще всего звучала именно в работах орнитологов (например, Erz, 1966; Suhonen, Jokimäki, 1988; Ильичев, 1990; Fernández-Juricic, Jokimäki, 2001). Как и следовало ожидать, было установлено, что видовое богатство птиц в значительной мере определяется площадью парка (Luniak, 1983; Sasvári, 1984; Vízayová, 1986; Fernández-Juricic, Jokimäki, 2001; аналогичные результаты в североамериканских работах: Gavareski, 1976; Tilghman, 1987; Friesen et al., 1995). Показано, что от площади во многом зависит и скорость изменений видового состава (оборота видов) птиц по годам: последняя в среднем снижается с увеличением размеров парка (Fernández-Juricic, Jokimäki, 2001). Однако в литературе, посвященной населению птиц урбанизированных территорий, пока на удивление немного работ, в которых предпринимались бы попытки углубить существующие представления о синэкологической форме организации с помощью анализа параметров (локальных) популяций, жизненных стратегий и адаптивного потенциала конкретных видов, разного рода тонкостей в межвидовых отношениях (Dyrcz, 1969; Tomiałojć, Profus, 1977; Tomiałojć, 1979, 1982, 1998, 1999; Jokimäki, 1999; Grégoire et al., 2002; Sorace, 2002). Среди них совсем мало публикаций (например, Tomiałojć, 1998, 1999), в которых внимание акцентируется на многолетних процессах (см. Marzluff et al., 2001b).

В еще большей мере сказанное выше относится к отечественным исследованиям по «городской тематике». В России интерес к изучению закономерностей формирования авифауны урбанизированных ландшафтов проявился в конце XIX-го–первой половине XX-го столетий (например, Кайгородов, 1898; Шереметьев, 1902; Бианки, 1907; Промптов, 1932; Беляев, 1937, 1938; Формозов, 1947; Мальчевский, 1950). Некоторые природные территории, располагавшиеся или впоследствии оказавшиеся в границах Санкт-Петербурга (см. обзор: Храбрый, 1991) и Москвы (см. ниже), обследовались орнитологами по несколько раз на протяжении многих десятилетий. Вместе с тем, как и во всем мире, города и пригороды не пользовались популярностью у большинства зоологов как места проведения многолетних, детальных полевых исследований. Поэтому отрывочные наблюдения, непродолжительные (1–3 года) фаунистические инвентаризации и учеты, а в середине прошлого столетия также методические разработки по привлечению дуплогнездников, резко преобладали над длительными популяционными и синэкологическими исследованиями. Исключений немного. Среди них выделяется многолетнее исследование популяционной динамики водоплавающих птиц в Москве (Avilova, Eremkin, 2001; Авилова и др., 2003). Но в целом совершенно очевидна острая нехватка эмпирических данных, а именно результатов длительных наблюдений и полевых экспериментов, характеризующих динамические процессы как в локальных популяциях отдельных видов, так и в образуемых ими многовидовых комплексах. Такие данные необходимы, в частности, для проверки гипотез становления городских популяций (Фридман и др., 2008) и формирования многовидовых группировок птиц в городе (Вахрушев, Раутиан, 1993), выдвинутых на основе, главным образом, фаунистических наблюдений.

В данной работе автор стремился показать важность исследований на урбанизированных территориях для развития некоторых актуальных направлений популяцион-

ной экологии и синэкологии. Сведения о птицах (преимущественно воробьинообразных и дятлообразных), населяющих лесопарки Москвы в гнездовой период, обсуждаются в контексте представлений о видовом обеднении и компенсации плотностью. Цель статьи – скорее очертить круг вопросов, чем попытаться дать окончательные ответы. Большинство примеров – результат исследований, проводившихся автором в нескольких крупных лесных массивах города, главным образом на территории Главного Ботанического Сада РАН в Останкино. Методы сбора материала охарактеризованы предельно кратко, более детальное их описание будет представлено в последующих публикациях.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О КОМПЕНСАЦИИ ПЛОТНОСТЬЮ И ЕГО ПРИМЕНИМОСТЬ К ГОРОДСКИМ ЛАНДШАФТАМ

Термины «компенсация плотностью» и «сверхкомпенсация плотностью» (density compensation, excess density compensation) были использованы Р. Макартуром и его соавторами (MacArthur et al., 1972) применительно к ситуациям, когда популяции на островах имели повышенную плотность (по сравнению с популяциями в сопоставимых по структуре материковых местообитаниях) в отсутствие некоторых предполагаемых конкурентов. Исследователи, писавшие об этом явлении, отмечали, что возрастание плотности населения вида может происходить как без изменения его реализованной ниши, так и быть следствием ее расширения. Хотя подразумевалось, что компенсация плотностью является преимущественно результатом конкурентного высвобождения, не отрицалось, что она может быть отражением других типов отношений между видами, например, следствием ослабления негативного воздействия хищников или паразитов (см. MacArthur, Wilson, 1967; MacArthur et al., 1972; Abbott, 1980; Faeth, 1984; Wiens, 1989b). Более того, как отметил И. Абботт (Abbott, 1980), в литературе долгое время не проводилось четкой границы между ослаблением пресса со стороны конкурирующих видов и со стороны хищников.

Представление о компенсации плотностью было изначально сформулировано и впоследствии чаще всего привлекалось для объяснения повышенной плотности населения или биомассы некоторых видов на островах по сравнению с похожими материковыми местообитаниями (Crowell, 1962; MacArthur et al., 1972; Abbott, 1980; Wright, 1980; Чернов, 1982). Однако резонно предположить, что видовое обеднение материковых биот и сообществ, например, вследствие антропогенной фрагментации природных местообитаний, также может приводить к аналогичному результату. Так, Л. Томялойч (Tomiałojć, 2000, стр. 13) отметил, что соотношение «меньше видов, выше обилие остальных» характерно для сообществ растений и животных, формирующихся под влиянием процессов синантропизации. В более широком смысле компенсацию плотностью можно определить как отрицательную связь между плотностью населения и видовым богатством (McGrady-Steed, Morin, 2000). Заметим, что эта тема перекрывается с одним из основных биоценотических принципов, сформулированных А. Тинеманом (Thienemann, 1939).

Интерес к изучению компенсации плотностью, как и ряда других трудно доказуемых синэкологических механизмов, ослаб к началу 1990-х гг. вследствие разочарования в «конкурентной парадигме» и всей системе представлений, согласно которым

сообщества видов животных, относящихся к одному крупному таксону, представляют собой некоторым образом организованные совокупности, обладающие эмерджентными свойствами (см. James, Boecklen, 1984; Wiens, 1989a, b; McIntosh, 1995). Доводы в пользу важности механизма компенсации плотностью в структурировании сообществ рядом авторов были признаны недостаточно убедительными (Abbott, 1980; Wright, 1980; Faeth, 1984; Wiens, 1989b). В большинстве исследований условия (климат, разнообразие биотопов, структура растительности, уровни ресурсов) на островах и тех участках материков, с которыми они сравнивались, не были в достаточной мере схожими либо, гораздо чаще, степень этого сходства не была изучена. Более того, в некоторых работах были выявлены значительные различия в уровнях ресурсов (Abbott, 1980). В большинстве случаев увеличение обилия видов на островах можно было бы столь же убедительно объяснить не ослаблением межвидовой конкуренции, а другими причинами. Дж. Уинс (Wiens, 1989b) даже использовал представления о сдвиге экологических ниш и компенсации плотностью в качестве иллюстрации сложностей, с которыми сталкиваются специалисты при выдвижении и проверке гипотез в синэкологии. Отмечая многофакторную обусловленность природных процессов, указывая на серьезные методические изъяны практически всех работ в данной области и выдвигая альтернативные объяснения, критики сетовали на нехватку данных по многолетней динамике численности видов, детальных сведений о других аспектах их экологии и конкретных видовых взаимодействиях.

В последнее время в экологической литературе компенсация плотностью часто упоминается вновь, причем очевидно расширение круга таксонов позвоночных животных, применительно к которым обсуждается ее возможная роль, вплоть до хищных птиц (Thiollay, 1998), летучих мышей (Stevens, Willig, 2000) и приматов (Lawes, Eeley, 2000; Peres, Dolman, 2000; Gonzalez-Solis et al., 2001). Вероятно, можно говорить о возвращении интереса к данному явлению, в том числе благодаря более широкой постановке вопроса о роли компенсационных явлений и механизмов в организации сообществ и биотических систем (Чернов, 2005). Однако аргументы в пользу важности этого механизма в организации сообществ птиц по-прежнему не могут считаться достаточно убедительными, что во многом обусловлено нехваткой детальных полевых, особенно экспериментальных, исследований.

Как отметили Н.А. Гладков и А.К. Рустамов (1975, стр. 24), «широко распространено и во многих случаях оправдано мнение, что деятельность человека приводит к обеднению животного мира». Авторы, впоследствии обращавшиеся к данной теме, также указывали на то, что ландшафты и местообитания, сильно трансформированные человеком, во всяком случае в условиях умеренного пояса, из-за локального исчезновения многих местных видов обычно имеют обедненную авифауну в сравнении с природными ландшафтами в тех же регионах (например, Bezzel, 1985; Friesen et al., 1995; Tomiałojć, 2000; Luniak, 2004; Adams et al., 2005). Это обобщение касается, в первую очередь, исходно лесных территорий, для которых антропогенная трансформация означает фрагментацию, уничтожение и/или нарушение структуры местообитаний (Miller et al., 2001). Л. Томялойч и Т. Весоловский (Tomiałojć, 2000; Tomiałojć, Wesolowski, 2004) пришли к заключению, что сильно фрагментированные западноевропейские леса характеризуются не только меньшим видовым богатством гнездящихся птиц вследствие исчезновения из них ряда (крупных и/или чувствительных к фактору беспокой-

ства) видов, но и большей долей видов с высокой или очень высокой плотностью населения по сравнению с более обширными, менее нарушенными массивами леса в Западной, и, особенно, в Восточной Европе (см. также Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesolowski, 1990). Этот меридиональный градиент видового богатства птиц, в гнездовой период связанных с лесом (т. е., включая и «опушечные» виды), предположительно обусловлен различиями в антропогенной нагрузке на территорию между этими двумя частями Европы.

Урбанизация – одна из крайних форм трансформации природных ландшафтов. Очевидно, что на быстро застраиваемых территориях обогащение локальных гнездовых авифаун благодаря синурбизации (процессу приспособления «диких» популяций к специфическим условиям городской среды, см. Luniak, 2004; Adams et al., 2005), реинтродукции и интродукции в большинстве случаев отстает, во всяком случае поначалу, от процесса обеднения видового состава из-за исчезновения части видов. Замена пригородной мозаики биотопов, зачастую включающей в себя значительный процент природных, озелененных и сельскохозяйственных территорий, городской застройкой обычно приводит к значительному изменению видового состава птиц, сокращению числа гнездящихся видов, резкому численному доминированию и высоким абсолютным плотностям населения небольшого числа видов, хорошо приспособившихся к городским условиям (Bezzel, 1985; Marzluff, 2001; Luniak, 2004; Adams et al., 2005; Chace, Walsh, 2006 и ссылки в этих работах). Локальное исчезновение части гнездящихся видов вполне прогнозируемо и для «островов» природных территорий, оказавшихся в окружении городской застройки. Резонно предположить, что оно может сопровождаться эффектами компенсации плотностью в результате экологического высвобождения остающихся видов.

В ряде областей Европы некоторые городские лесопарки в гнездовой период характеризуются гораздо более высокими плотностями населения ряда видов птиц, чем загородные леса сравнимых типа и возраста (Tomiałojć, 1976, 1998, 1999; Tomiałojć, Profus, 1977; Luniak, Muslow, 1988). Вследствие этого суммарные плотности населения представителей некоторых гильдий и птиц в целом в первых также заметно выше, чем во вторых (Tomiałojć, Profus, 1977; Tomiałojć, 1998). Сходное соотношение было выявлено в одном исследовании (Sorace, 2002) при сравнении населения птиц открытых биотопов городских парков с таковым загородных территорий. Что же касается трофических групп, типа гнездования и основных групп видов, отличающихся по дальности миграции, определенные преимущества при освоении городских ландшафтов имеют соответственно всеядные и зерноядные, закрытогнездящиеся и (частично) оседлые виды (Tomiałojć, Profus, 1977; Bezzel, 1985; Konstantinov, 1996; Chace, Walsh, 2006). Разумеется, последнее обобщение вовсе не означает, что эти экологические группы не несут значительных потерь (в форме снижения видового богатства и плотности населения, как суммарной, так и отдельных видов) в процессе урбанизации (см. Marzluff, 2001).

При анализе возможных эффектов компенсации плотностью на природных территориях, окружаемых или окруженных городской застройкой, основной вопрос (сверхзадачу исследований в данной области) можно сформулировать следующим образом. Обусловлена ли повышенная плотность населения гнездящихся птиц, отмечаемая на некоторых природных территориях городов и пригородов, в первую очередь в биотопах с древесной растительностью: (1) экологическим высвобождением – в смысле

ослабления «негативных» воздействий со стороны других видов (межвидовой конкуренции, хищничества, гнездового паразитизма, паразитизма) – вследствие видового обеднения или уменьшения силы самих воздействий; (2) ослаблением преследования со стороны человека (которое по отношению к некоторым группам, например хищным птицам, зачастую в большей мере проявляется в условиях сельской местности); (3) повышенным обилием и/или доступностью ресурсов (например, пищи или мест для размещения гнезд) в городских ландшафтах по сравнению с природными; (4) благоприятными абиотическими (например, климатическими) условиями в городских ландшафтах; (5) затрудненной дисперсией молодых и/или взрослых особей вследствие резкости границ между островками природных территорий и городской застройкой (повышенными уровнями нательной филопатрии и/или верности гнездовой территории по сравнению с таковыми внутри обширных или структурно менее изолированных от окружающего природного ландшафта участков леса); (6) совокупностью нескольких, всех перечисленных и/или каких-то других причин?

ЛЕСНЫЕ МАССИВЫ МОСКВЫ

На конец 1990-х гг. внутри Московской Кольцевой Автодороги (МКАД) лесные массивы занимали более 100 км² – свыше 11% городской территории (рис. 1). В них преобладают спелые и старые древостои с доминированием двух видов берез (*Betula pendula*, *B. pubescens*) и/или их гибридов, сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, липы мелколистной *Tilia cordata* и дуба черешчатого *Quercus robur* (Рысин, 1998; Самойлов, Морозова, 1998а, б; Полякова, Гутников, 2000; см. также Носова, 2001) (рис. 2–14). Более четверти площади этих лесов приходится на так называемую городскую часть территории национального парка «Лосиный остров», находящуюся в административных границах Москвы (рис. 1). Сведения об этом обширном (по сути – пока еще пригородном) лесном массиве, его авифауне и населении птиц не обсуждаются в рамках данной статьи.

В московских лесопарках большинство старых сосняков имеет значительную примесь лиственных пород (рис. 9), в основном липы, клена остролистного *Acer platanoides*, дуба и березы, которые, как правило, образуют еще один или несколько нижних ярусов древостоя. По всей видимости, большинство таких сосняков трансформируется в лиственные леса (Рысин, 1998). В древостое многих лесопарков обычна осина *Populus tremula*, но площадь участков с доминированием этой породы невелика. Невелика и площадь черноольшаников, хотя они встречаются (вдоль ручьев и мелких речек) в целом ряде крупных лесопарков. Ельники, напротив, – большая редкость в городе (рис. 10) (Рысин, 1998; Самойлов, Морозова, 1998а, б; Полякова, Гутников, 2000; Носова, 2001).

Явление компенсации плотностью обсуждается нами с использованием материалов учетов и наблюдений, проводившихся главным образом в восьми крупных (от 0,7 до 2,8 км²) лесных массивах, полностью изолированных застройкой друг от друга и от периферических лесопарков города и природных территорий пригородной зоны. Некоторые характеристики этих массивов приведены в таблице 1 (см. также рис. 1). Повышенное внимание, проявленное к ним, объясняется именно безупречностью их «островного статуса». Остальные крупные массивы леса, в том числе самые большие (Серебряноборское лесничество, Битцевский и Кузьминский лесопарки, Измайловс-

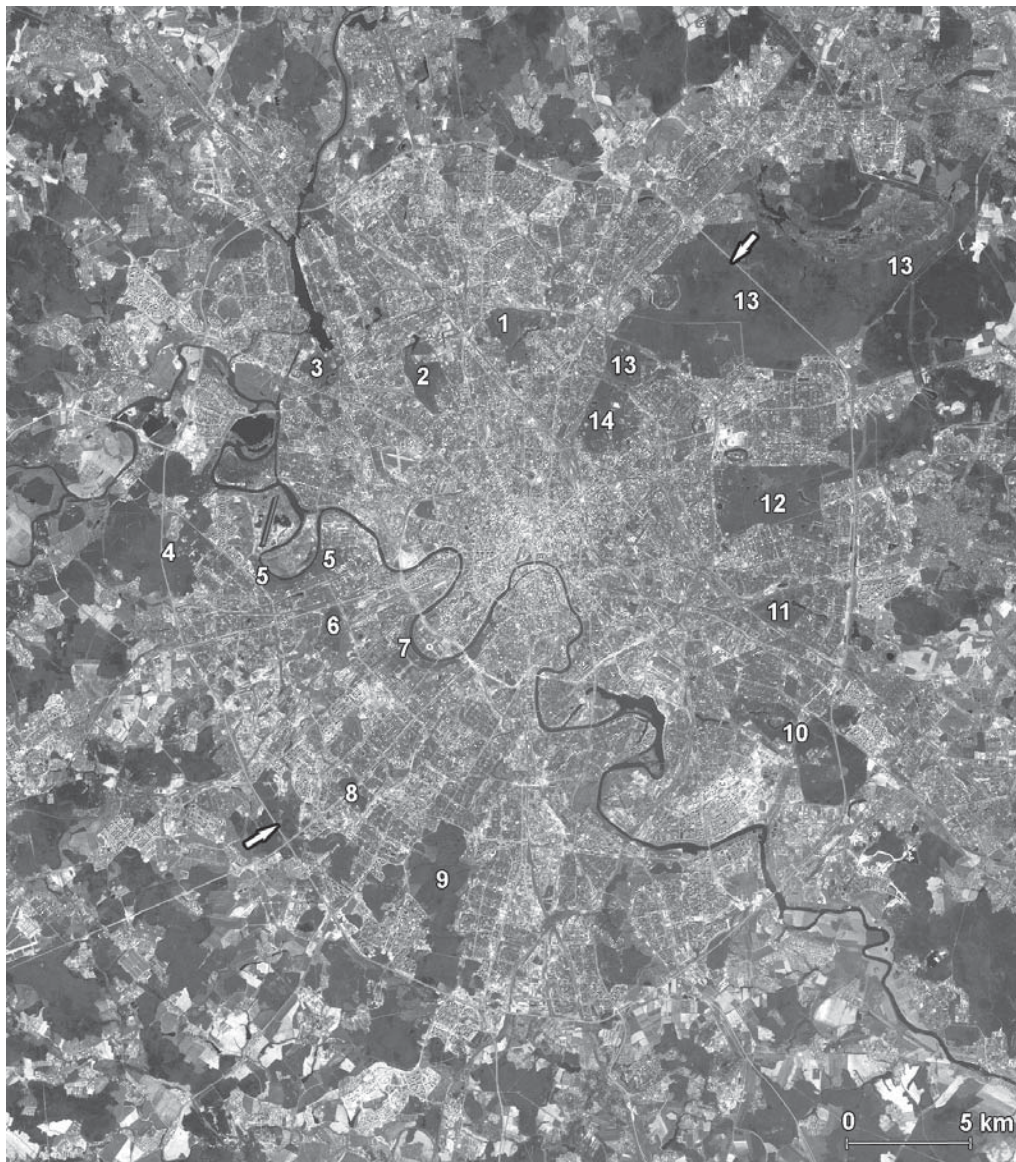


Рис. 1. Снимок Москвы, сделанный со спутника Landsat-7 в мае 2001 г. Стрелками показана Московская Кольцевая Автодорога. Числами указаны лесные массивы, упоминаемые в тексте или списке литературы: 1 – Природно-исторический парк «Останкино» (ПКО), 2 – Лесная Опытная Дача МСХА, 3 – лесопарк «Покровское-Глебово-Стрешнево», 4 – Серебряноборское лесничество, 5 – Фили-Кунцевский лесопарк, 6 – Волынский (Матвеевский) лес, 7 – Воробьевы Горы, 8 – Юго-Западный лесопарк, 9 – Битцевский лесопарк, 10 – Кузьминский лесопарк, 11 – Кусковский лесопарк, 12 – Измайловский лес, 13 – Национальный парк «Лосиный остров», 14 – парк «Сокольники».



Рис. 2. Заповедная дубрава Главного Ботанического Сада РАН (ГБС), Природно-исторический парк «Останкино», 5 мая 2006 г.

Рис. 3. Заповедная дубрава ГБС, конец апреля 2001 г.

Рис. 4. Заповедная дубрава ГБС, 30 мая 2008 г.

кий лес), не только расположены в периферической зоне города, но и имеют, в той или иной мере, продолжение за пределами МКАД. Вместе с тем и эти лесные массивы (включая Лосиный остров), каждый из которых разделен МКАД на «городскую» и «пригородную» части, постепенно превращаются в «острова» посреди городского ландшафта.

Территории большинства крупных лесных массивов, расположенных в черте Москвы, в прошлом были в той или иной мере заняты приусадебными парками (стиль которых мог неоднократно меняться в зависимости от моды и вкуса владельцев) или граничили с таковыми (см. Полякова, Гутников, 2000; Чернявская и др., 2004). Некоторые, например земли Лесной Опытной Дачи МСХА и прилежащих участков, использовались для экспериментирования в области лесоводства и дендрологии. Число и обилие чужеродных видов деревьев и кустарников в настоящее время широко варьируют как между разными лесопарками, так и между разными участками в пределах одного лесопарка. В глубине многих лесных массивов такие виды отсутствуют или произрастают в незначительных количествах. Вместе с тем имеются значительные по площади участки леса с экзотическими сочетаниями видов, образующих разные ярусы. Пример — старые липовенники (посадки) с пышным подлеском из липы мелколистной, лещи-

Таблица 1. Некоторые характеристики восьми крупных лесных массивов (со спелым и старым древостоем), полностью изолированных городской застройкой друг от друга и периферических лесопарков Москвы, а также от природных территорий пригородной зоны

Лесной массив (№)	Облесенная площадь (км ²)	D (км)	P	Доминирующие породы верхнего яруса древостоя	Основные типы древостоев
Природно-исторический парк «Останкино» (ПКО) (1)	2,8	1,2	6,0	<i>Quercus robur</i> , <i>Betula</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	Преимущественно дубравы и березняки; также сосняки, смешанные древостои (береза, сосна, дуб, липа), сероольшаник
Лесная Опытная Дача МСХА и сопредельные участки (2)	2,8	1,1	3,7	<i>P. sylvestris</i> , <i>Betula</i> , <i>Q. robur</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Larix</i>	Преимущественно сосняки, дубравы, березняки и различные смешанные древостои; также листовничники
Фили-Кунцевский лесопарк (5)	2,2	0,9	7,2	<i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , <i>P. sylvestris</i> , <i>Betula</i> , <i>Ulmus</i>	Преимущественно липняки, также смешанные древостои (липа, сосна, береза, дуб в нескольких сочетаниях); также дубравы и березняки
Куусковский лесопарк (11)	1,5	0,9	2,2	<i>Betula</i> , <i>Q. robur</i> , <i>T. cordata</i>	Березняки; также дубравы и смешанные листовные древостои (дуб, береза, липа в разных сочетаниях)
Лесопарк «Покровское-Глебово-Стрепнево» (3)	1,4	0,9	3,7	<i>P. sylvestris</i> , <i>Betula</i> , <i>T. cordata</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Q. robur</i> , <i>Alnus glutinosa</i>	Преимущественно смешанные древостои (сосна, липа, клен остролистый, береза), сосняки, березняки, черноольшаники
Воробьевы Горы, включая примыкающие участки территории МГУ (7)	1,0	0,35	21,4	<i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , <i>Betula</i> , <i>Populus balsamifera</i> (?), <i>A. platanoides</i> , <i>Salix fragilis</i> , <i>Ulmus</i> , <i>A. glutinosa</i>	Смешанные листовные древостои, преимущественно с доминированием липы, березы и дуба
Вольнский лес (=Матвеевский лес с Кунцевской дачей) (6)	0,9	0,6	2,7	<i>Picea abies</i> , <i>Betula</i> , <i>P. sylvestris</i> , <i>T. cordata</i> , <i>A. platanoides</i>	Ельнички и березняки, смешанные хвойно-лиственные (сосна, ель, береза) и листовные (преимущественно липа и береза) древостои; также пойменные ивняки и сероольшаники
Юго-Западный лесопарк (8)	0,7	0,55	2,8	<i>Betula</i> , <i>P. sylvestris</i>	Преимущественно березняки; также сосняки

Примечание. № – номер лесного массива на рис. 1; D – приблизительный диаметр самого большого круга, который можно полностью разместить внутри наиболее обширной части данного лесного массива; P – отношение площади круга, периметр которого равен периметру данного лесного массива, к фактической площади этого массива (приводится как мера относительной пропорции между суммарной протяженностью границ лесного массива и его площадью). Площадь, протяженность границ и величина D измерены по спутниковым и аэрофотоснимкам.



Рис. 5. Лес из липы и сосны в глубине Лесной Опытной Дачи МСХА, 24 июля 2007 г.

Рис. 6. Старые посадки лиственницы в глубине Лесной Опытной Дачи МСХА, 24 июля 2007 г.

ны, других лиственных пород деревьев и кустарников в Лесной Опытной Даче МСХА (рис. 6). Некоторые кустарники, как абортгенные (например, лещина *Corylus avellana*), так и чужеродные (например, свидина кроваво-красная *Swida sanguinea*, ирга *Amelanchier* spp.), в ряде лесных массивов, в том числе и во внутренних их частях, достигают необычных обилия, мощи, высоты.

В глубине крупных лесных массивов многие участки со спелым и старым древостоем характеризуются наличием некоторого, местами солидного запаса мертвой древесины (как сухостоя, так и валежника), значительным или (в старых широколиственных лесах) большим количеством дупел естественного происхождения, отсутствием или малым числом искусственных гнездовий для птиц (случаи их развешивания участились в последние годы, после длительного спада в подобного рода деятельности), наличием хорошо развитого подлеска, удовлетворительным состоянием травяного яруса. В последнем обычно доминируют виды, характерные для лесов данного типа. Например, в широколиственных лесах на умеренно увлажненных почвах это *Carex pilosa*, *Ranunculus cassubicus*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Anemone ranunculoides*, *Stellaria holostea*, *Equisetum pratense*. Некоторые лесные участки пока еще выглядят так, словно они расположены на охраняемых природных территориях вне города. Лесные массивы Москвы предоставляют широкие, в некоторых отношениях уникальные возможности для исследований, например, степени пластичности видов птиц при выборе мест гнездования, значения территориального поведения и межвидо-



Рис. 7. Фили-Кунцевский лесопарк, липняки на правом берегу Москвы-реки (слева на фото), 10 августа 2007 г.

Рис. 8. Старый липняк в Фили-Кунцевском лесопарке, 10 августа 2007 г.

Рис. 9. Смешанный лес с доминированием сосны в лесопарке «Покровское-Глебово-Стрешнево», 7 августа 2007 г.

Рис. 10. Ельник с примесью березы в Волынском лесу, 22 июля 2007 г.

Рис. 11. Воробьевы Горы, 1 августа 2007 г.

Рис. 12. Липняк на склоне Воробьевых Гор, 1 августа 2007 г.



Рис. 13. Березняк в Кусковском лесопарке, 23 июля 2007 г.

Рис. 14. Березняк в Юго-Западном лесопарке, 12 июля 2007 г.

вых отношений в ограничении плотности гнездования вторичных дуплогнездников в условиях изобилия естественных дупел, динамики населения птиц при распаде старых древостоев. Впрочем, усилившееся в последние годы стремление «обустроить», превратить в места массового организованного отдыха и развлечений даже большие лесопарки способно в итоге полностью лишить эти территории их реальной природоохранной и научной ценности.

Основным местом исследований автора был Природно-исторический парк «Останкино». Собственно природный комплекс (далее «ПКО») последнего – его территория без сплошной застройки – занимает около 4,6 км² и включает в себя Главный Ботанический Сад РАН (далее «ГБС»), прилегающую часть долины р. Яуза, Парк «Останкино», регулярный парк Музея-усадьбы «Останкино» и слабо застроенную северо-западную часть Всероссийского Выставочного Центра (на юго-восток до нижних прудов по р. Каменке включительно). Облесенная часть ПКО (см. табл. 1) в настоящее время занимает 2,8 км², суммарная протяженность ее границ – около 17 км. По площади преобладают (более 60%) перестойные и спелые дубравы. Наибольший интерес представляют так называемая заповедная дубрава (22 га) и ее окрестности (схожие с ней по структуре растительности), находящиеся в глубине лесного массива на территории ГБС. На протяжении нескольких десятилетий здесь практически не проводились даже санитарные рубки. Структура растительности весьма своеобразна (рис. 2–4). Под довольно разреженным пологом дуба (высота до 30 м, преимущественно 18–26 м, возраст 80–300 лет) и березы, образующих верхний древесный ярус, а также березы, осины, рябины *Sorbus aucuparia*, дуба, липы, клена остролистного и ивы козьей *Salix caprea* нижнего древесного яруса, располагается сомкнутый и густой ярус из мощных кустов лещины, достигающих 12–13 м в высоту. В ярусе лещины присутствуют также черемуха *Padus avium*, рябина и клен. Нижний кустарниковый ярус образован жимолостью лесной *Lonicera xylosteum*, бересклетом бородавчатым *Euonymus verrucosa*, подростом рябины, черемухи, клена. Травяной покров – как в других широколиственных лесах (см. выше). Много сухостоя и валежника. Кроме дубрав в лесном массиве есть спелые и старые березняки, сосняки, смешанные сосново-лиственные и лиственные древостои, липняки, сероольшаник, а также – по рр. Лихоборка и Каменка – пойменные ивняки.

Имеются небольшие по площади посадки ряда хвойных пород, в том числе ели и пихты. Нелесная часть ПКО занята прудами, маленькими речками, посадками культурных растений, газонами, пустырями с рудеральной растительностью, немногочисленными постройками.

По составу древостоя, его возрасту, общей структуре многие лесные массивы Москвы существенно отличаются от лесов окрестностей города, а некоторые (наиболее интересные), строго говоря, не имеют там близких аналогов. Это обстоятельство является определенным препятствием для корректного сравнения параметров населения птиц между городскими, пригородными и загородными лесными массивами, поскольку любые обнаруженные различия могут быть «объяснены» резкими отличиями в составе и структуре лесных биотопов, а не положением лесного массива на градиенте урбанизации как таковым.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Автор постарался ознакомиться со всеми известными ему литературными данными о видовом составе и численности птиц, гнездящихся в московских лесопарках, которые могли быть использованы для обсуждения затронутых вопросов. Подавляющее большинство оценок плотности населения воробьиных и дятлообразных птиц в Москве получено (большой частью до 1990-х гг.) посредством применения нескольких модификаций комплексных, то есть направленных на получение материала одновременно по всем видам, маршрутных учетов. Последние позволяют обследовать значительные площади, но дают индексы плотности, зачастую весьма далекие от реальных значений плотности населения (в том числе для многочисленных видов). Оценки численного соотношения даже обычных видов при этом нередко оказываются сильно искаженными из-за резких видовых отличий в полноте учетов (см. Tomiałojć, 1983; Hilden, Järvinen, 1989; Морозов, 1992; Черенков, 1998 и ссылки в этих работах). Для детальных популяционных и синэкологических исследований больший интерес представляют близкие к реальным показатели плотности. Получение таких оценок сразу для многих видов, как правило, сопряжено со значительными затратами времени и поэтому возможно лишь на весьма ограниченных площадях. К сожалению, в наземных биотопах на территории Москвы такие методы, как тотальный поиск гнезд, картирование индивидуальных территорий или, хотя бы, однократные учеты численности в оптимальные для конкретных видов сроки и время суток применялись в небольшом числе исследований (например, Грабовский, 1983; Воронецкий, Леонов, 2003; Захаров, 2003; Панфилова, 2007), причем главным образом в отношении специфических групп видов, например сов или врановых птиц.

В период с 1999 по 2008 гг. фаунистические наблюдения, а также учеты (главным образом – нескольких модельных видов) с применением различных методов проводились автором в целом ряде лесных массивов. Однако основной модельной территорией был ПКО (см. табл. 1 и раздел «Лесные массивы Москвы»), а внутри него – ГБС, в котором материал собирался главным образом в 1992–1997 и 1999–2008 гг. В глубине лесного массива ГБС была заложена постоянная 30-гектарная площадка, по форме близкая к квадрату, включающая в себя заповедную дубраву (см. раздел «Лесные

массивы Москвы» и рис. 2–4) и прилежащие участки леса. Ни на ней, ни в ее окрестностях не было искусственных гнездовий для птиц.

В 1992–1994 и 1999–2001 гг. на площадке проводились учеты всех видов птиц методом картирования гнездовых территорий (Tomiałoјć, 1980; Приедниекс и др., 1986; Морозов, 1999). Почти всегда эта работа выполнялась в утренние часы. Площадка была слишком велика, чтобы успеть провести каждый учет на ней за одно утро. Поэтому, начиная со второй половины апреля, в большинстве случаев одно полное обследование занимало два (редко три) последовательных утра (обычно – подряд), в каждое из которых учет проводился приблизительно на половине площадки. Число полных обследований, распределенных более или менее равномерно с начала или середины апреля до конца июня или начала июля, варьировало по годам от 15 (1992, 1993 гг.) до 10 (1994, 2000 гг.) и 9 (2001 г.). Некоторые дополнительные регистрации птиц, наносимые на схему площадки во время других работ (например, во время проверки гнезд), отчасти компенсировали меньшее количество «полных обследований» в 2000 и 2001 гг.

В мае и июне учеты зачастую начинались за 0,5–1 ч до восхода солнца. При этом автор стремился очень быстро обследовать половину площадки, фиксируя, в том числе со значительного расстояния, и отмечая на карте местоположение главным образом певчих дроздов *Turdus philomelos* (см. Tomiałoјć, Lontkowski, 1989) и зарянок *Erithacus rubecula*, особенно активно поющих в сумерках. Остальным видам в это время уделялось мало внимания. После восхода солнца на данной половине площадки проводилось более детальное картирование всех видов. В ближайшее погожее утро процедура повторялась на другой половине площадки. Автор стремился зарегистрировать как можно больше случаев одновременного пения соседствующих самцов каждого вида (Tomiałoјć, 1980; Приедниекс и др., 1986; Морозов, 1999). Оценки числа пар дятлов, серой вороны *Corvus cornix*, сороки *Pica pica* и рябинника *Turdus pilaris* основывались главным образом на результатах поиска жилых гнезд. Некоторые дополнительные детали работы за первые годы содержатся в наших более ранних публикациях (Morozov, 1994a, b). В соответствии с принятой практикой (см. Морозов, 1999) подход к выделению (обведению) гнездовых территорий на видовых картах и, следовательно, первоначальные оценки их числа на площадке по результатам первого года работы (см. Morozov, 1994a) впоследствии были существенно скорректированы (для большинства видов – в сторону увеличения численности) благодаря накопленному опыту работы в этом месте, в частности, результатам более детальных исследований на модельных видах.

Учеты на всей площадке одного из модельных видов – певчего дрозда – проводились также в 2002–2007 гг. с использованием более экономичной методики. Ежегодно выполнялись два «полных обследования»: первое – между 31 мая и 9 июня, второе – между 21 и 27 июня. Эти учеты, также сопровождавшиеся картированием поющих самцов, проводились рано утром до восхода солнца и/или вечером, преимущественно тоже в сумеречное время. Их результаты в какой-то мере дополнялись сведениями о найденных гнездах для получения итоговой («максимальной») оценки. Такой подход сравним с использовавшейся нами процедурой на конечной стадии интерпретации карт этого вида за 1992–1994 и 1999–2001 гг. Она заключалась в том, что те 1–2 предрассветных обследования, которые давали наибольшее число одновременно певших самцов (такowymi обычно оказывались именно летние, а не весенние учеты), брались за основу при обведении территорий на итоговых картах.

Кроме того, в 1993–1996 и 1999–2004 гг. внутри площадки на модельном участке площадью 11,8 га осуществлялось детальное картирование территорий и дупел индивидуально маркированных (цветными кольцами) особей одного из доминирующих видов дуплогнездников – лазоревки *Parus caeruleus*. Отлов для кольцевания (1992–1995 и 1999–2004 гг.) осуществлялся преимущественно лучком с использованием манной птицы и магнитофонных записей песен этого вида, главным образом во второй половине марта и начале апреля. В порядке исключения, для определения возраста и кольцевания несколько взрослых птиц (за все годы работы) были отловлены на дуплах с довольно большими птенцами. Ежегодно кольцевались от 27 (1992 г.) до 65 (2003 г.) особей вида. В некоторые годы кольцевались также большие синицы *Parus major* и обыкновенные поползни *Sitta europaea*.

Выяснение состава пар, картирование территорий и поиски дупел проводились на протяжении апреля и начала мая до тех пор, пока растущая листва не начинала сильно препятствовать этой работе. Фиксировались и более поздние встречи, но число случаев точного опознавания особей наблюдателем становилось ничтожно малым из-за плохой видимости. Дальнейшая проверка гнездовых дупел, выяснение исхода гнездования в разные периоды лет осуществлялись с очень разной детальностью. В 1999–2004 гг. эта работа велась целенаправленно в связи со сбором данных по успешности гнездования вида.

Положение территорий, их количество на модельном участке и их владельцы (если были окольцованы) устанавливались точно, чего нельзя сказать о площади и границах территорий. Ежегодно некоторые особи внутри модельного участка (преимущественно самки) оставались не окольцованными. В 1996 и 1997 гг. отлов и кольцевание не проводились; индивидуально опознаваемыми были лишь птицы, окольцованные в предшествующие годы. Детали работы за 1992 и 1993 гг. можно найти в более ранней публикации (Morozov, 1994b). Осенью 2000 г. на модельном участке был начат четырехлетний эксперимент. Он имел целью выяснить, ограничивается ли плотность населения лазоревки количеством и доступностью подходящих дупел либо последние имеются в избытке. Методические детали этой работы приводятся ниже при описании результатов.

С 1999 г. на площадке проводился сбор материала по успешности гнездования нескольких модельных видов. Подробный его анализ не входит в задачу данной статьи. Некоторые результаты этой работы представлены в другой публикации (Morozov, 2009), где содержатся и основные сведения методического характера. Добавим, что интенсивная работа с модельными видами дала возможность достаточно качественно оценить число территорий или жилых гнезд еще у ряда видов (например, дятлов, пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix*, поползня) на площадке в некоторые годы (главным образом после 2001 г.), когда комплексные учеты не проводились.

В разные годы между 1999 и 2005 в гнездовой период учеты нескольких модельных видов (маршрутным методом, модифицированным специально для них в отношении времени суток и сроков) проводились также в ПКО вне 30-гектарной площадки и в ряде других лесных массивов. Так, в 2004 г. в период с 3 июня по 1 июля были проведены двукратные сумеречные – один раннеутренний (до восхода солнца), другой вечерний – учеты певчего и черного *Turdus merula* дроздов еще в семи крупных, островных массивах леса (см. табл. 1). Оба раза учеты велись (при средней скорости наблюдателя, пере-

двигавшегося на велосипеде, 3–4 км/час) в полосе неограниченной ширины вдоль одних и тех же трансект длиной от 2,4 до 8,1 км (в зависимости от площади и конфигурации лесного массива), которые проходили через центральные части массивов. Грубое картирование давало возможность сравнивать и комбинировать результаты двух учетов для получения итоговой («максимальной») оценки количества поющих птиц в полосе той или иной ширины. Метод подобран по принципу сходства с двукратными сумеречными учетами на площадке в ГБС, проводившимися после 2001 г. (см. выше).

В 2000–2004 гг. синицы и еще некоторые виды учитывались на постоянных маршрутах в дубравах ПКО за пределами 30-гектарной площадки (3 трансекты, суммарная протяженность 3,3 км), а также в лиственных лесах Воробьевых Гор (3,2 км) и Фили-Кунцевского лесопарка (3,9 км). Учеты проводились утром, (2)–3 раза на протяжении гнездового периода: во второй половине апреля–первой половине мая (2 учета) и во второй половине мая–первых числах июня (1 учет). Результаты этих учетов были необходимы и для оценки плотности как таковой, и в качестве контроля к эксперименту по ограничению числа дупел на модельном участке в дубраве ГБС.

АВИФАУНА БОЛЬШОГО ЛЕСНОГО МАССИВА ДО И ПОСЛЕ ЕГО ОКРУЖЕНИЯ ГОРОДОМ: ПРОИСХОДИТ ЛИ ОБЕДНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА?

Пытаясь ответить на этот вопрос, мы проанализировали изменения состава видов птиц ПКО за последние 80 лет. В фаунистическом отношении данная территория (ее краткое описание см. в разделе «Лесные массивы Москвы») изучена значительно лучше других лесопарков Москвы. Полная инвентаризация проводилась в периоды 1929–1935 (Кротов, 1941), 1949–1963 (Бельский, Чмутова, 1951; Бельский, 1954, 1965 и др. публикации этих авторов) и 1990–2008 гг. (Морозов, 1996 и неопubl.). Некоторые сведения были собраны также в 1975–1980 гг. (Благосклонов, 1977; Березин, 1980), осенью 1987 г. и зимой 1987/1988 гг. Краткие сведения об истории исследований и почти полная библиография до 1996 г. приведены в нашей более ранней публикации (Морозов, 1996). Кроме этих материалов, нами использованы собственные данные и информация из других источников (например, Гроот Куркамп, 2007) за период 1997–2008 гг. Каждое из трех основных фаунистических обследований длилось не менее 7 лет, что позволяет говорить о высокой полноте выявления видового состава. При сравнительно небольших размерах территории для установления факта присутствия или отсутствия на ней тех видов, которые малочисленны в регионе в целом (в данном случае – в Москве и Подмоскowie) или характеризуются резкими колебаниями численности (вплоть до отсутствия) по годам, продолжительность обследования особенно важна.

Во время первых двух инвентаризаций ПКО еще фактически находился в пригороде Москвы, за пределами зоны сплошной застройки. К началу 1990-х гг. он уже не только был полностью окружен застройкой, но и располагался в глубине города. Расстояние от ПКО до центра Москвы составляло 7,5 км, до ближайшей ее границы (МКАД) – 5,8 км. Впрочем, кратчайшее расстояние до обширного лесного массива Национального Парка «Лосинный Остров» было и остается менее значительным – 2,2 км (рис. 1).

Среди «негативных» для большинства видов птиц событий, произошедших в период между второй и третьей инвентаризациями авифауны ПКО, следует особо упомянуть



Рис. 15. Серая ворона в дубраве ГБС, 5 мая 2006 г.



Рис. 16. Серые вороны, кормящиеся гусеницами в кроне дуба; ГБС, 18 мая 2007 г.

процесс синурбизации серой вороны – в настоящее время, одного из основных разорителей птичьих гнезд в условиях Москвы. Многочисленная городская популяция этого вида сформировалась в 1960-е–начале 1970-х гг. (Благосклонов, 1981; Константинов и др., 1982; Грабовский, 1983; Konstantinov, Zakharov, 2005). В некоторых жилых кварталах, изобилующих скверами и улицами с древесной растительностью, плотность гнездования серой вороны достигает 6 пар/10 га, локально до 8–10 пар/10 га (Панфилова, 2007; данные автора). Во внутренних частях крупных лесных массивов города плотность гнездования в последние 15 лет была намного ниже (менее 1,0–1,5 пар/10 га), но пресс со стороны этого вида как разорителя птичьих гнезд во второй половине весны в большинстве из них (кроме самых больших массивов – более 10 км²), по-видимому, был весьма значительным (как почти всюду в городе) из-за присутствия большого числа ворон, рыщущих в поисках корма (рис. 15, 16) (Морозов, 2004; Morozov, 2009).

Результаты обследований кратко подытожены ниже, основное внимание уделено «лесным» и «опушечным» видам. Последние два понятия используются здесь в предельно широком смысле, но при этом имеется ввиду биотопическая приуроченность только в гнездовой период. При объединении результатов 1929–1935 и 1949–1963 гг. – для характеристики в целом состава фауны до окружения ПКО городской застройкой – мы используем для сравнения с ними сведения за весь период (1987)1990–2008 гг. Если же материалы первых двух инвентаризаций рассматриваются порознь, для сравнения с ними берутся данные за период (1987)1990–1997 гг. Это сделано для того, чтобы сравниваемые периоды имели сопоставимую продолжительность.

На территории ПКО в общей сложности отмечены 134 вида птиц (не считая тех, что наблюдались только в беспосадочном полете выше крон деревьев). В 1929–1935, 1949–1963 и 1987–1997 гг. были зарегистрированы 78, 78 и 100 видов, соответственно. Число видов, отмеченных во время хотя бы одной из двух первых инвентаризаций (с добавлением еще одного, обнаруженного в 1940-е гг.), и на протяжении периода 1987–2008 гг. составило соответственно 93 и 114. Однако, даже при многолетних наблюдениях, общее число видов (включая редкие залеты) или число видов, встреченных вне периодов гнездования, – показатели, сильно зависящие от интенсивности наблюдений, тактики обследования местности, а также случайности. Более «консервативным» в этом отношении показателем является число гнездящихся видов.

Всего за последние 80 лет на территории ПКО гнездились или предположительно гнездились 93 вида. В 1929–1935 и 1949–1963 гг. число достоверно или предположительно гнездившихся видов составляло 47 и 50, соответственно. В 1990–1997 гг. критериям «доказанного» (confirmed) или «вероятного» (probable) гнездования соответствовал характер пребывания 61 вида; еще 11 видов попали в категорию «возможно» (possible) гнездившихся (см. Hagemeijer, Blair, 1997; Калякин, Волцит, 2007). Общее число достоверно и предположительно гнездившихся видов во время хотя бы одной из двух первых инвентаризаций составило 59–60. В период 1990–2008 гг. характер пребывания 72 видов соответствовал критериям «доказанного» или «вероятного», еще 8 видов – «возможно» гнездования. Заметим, что из числа лесных и «опушечных» видов голубеобразных, дятлообразных и воробьиных птиц, для которых хотя бы раз с начала XX века был установлен факт размножения в Московской области, только 14 (вяхирь *Columba palumbus*, обыкновенная горлица *Streptopelia turtur*, зеленый дятел *Picus viridis*, седой дятел *P. canus*, желна *Dryocopus martius*, средний пестрый дятел *Dendrocopos medius*, трехпалый дятел *Picoides tridactylus*, мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis*, деряба *Turdus viscivorus*, московка *Parus ater*, князек *P. cyanus*, ремез *Remiz pendulinus*, обыкновенная чечетка *Acanthis flammea*, овсянка-ремез *Emberiza rustica*) ни разу не отмечались на территории ПКО в качестве гнездящихся или предположительно гнездящихся.

Разумеется, на протяжении 80 лет происходили некоторые изменения видового состава гнездящихся птиц. Пятнадцать видов считались гнездящимися по крайней мере в один из двух периодов, предшествовавших окружению ПКО городской застройкой (1929–1935 и 1949–1963 гг.), но не были отмечены как достоверно или вероятно гнездящиеся в 1990–2008 гг.: обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus*, перепел *Coturnix coturnix*, перевозчик *Actitis hypoleucos*, клинтух *Columba oenas*, обыкновенный козодой *Caprimulgus europaeus*, вертишейка *Jynx torquilla*, лесной жаворонок *Lullula arborea*, полевой жаворонок *Alauda arvensis*, галка *Corvus monedula*, славка-мельничек *Sylvia curruca*, желтоголовый королек *Regulus regulus*, луговой чекан *Saxicola rubetra*, пухляк *Parus montanus*, хохлатая синица *P. cristatus*, обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella*. Некоторые из них (славка-мельничек, желтоголовый королек, луговой чекан, обыкновенная овсянка) все же регистрировались в пределах ПКО в отдельные годы двух последних десятилетий в качестве «возможно гнездящихся» видов с крайне низкой численностью.

В 1990–2008 гг. в ПКО были впервые отмечены как достоверно или вероятно гнездящиеся следующие 28 видов: огарь *Tadorna ferruginea*, кряква *Anas platyrhynchos*, гоголь *Bucephala clangula*, тетереvятник *Accipiter gentilis*, перепелятник *A. nisus*, чег-

лок *Falco subbuteo*, камышница *Gallinula chloropus*, малый зуек *Charadrius dubius*, черныш *Tringa ochropus*, сизая чайка *Larus canus*, речная крачка *Sterna hirundo*, сизый голубь *Columba livia*, белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*, деревенская ласточка *Hirundo rustica*, сойка *Garrulus glandarius*, кедровка *Nucifraga caryocatactes*, ворон *Corvus corax*, крапивник *Troglodytes troglodytes*, лесная завирушка *Prunella modularis*, зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides*, малая мухоловка *Ficedula parva*, варакушка *Luscinia svecica*, черный дрозд, юрок *Fringilla montifringilla*, обыкновенная зеленушка *Chloris chloris*, обыкновенный снегирь *Pyrrhula pyrrhula*, обыкновенный дубонос *Coccothraustes coccothraustes*, камышовая овсянка *Emberiza schoeniclus*. По меньшей мере 20 из них до начала или в течение периода 1990–2008 гг. стали регулярно гнездящимися (или вероятно гнездящимися) видами. Четыре редкие, нерегулярно или однократно гнездившиеся (сизая чайка, лесная завирушка) или «вероятно гнездившиеся» (кедровка, юрок), вида были впервые отмечены в этом качестве лишь в 2000-е гг. Непродолжительная «колонизация» ПКО кедровками в 2000-е гг. (включая и два весенне-летних сезона) была, по всей видимости, следствием временного всплеска численности этого вида в Подмоскowie, продолжавшегося несколько лет.

Что касается отдельно группы лесных и опушечных птиц, 44 и 51 вид (предположительно) гнездилися в ПКО до окружения его растущим городом (1929–1935 и/или 1949–1963 гг.) и в 1990–2008 гг., соответственно. В периоды 1929–1935, 1949–1963 и 1990–1997 гг. этот статус имели 36, 38 и 45 видов. Таким образом, наблюдалось некоторое увеличение, а не снижение числа гнездящихся видов, связанных с лесными биотопами. Десять из них исчезли или утратили статус (вероятно) гнездящихся, тогда как 17 появились в этом качестве между стадиями до и после окружения ПКО застройкой. Необходимо подчеркнуть, что некоторые из этих «колонистов» (например, сойка, лесная завирушка, черный дрозд) давно стали обычными или многочисленными гнездящимися видами городских парков и других озелененных территорий с древесной растительностью в ряде областей Западной и Центральной Европы (Cramp, 1988; Flade, 1994; Hagemeijer, Blair, 1997; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003), но продолжают оставаться «настоящими лесными видами» в центре европейской части России. По меньшей мере 5 из 10 исчезнувших на гнездовании видов были редки или немногочисленны в ПКО на стадии его расположения в пригороде Москвы. Более того, если говорить о них, исчезновение из ПКО вертишейки, лесного жаворонка и хохлатой синицы, по всей видимости, было обусловлено широкомасштабным снижением численности на региональном уровне в большей степени, чем «локальной реакцией» этих видов на рост города (Морозов, 1996). Кроме того, на статус желтоголового короля, пухляка и хохлатой синицы могли негативно повлиять почти полное исчезновение старых елей и рубки ухода в 1930–1940-е гг. (Бельский, Чмутова, 1951).

Однако, в целом облесенная часть ПКО подвергалась неблагоприятным для птиц изменениям местообитаний между пригородной и городской стадиями в меньшей степени, чем открытые биотопы. Напротив, увеличение возраста древостоя, некоторое снижение рекреационной нагрузки и интенсивности санитарных рубок, накопление мертвой древесины в глубине лесного массива, главным образом в заповедной дубраве ГБС РАН, по всей видимости, увеличивали привлекательность этой территории для лесных птиц на протяжении последних 5–6 десятилетий (рис. 17, 18). Впрочем, многие «колонисты» (в статусе гнездящихся и вероятно гнездящихся видов) ПКО, а именно тетеревики, чег-



Рис. 17. Слеток тетеревятника возле гнезда, заповедная дубрава ГБС, 26 июня 2007 г.

Рис. 18. Длиннохвостая синица около гнезда, устроенного на высоте 2,3 м между двумя стволами лещины и куском застрявшей дубовой коры; заповедная дубрава ГБС, 21 апреля 2004 г.

лок, белоспинный дятел, сойка, ворон, крапивник, зеленая пеночка, малая мухоловка, черный дрозд, обыкновенная зеленушка и обыкновенный дубонос, продолжали оставаться, стали или становятся более или менее регулярно гнездящимися видами также и в других крупных лесных массивах города. Примечательно, что среди них присутствуют «представители» разных трофических групп, в том числе насекомоядные виды, а также немало открытогнездящихся видов.

Группа видов, тесно связанных с сельскохозяйственным ландшафтом (включая и некоторые опушечные виды), понесла наибольшие относительные потери в результате окружения ПКО застройкой. Перепел, полевой жаворонок и луговой чекан практически исчезли вследствие уничтожения пригодных для их гнездования местообитаний. Обыкновенная пустельга и обыкновенная овсянка – «опушечные» виды, для которых поля и луга являются важными кормовыми биотопами, – также перестали гнездиться в ПКО. Обыкновенная овсянка в прошлом была среди наиболее обычных на этой территории видов, но затем резко сократилась в численности, как и на других природных территориях Москвы (например, Флинт, Тейхман, 1976; Авилова, Еремкин, 2003) и С.-Петербурга (Мальчевский, Пукинский, 1983). Крах локальной популяционной группировки наблюдался и у сороки – вида, исходно также связанного с сельским ландшафтом, – которая была многочисленна в ПКО вплоть до начала 1990-х гг., затем неуклонно снижала численность, а в последние годы была представлена небольшим числом гнездящихся пар.

В 1929–1935 и 1949–1963 гг. в ПКО не было зафиксировано гнездование каких-либо водоплавающих птиц. Появление 6 видов в дальнейшем (в настоящее время все они, кроме сизой чайки, гнездятся регулярно) обусловлено устройством на этой территории значительного числа прудов в середине прошлого столетия. Заселение ПКО огарем, кряквой, гоголем и камышницей было частью процесса формирования городских группировок этих видов в Москве в разные периоды второй половины XX века (Авилова, Еремкин, 2001; Авилова и др., 2001, 2003). Гоголи размножаются как в дуплянках, так и в дуплах естественного происхождения, то есть на данной территории отчасти тоже связаны со старовозрастным древостоем.

Еще два больших лесных массива – Лесная Опытная Дача МСХА с прилежащими участками древесной растительности (см. табл. 1) (Моравов, Смолин, 1960; Авилова, Еремкин, 2003; Авилова и др., 2007 и ссылки в этих работах) и Измайловский Лес (облесенная площадь более 10 км²) (Промптов, 1932; Флинт, Кривошеев, 1962; Флинт, Тейхман, 1976) – были охвачены менее продолжительными фаунистическими инвентаризациями (1–3 года каждая) на стадиях до и после окружения их городской застройкой. Суммируя результаты этих работ, можно сказать, что в целом они не находятся в резком противоречии с основным выводом, сделанным на основании работы в ПКО. Однако в лесном массиве МСХА в последнее время было отмечено несколько меньшее число гнездящихся и предположительно гнездящихся видов, чем в начале прошлого века (55 против 63), но большее, чем в 1958 г. (41). В некоторых публикациях отмечается тенденция (не обнаруженная в ПКО, см. выше) к обеднению гнездовой авифауны в середине XX века (Флинт, Тейхман, 1976; Авилова, Еремкин, 2003; Авилова и др., 2007). Резонно предположить, что обеднение (включавшее в себя компонент, обусловленный непосредственной «реакцией» видов на соседство природной территории с городом, то есть не связанный с уничтожением или нарушением структуры биотопов внутри природной территории) действительно имело место в некоторых крупных лесных массивах в этот «переходный» период, но позже сменилось процессом обогащения гнездовой авифауны, включавшим и возвращение ряда ранее гнездившихся видов (см., например, Константинов и др., 1990; Воронецкий, 2000; Авилова и др., 2007; Фридман и др., 2008). Вместе с тем нельзя исключить, что впечатление о снижении числа гнездящихся видов в середине прошлого столетия – артефакт, причина которого кроется в малой продолжительности фаунистических обследований в этих лесных массивах.

Таким образом, постепенное «окружение» больших (площадью более 2,5–3 км²) и имеющих относительно компактную форму лесных массивов городской застройкой, их «перемещение» с окраин вглубь города в процессе его дальнейшего роста не обязательно сопровождаются обеднением видового состава гнездящихся птиц и уменьшением доли лесных видов, по крайней мере на отрезках времени 5–10 десятилетий. Очевидно, нарушение структуры или уничтожение биотопов и сильная рекреационная нагрузка являются более важными причинами исчезновения многих гнездящихся видов (см. Беляев, 1937, 1938; Птушенко, 1976; Ильичев, 1990; Константинов и др., 1990; Храбрый, 1991). Это заключение касается изменений, происходящих в составе авифауны непосредственно до, во время и после «поглощения» окрестностей лесного массива городом. Оно не распространяется на целый ряд видов (преимущественно – невооруженнообразных птиц средних и крупных размеров, например лесных тетеревиных

птиц, многих хищных птиц и сов), плохо переносящих соседство больших населенных пунктов, особенно если последнее сочетается с сильной фрагментацией лесных массивов и их изоляцией друг от друга. Эти виды обычно исчезают на более ранних стадиях урбанизации, задолго до начала непосредственного «окружения» островов леса растущим городом.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В КРУПНЫХ ЛЕСОПАРКАХ МОСКВЫ

Результаты собственных исследований и литературные сведения, касающиеся двух последних десятилетий, можно резюмировать следующим образом. Во внутренних (в меньшей степени подверженных антропогенным воздействиям) частях крупных лесных массивов на участках без или с незначительным количеством искусственных гнездовий обычно (со)доминировали следующие один, два или все три вида: зяблик *Fringilla coelebs*, большая синица и лазоревка. В некоторых биотопах плотность населения каждого из них регулярно (из года в год или не ежегодно) превышала, нередко намного, 10 территорий (пар)/10 га. Оба вида синиц были многочисленны главным образом в старых дубравах и липняках, где много дупел естественного происхождения. Как правило, большая синица численно доминировала над лазоревкой, нередко более чем в 1,5 раза. Подобное численное «соподчинение» между ними характерно и для участков городской застройки.

В глубине лесного массива ПКО и, очевидно, еще нескольких крупных лесопарков плотность населения зарянки и певчего дрозда также достигала вышеупомянутого уровня или превышала его. Судя по всему, в отдельные годы на некоторых участках леса рубеж 10 территорий/10 га одолевали еще два вида: мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* и пеночка-трещотка. Однако для них даже в предпочитаемых ими биотопах в годы высокой численности более типичными, по всей видимости, были значения между 5 и 10 территориями/10 га. В ГБС учет числа постоянных территорий и гнездящихся пар мухоловки-пеструшки методом картирования сильно осложняла подвижность местных самцов и/или присутствие значительного числа мобильных холостых самцов, занимающих временные территории на короткое время. У пеночки-трещотки локальные плотности населения очень сильно изменялись по годам (на 30-гектарной площадке в дубраве ГБС число территорий в 1992–1994 и 1999–2004 гг. варьировало от нуля в 2003 г. до 26 в 1994 г.; наиболее резкое изменение от года к году составило от трех территорий в 1993 г. до 26 в 1994 г.), что характерно для этого вида и вне городских ландшафтов, в том числе в обширных массивах старого леса (см. Wesołowski, Tomiałojć, 1997). Локальной плотности в диапазоне 5–10 территорий/10 га, по крайней мере в некоторые годы, достигала также славка-черноголовка *Sylvia atricapilla*. Еще раз отметим, что ежегодно во второй половине весны одним из самых многочисленных видов в большинстве крупных лесопарков, в том числе в их внутренних частях (кроме внутренних частей самых обширных массивов леса), становилась также серая ворона. Однако это происходило главным образом за счет концентрации неразмножающихся особей, занятых поисками корма (см. предыдущий и последний разделы статьи). Высокая локальная плотность гнездования серой вороны наблюдалась лишь на некоторых периферических участках крупных лесопарков, а также в небольших парках.

При наличии большого количества дупел естественного происхождения или искусственных гнездовий вдоль опушек и на участках с разреженным древостоем, особенно если они примыкали к газонам, пахотным землям, пустырям и некоторым другим открытым биотопам, в числе (со)доминантов зачастую оказывались полевой воробей *Passer montanus* и обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris*. Искусственные гнездовья с маленьким диаметром летка заселялись, как и в прежние десятилетия, преимущественно полевыми воробьями и мухоловками-пеструшками. Домовый воробей *Passer domesticus* в значительных количествах отмечался только на крайней периферии крупных лесных массивов при наличии поблизости построек и антропогенных источников корма. При изобилии мест для размещения гнезд высокая плотность гнездования этого вида наблюдалась в небольших парках и на озелененных территориях города. В некоторых периферических или примыкающих к открытым участкам частях лесопарков высокой локальной плотности, преимущественно за счет колониального гнездования, достигал рябинник.

Во многих крупных лесных массивах Москвы регулярно или периодически гнездились или отмечались в гнездовой период также следующие лесные и/или «опушечные» виды: тетеревятник, чеглок, серая неясыть *Strix aluco*, ушастая сова *Asio otus*, большой пестрый *Dendrocopos major*, белоспинный и малый пестрый *D. minor* дятлы, лесной конек *Anthus trivialis*, обыкновенная иволга *Oriolus oriolus*, сойка, ворон, крапивник, зеленая пересмешка *Hippolais icterina*, садовая славка *Sylvia borin*, пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*, пеночка-теньковка *Ph. collybita*, зеленая пеночка, серая мухоловка *Muscicapa striata*, малая мухоловка, обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, обыкновенный соловей *Luscinia luscinia*, белобровик *Turdus iliacus*, длиннохвостая синица *Aegithalos caudatus*, обыкновенный поползень, обыкновенная пищуха *Certhia familiaris*, обыкновенная зеленушка, чиж *Spinus spinus*, щегол *Carduelis carduelis*, обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*, обыкновенный снегирь и обыкновенный дубонос. Насколько мы можем судить, лишь у очень немногих из них, например у пеночки-веснички, в некоторые годы в немногих местах локальная плотность достигала 3–5 территорий/10 га.

Еще некоторые лесные и/или «опушечные» виды (а также виды, исходно связанные с опушками и/или небольшими островками леса, но в городских условиях гнездящиеся преимущественно за пределами лесных массивов) в гнездовой период отмечались с низкой плотностью, многие крайне нерегулярно, в немногих или единственном крупных лесных массивах города: перепелятник, обыкновенная пустельга (в настоящее время большинство пар в городе гнездится вне лесных массивов), черныш, клинтух, обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*, желна, вертишейка, трехпалый дятел, кедровка, грач *Corvus frugilegus* (в настоящее время как гнездящийся вид почти исчез с территории города), галка *C. monedula* (большинство пар гнездится в постройках человека вне лесных массивов), лесная завирушка, славка-мельничек, желтоголовый королек, пухляк, московка, клест-еловик *Loxia curvirostra*. Кроме того, наблюдались «попытки вселения» в московские лесопарки среднего пестрого дятла и мухоловки-белошейки, что связано, вероятно, с расширением ареалов этих видов.

В 1992–1994 и 1999–2001 гг. на 30-гектарной площадке в дубраве ГБС число гнездящихся видов (у которых в данный год хотя бы половина гнездовой территории располагалась в пределах площадки) варьировало от 23 до 30. Среди них 16 видов отмечались в этом качестве ежегодно. За все время работ с 1992 по 1997 и с 1999 по 2008 гг.

в общей сложности у 43 видов хотя бы половина гнездовой территории располагалась в пределах площадки. Сравнимыми (полученными сходными методами) данными по широколиственным лесам Подмосковья, ни собственными, ни литературными, мы не располагаем. Леса с доминированием широколиственных пород (разумеется, с иными составом древостоя и структурой), расположенные на заповедных территориях в более отдаленных областях Восточной Европы, имеют несколько более богатый состав видов (см., например, Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesołowski, 1996; Косенко, 2007). Так, на площадке гораздо меньшего размера (14,4 га) в дубраве с примесью березы, ели и сосны в заповеднике «Брянский Лес» (приблизительно 440 км юго-западнее Москвы) в 1993–1995 и 2004–2006 гг. регистрировались от 24 до 30 гнездящихся видов, 18 из них – ежегодно (Косенко, 2007). Однако при сравнении видовых списков становится ясно, что эти различия обусловлены, главным образом, отсутствием в дубраве ГБС: (1) трех «западных» видов (среднего пестрого дятла, мухоловки-белошейки и черноголовой гаички *Parus palustris*), очень редких в Москве и Подмосковье (Птушенко, Иноземцев, 1968; Калякин, Волцит, 2006); (2) нескольких видов (трехпалого дятла, желтоголового королька, московки, хохлатой синицы, обыкновенного снегиря), обитание которых в «брянской» дубраве объясняется значительной примесью хвойных пород в древостое, как на самой площадке, так и в окружающих ее лесах; и (3) таких видов, как, например, чирок-свистунок, рябчик, вальдшнеп, гнездование которых в большинстве лесных массивов Москвы в настоящее время маловероятно или невозможно.

Что касается суммарной плотности населения птиц в гнездовой период, можно утверждать, что в некоторых широколиственных лесах Москвы в настоящее время она выше, чем в тех широколиственных лесах Восточной и Центральной Европы, которые входят в состав обширных лесных массивов (в пределах полосы хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, вне городских ландшафтов). В последних методом картирования гнездовых территорий обычно фиксировались значения менее 90–100 территорий/10 га (см. Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesołowski, 1990; Flade, 1994; Tomiałojć, 1998, 2000; Косенко, 2007). В старых и спелых дубравах ПКО, а также в старых липняках на склонах правого берега Москвы-реки в Фили-Кунцевском лесопарке и на Воробьевых Горах суммарные плотности в конце 1990-х и в 2000-е гг. превышали 110–120 территорий/10 га. Эти величины занимают промежуточное положение или близки к значениям, зарегистрированным тем же методом в некоторых небольших лесных массивах и городских парках Западной и Центральной Европы (до 150–200 территорий/10 га и даже больше). Необходимо особо подчеркнуть, что в лесопарках Москвы суммарная плотность достигла довольно высоких значений в условиях отсутствия или малочисленности целого ряда видов, многочисленностью которых во многом и объясняются чрезвычайно высокие суммарные показатели плотности населения птиц в некоторых городских парках и сильно фрагментированных лесах Центральной и/или Западной Европы. Имеются ввиду: вяхирь, грач, галка, лесная завирушка, черный дрозд (в Москве пока довольно многочислен лишь в ГБС), крапивник (см. Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesołowski, 1990; Flade, 1994; Tomiałojć, 1998, 2000; Wesołowski, 2007a и ссылки в этих работах).

Высокие суммарные плотности населения птиц в старых дубравах и липняках (в отсутствие или при небольшом количестве искусственных гнездовий для птиц) Мос-

квы обусловлены, в первую очередь, многочисленностью вторичных дуплогнездников. К этой гильдии относят виды, которые размножаются в дуплах, но не способны их выдалбливать, поэтому зависят от наличия и доступности дупел естественного происхождения, дупел, изготовленных другими животными, или их искусственных заменителей (искусственных гнездовых или полостей в сооружениях человека). В нескольких крупных лесных массивах Москвы еще некоторые виды и группы близких видов (в первую очередь дрозды) также достигли довольно высоких плотностей населения.

ЕСТЬ ЛИ ПРИЗНАКИ ЖЕСТКОЙ КОНКУРЕНЦИИ МЕЖДУ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫМИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЛИЗКИМИ ВИДАМИ?

Тренды изменения численности и некоторые аспекты экологии нескольких модельных видов, относящихся к двум вышеупомянутым гильдиям, изучались преимущественно в ПКО. Основные результаты и соображения, касающиеся представлений о конкурентном высвобождении и компенсации плотностью, вкратце изложены ниже.

Вторичные дуплогнездники с ранними сроками размножения. Длительное время считалось, что плотность населения представителей этой гильдии в гнездовой период жестко лимитируется количеством пригодных для гнездования дупел (что подтверждается многократным возрастанием плотностей населения после развешивания дуплянок), а между видами в условиях совместного обитания существует конкуренция за места гнездования (см., например, Лэк, 1957; von Haartman, 1957, 1971a; Perrins, 1979; Newton, 1994). Однако в Европе многие исследования такого рода проводились в относительно молодых или средневозрастных лесах, в которых количество дупел естественного происхождения могло быть крайне малым к тому же и из-за породного состава древостоя и проведения лесохозяйственных мероприятий (санитарных рубок и т. п.). Кроме того, среди собственно лесных видов птиц наибольший подъем численности после развески дуплянок обычно наблюдается у мухоловки-пеструшки – вида, предпочитающего дуплянки естественным дуплам (van Balen et al., 1982; Lundberg, Alatalo, 1992). Отдельные работы последних десятилетий продемонстрировали отсутствие острого дефицита подходящих для гнездования естественных дупел в некоторых североамериканских и старовозрастных европейских лесах (например, Waters et al., 1990; Walankiewicz, 1991; Newton, 1994; Wesołowski, 2007b).

Подавляющее большинство исследований по экологии вторичных дуплогнездников выполнено на птицах, поселившихся в дуплянках. Отдельные специалисты призывают воздерживаться от широких экстраполяций результатов этих работ и уделять больше внимания изучению птиц, гнездящихся в дуплах естественного происхождения в местах отсутствия дуплянок (Nilsson, 1986; Walankiewicz, 1991; Newton, 1994; Wesołowski, Stańska, 2001; Mitrus, 2003; Wesołowski, 2007b). Например, некоторые факты дают основания предполагать, что особи, размножающиеся в дуплянках и естественных дуплах, испытывают далеко не одинаковый пресс со стороны паразитов и разоряющих гнезда хищников и, в этом смысле, находятся под разным – и по силе, и по направлению – давлением отбора (Wesołowski, Stańska, 2001). Необходимо уделять больше внимания изучению птиц, гнездящихся в условиях отсутствия искусственных гнездовых

Таких работ пока немного, еще меньше число мест проведения многолетних исследований подобного рода (van Balen et al., 1982; Nilsson, 1986; Wesołowski, 1989, 2007b; Walankiewicz, 1991 и ссылки в этих работах).

Из девяти мелких видов вторичных дуплогнездников, гнездящихся в настоящее время в лесопарках Москвы, семь – обыкновенный скворец, большая синица, лазоревка, московка, обыкновенный поползень, полевой и домовый воробьи – характеризуются более или менее ранними сроками начала размножения. В норме они приступают к гнездованию до прилета еще двух видов – мухоловки-пеструшки и вертишейки, и поэтому имеют более широкий выбор не занятых дупел. Птицы последнего вида (как, впрочем, и скворцы) способны легко решать «проблему занятости» силовым способом, выгоняя из дупел подходящего размера более мелких конкурентов. Однако в последние десятилетия вертишейка была слишком малочисленна в московском регионе, чтобы быть сколько-нибудь серьезной «помехой» для других членов гильдии. Два факкультативных вторичных дуплогнездника – обыкновенная горихвостка и зарянка – также приступают к размножению сравнительно поздно.

В крупных лесных массивах Москвы при отсутствии дуплянок очень высокая локальная плотность гнездования наблюдается, преимущественно в старых дубравах и липняках, у четырех видов: большой синицы, лазоревки, полевого воробья и скворца. Последние два вида, собирающие корм преимущественно за пределами сомкнутых древостоев, зачастую в открытых биотопах, гнездятся с высокой плотностью лишь вблизи границ сомкнутого леса или на участках с разреженным древостоем. Особенно плотные поселения (вплоть до одновременного размножения нескольких пар в дуплах одного дерева) характерны для старых липняков, произрастающих на береговых склонах Москвы-реки в Фили-Кунцевском лесопарке и на Воробьевых Горах. В обоих местах скворцы собирают значительную (возможно, основную) часть корма на противоположном берегу реки – в сельскохозяйственных угодьях Нижних Мневников и на территории спорткомплекса «Лужники», соответственно. Иными словами, высокие локальные плотности этих двух видов во многом объясняются приграничным эффектом, точнее тем обстоятельством, что индивидуальные участки в гнездовой период, как правило, простираются довольно далеко за пределы собственно гнездового биотопа (см. Naila, 1988; Tomiałojć, 1998). Оба вида были малочисленны или отсутствовали во внутренних частях тех крупных лесных массивов, которые имеют более или менее компактную форму. Так, максимальная численность полевого воробья и скворца на 30-гектарной площадке в ГБС за весь период исследований составила пять пар (1992 г.) и одну пару (2001 г.), соответственно. Напротив, плотность населения обоих видов синиц была высокой как в периферических, так и во внутренних частях ряда крупных лесных массивов (как, впрочем, и на многих участках городской застройки, при наличии древесной растительности).

Большая синица и лазоревка – виды со сходными биотопическими предпочтениями, широко перекрывающимися пищевыми спектрами, параметрами гнездовых дупел и дупел для ночевки в зимний период (Dhondt, 1989). В исследованиях с использованием дуплянок получены довольно убедительные доказательства конкуренции между ними за дупла в зимний и гнездовой периоды. Более крупная большая синица имеет преимущества в конкуренции за дупла, но, по всей видимости, уступает лазоревке в конкуренции за пищу (гусениц) в гнездовой период, если таковая возникает (Perrins,

1979; Dhondt, Eyckerman, 1980; Minot, Perrins, 1986; Török, 1987; Dhondt, 1989; Török, Toth, 1999 и ссылки в этих работах).

До 1960–1970-х гг. лазоревка была малочисленна в Москве (Строков, 1962; Благо-склонов, 1977) и Московской области (Птушенко, Иноземцев, 1968). В ПКО она была немногочисленным гнездящимся видом (Кротов, 1941; Бельский, 1954; Благо-склонов, 1977). Однако между 1970-ми и 1990-ми гг. численность и локальные плотности насе-ления лазоревки в городе в гнездовой период возросли по меньшей мере на порядок, сильно увеличилась и численность большой синицы. В 1993–1995 и 1999–2004 гг. в заповедной дубраве ГБС плотность населения у лазоревки в гнездовой период варьиро-вала от 16 до 33 территорий/10 га (см. ниже). У большой синицы в те же годы, кроме 1995, она была там, по меньшей мере, в 1,2–2 раза выше. Близкие уровни плотности обоих видов зафиксированы в 2000–2004 гг. при проведении маршрутных учетов (в оптимальные сроки для оценки плотности гнездования этих видов – во второй полови-не апреля и начале мая) в старых липняках Фили-Кунцевского лесопарка и Воробьевых Гор, где также отсутствовали дуплянки. Самые высокие московские показатели достиг-ли уровней, прежде отмечавшихся лишь в наиболее густонаселенных этими видами лесах с дуплянками в материковой части Западной Европы и Британских островов (Perrins, 1979; Wesolowski et al., 1987; Cramp, Perrins, 1993; Flade, 1994; Solonen, 2001).

Не прошло и 30 лет с тех пор, как К.Н. Благо-склонов (1981, стр. 52) писал про Москву: «На массовое привлечение синиц разных видов, горихвосток, поползней, вер-тишек и других мелких птиц, к сожалению, рассчитывать нельзя. Только большая синица может стать относительно многочисленным гнездящимся видом». Действи-тельно, подъем численности обоих видов в городе в последние десятилетия вряд ли можно объяснить только локальными причинами, такими как развешивание дупля-нок и зимняя подкормка на некоторых природных территориях города. Скорее, он обусловлен общим ростом численности в центре европейской части России и синур-бизацией этих видов (Константинов и др., 1990; Konstantinov et al., 1996; Фридман и др., 2008). Факт существенного увеличения плотностей гнездования в московских лесопарках, особенно в отсутствие дуплянок, уже сам по себе наводит на мысль о некотором преувеличении значения количества дупел и конкуренции за них, во вся-ком случае, в отношении старых древостоев из широколиственных пород. Впрочем, это предположение не исключает возможности того, что в некоторых лесопарках го-рода рост локальных плотностей населения синиц мог быть (отчасти) обусловлен уве-личением количества дупел в процессе старения древостоев. Исследования в запо-ведной дубраве ГБС дали некоторую дополнительную информацию.

Во многих регионах и биотопах важными «поставщиками» дупел для вторичных дуплогнездников являются дятлы (см. обзор: Wesolowski, 2007b). В ПКО в период 1992–2008 гг. регулярно гнездились большой пестрый (в 1992–1994 и 1999–2007 гг. на 30-гектарной площадке 1–4 жилых дупла ежегодно, в среднем 1,9) (Рис. 19), малый пестрый (0–2, в среднем 0,8) и белоспинный (0–2) дятлы. У первых двух видов число пар, индивидуальные территории которых заходили на площадку, было больше (еже-годно, по меньшей мере, четыре и две, соответственно) числа жилых дупел, непосред-ственно располагавшихся в ее пределах. Кроме того, в осенне-зимний период в лес-ном массиве ежегодно держалась желна (по всей видимости, более одной особи). Однако лишь 9% жилых гнезд у большой синицы ($n=121$) и 3% у лазоревки ($n=263$),



Рис. 19. Большой пестрый дятел возле дупла с птенцами, дубрава ГБС, 17 июня 2007 г.

Рис. 20. Дупло естественного происхождения в стволе живого дуба, занятое лазоревками; заповедная дубрава ГБС, конец мая 2000 г.

найденных в периоды 1993–1997 и 1999–2006 гг., были устроены в дуплах, выдолбленных дятлами. Большинство пар синиц использовали для размножения дупла естественного происхождения – полости внутри стволов или крупных ветвей живых и погибших деревьев, возникшие в результате разрушения древесины. Летками в таких дуплах обычно служат места выпадения сучьев, реже – не полностью заросшие участки продольных трещин, ведущих в такие полости (Рис. 20).

У синиц лишь очень немногие пары после успешного завершения размножения гнездились второй раз в году, во всяком случае – в заповедной дубраве. В 1993–1997 и 1999–2006 гг. на площадке большинство гнезд (наблюдалось, по меньшей мере, строительство) обоих видов располагалось в живых (лазоревка: 67%, $n=263$; большая синица: 64%, $n=121$; но многие из них – в мертвых частях живых деревьев) или погибших (лазоревка: 27%; большая синица: 14%) деревьях дуба. Большинство гнезд помещалось в дуплах, располагавшихся выше 5 м (лазоревка: 80%, $n=261$; большая синица: 78%, $n=121$). Более половины гнезд лазоревки (58%) и менее половины гнезд большой синицы (40%) находились выше 10 м. Выше 15 м помещались 21% и 16% гнезд, соответственно. Жилые дупла двух видов зачастую располагались на небольших расстояниях друг от друга. За период 1999–2004 гг. одновременное размножение обоих видов синиц в дуплах одного дерева регистрировалось шесть раз. Наименьшие расстояния между летками дупел при этом составили 1,0 м, 1,4 и приблизительно 1,7 м (Морозов, 2003 и неопубл.).

В заповедной дубраве ГБС на модельном участке площадью 11,8 га, в пределах которого осуществлялось картирование территорий индивидуально маркированных особей, в 1993–1995, 1999 и 2000 гг. плотность населения лазоревки варьировала от 15,7 (1994 г.) до 30,1 (2000 г.) территорий/10 га (средняя – 22,0 территорий/10 га). В



Рис. 21. Гнездовое дупло лазоревки сезона 2003 г. (на высоте 17 м), «запломбированное» в ноябре 2003 г.; заповедная дубрава ГБС, апрель 2004 г. Некоторые недоступные дупла, в том числе это, удалось заблокировать с соседних деревьев с помощью телескопического пластикового удилища.

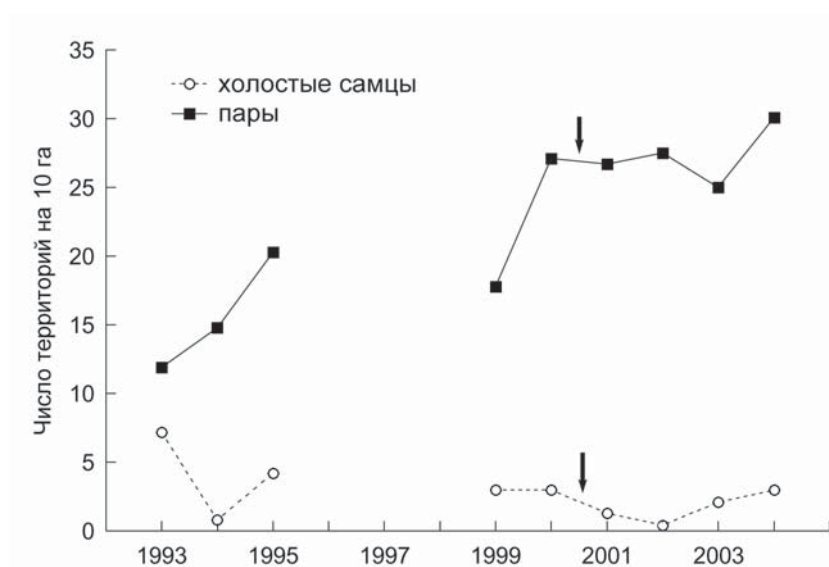


Рис. 22. Динамика плотности населения лазоревки по годам на модельном участке площадью 11,8 га в заповедной дубраве ГБС. Стрелками показано начало четырехлетнего эксперимента по блокированию гнездовых дупел.

эти же годы плотность за вычетом территорий холостых самцов, доля которых составляла от 5% (1994 г.) до 38% (1993 г.), изменялась в диапазоне от 11,9 (1993 г.) до 27,1 (2000 г.) пар/10 га (средняя – 18,4 территорий/10 га).

В ряде исследований было показано, что при совместном обитании двух видов лазоревки предпочитают занимать дупла с меньшими диаметрами летков, делающими дупла недоступными для больших синиц (Dhondt, Eyckerman, 1980; Minot, Perrins, 1986; Kempenaers, Dhondt, 1991). В дубраве ГБС лазоревки, приступающие к гнездованию в среднем раньше больших синиц, занимали в среднем менее объемные дупла с меньшими диаметрами летков. Однако при этом параметры гнездовых дупел двух видов все же широко перекрывались, многие дупла использовались обоими видами в разные годы. Некоторые дупла на площадке использовались для гнездования более трех лет одним или разными видами, включая и мухоловку-пеструшку (Морозов, неопубл.).

После гнездового сезона 2000 г. на модельном участке был проведен четырехлетний эксперимент, с помощью которого мы стремились выяснить, ограничивается ли, и если да, то в какой мере, плотность гнездования лазоревки количеством и доступностью подходящих дупел, либо последние имеются в избытке. Летки гнездовых дупел и дупел, демонстрировавшихся холостыми самцами (кроме тех, которые не удавалось найти на гнездовых территориях или до которых не удавалось добраться), по окончании сезона размножения были заткнуты палками, пучками веток или самодельными затычками (Рис. 21). Осенью 2000 г. 29 гнездовых дупел лазоревки, найденных нами в 1999 и 2000 гг., были «запломбированы» и, соответственно, не использовались птицами в 2001 г. Летом 2001 г. после вылета птенцов были заблокированы либо выбиты из «жилого фонда» вследствие падения деревьев еще 23 дупла, в которых лазоревки гнездились в этом году (заблокированные дупла 1999 и 2000 гг. оставались недоступными). То же самое было сделано в послегнездовой период или осенью 2002 и 2003 гг. соответственно с 28 и 24 «новыми» дуплами, в которых лазоревки селились в эти два года. Блокирование дупел не привело к сколько-нибудь существенному снижению плотности населения лазоревки (в 2001–2004 гг. 27,1–33,1; в среднем 29,0 территорий/10 га) или увеличению доли холостых территориальных самцов на модельном участке (1,5–9%). Последний показатель, напротив, именно во время эксперимента достиг минимального значения (в 2002 г.) за весь период исследований. Плотность собственно гнездования (за вычетом территорий холостых самцов) в 2000–2004 гг. была выше, чем в 1990-е гг., и слабо изменялась от года к году (25,0–30,1; в среднем 27,3 пар/10 га) (Рис. 22). В первые два года эксперимента успешность гнездования лазоревки на модельном участке оставалась на том же уровне, что в 1999–2000 гг., но снизилась в 2003–2004 гг. (Морозов, 2009). Несмотря на высокую плотность населения двух видов синиц, количество наблюдавшихся нами конфликтов между ними (а также между ними и поползнем) из-за дупел было незначительным и не увеличивалось с годами, включая период проведения эксперимента.

Обыкновенный поползень – еще один представитель рассматриваемой гильдии, характерный как для периферических, так и для внутренних частей крупных лесных массивов города. В отличие от обеих синиц, локальные плотности населения этого вида в Москве и ее окрестностях повсеместно невелики. Старые дубравы с лещиной – один из наиболее привлекательных для этого вида биотопов в центре европейской части России. Тем не менее, на 30-гектарной площадке в дубраве ГБС в 1992–1994 и 1999–2004 гг. распо-

лагались лишь по 2–4 (в среднем 2,9) гнездовые территории поползня, причем все пары имели большие индивидуальные участки (в среднем около 8–10 га). Соответствующие значения плотности населения (0,7–1,3 пары/10 га), по всей видимости, близки к верхнему пределу в условиях Москвы и Подмосковья и при этом в несколько раз ниже, чем таковые в лиственных лесах и парках в некоторых других частях ареала вида (южной части Скандинавии, Центральной Европе, Украинском Предкарпатье, Воронежской области: Wesołowski, Stawarczyk, 1991; Cramp, Perrins, 1993; Flade, 1994; данные автора). Постоянство численности на площадке не может быть обусловлено дефицитом свободных дупел и конкуренцией за них с другими видами, поскольку даже среди дуплогнезdnиков с ранними сроками размножения поползень приступает к гнездованию одним из первых. Причины низкой вариабельности при невысокой плотности населения, возможно, кроются в круглогодичной территориальности, связанной с запасанием корма, например, потребности в больших территориях из-за особенностей зимней кормовой базы в условиях Москвы и Подмосковья.

Можно заключить, что в заповедной дубраве ГБС плотности гнездования лазоревки и обыкновенного поползня не были жестко ограничены наличием доступных, подходящих для гнездования дупел естественного происхождения, во всяком случае в 1999–2004 гг. Автор не располагает данными для аналогичного заключения в отношении большой синицы. Последний вид, впрочем, достиг здесь очень высокой плотности населения в отсутствие дуплянок, что в какой-то мере говорит само за себя. Отметим, что вывод об отсутствии дефицита естественных дупел для вторичных дуплогнезdnиков ранее был сделан для заповедных, старовозрастных лиственных лесов Белавежского Национального Парка в Восточной Польше (Walankiewicz, 1991; Wesołowski, 2007b). Однако суммарные плотности населения тех видов этой гильдии, которые сравнительно рано приступают к гнездованию, там были значительно ниже, чем в «заповедной» дубраве ГБС.

Певчий и черный дрозды. Дрозды рода *Turdus*, гнездящиеся в Европе, представляют особый интерес для изучения механизмов сосуществования близкородственных видов и путей приспособления птиц к обитанию в урбанизированных ландшафтах. Из шести видов, по крайней мере четыре – рябинник, белобровик, черный и певчий – могут считаться потенциальными конкурентами, поскольку места их обитания (в том числе в гнездовой период), кормовые субстраты, приемы добывания корма и пищевые спектры характеризуются значительным сходством (Cramp, 1988). Вместе с тем соседство с рябинниками, которые гнездятся как колониями, так и отдельными парами и жестко (хотя далеко не всегда успешно) противодействуют разоряющим гнезда хищникам, судя по всему, привлекательно для ряда других видов. К числу последних, по всей видимости, принадлежит и белобровик (например, Slagsvold, 1979, 1980; Губин и др., 1990; Морозов, 2001б), причем его связь с рябинником в гнездовой период отмечалась в том числе на территории Москвы и ее окрестностей (Морозова, 1984; Самойлов, Морозова, 1987). Гнезда певчего и черного дроздов нередко также располагаются в пределах поселений рябинников. Последние часто собирают корм за пределами гнездовых поселений, вне леса (например, Губин и др., 1990), что вероятно снижает не только внутри-, но и межвидовую конкуренцию за пищу в случае ее нехватки.

Отдельные аспекты экологии дроздов достаточно полно освещены в литературе, но значение межвидовой конкуренции при симбиотопии в гнездовой период обсуждалось

нечасто (но см. Dyrce, 1969; von Haartman, 1971b; Губин и др., 1990; Черенков и др., 1995; Wesołowski, Tomiałojć, 1997; Wesołowski, 2003). Пять видов, по крайней мере в некоторых частях своих ареалов, регулярно гнездятся на озелененных и природных территориях городов, причем локальные плотности их населения там зачастую намного выше, чем в биотопах неурбанизированных ландшафтов (Cramp, 1988; Snow, 1988; Luniak et al., 1990; Flade, 1994; Hagemeijer, Blair, 1997; Hewlett, 2002; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Kelcey, Rheinwald, 2005). В лесопарках Москвы в настоящее время регулярно размножаются четыре вида. Как и во многих других частях своих ареалов в пределах лесной полосы, белобровик и рябинник отдают предпочтение периферическим частям лесных массивов. Последний вид явно тяготеет к опушкам и древостоям паркового типа с вкраплениями полей. В глубине крупных лесных массивов Москвы плотность гнездования этих видов, как правило, низка. Так, в ГБС в пределах 30-гектарной площадки в 1992–1994 и 1999–2007 гг. гнездились не более двух пар рябинника (чаще – ни одной) и не более 7–8 пар белобровика (в 2007 г.; обычно менее пяти, в некоторые годы – ни одной). Певчий и черный дрозды, напротив, предпочитают внутренние части крупных лесных массивов, хотя селятся и в пределах небольших «островов» древесной растительности с невысокой рекреационной нагрузкой (пример – островок леса площадью около 5 га на территории ГАИШ МГУ на южной периферии природного комплекса Воробьевых Гор, возле пересечения проспекта Вернадского и Университетского проспекта; в 2008 г. в этом лесу располагались колония рябинника, как минимум две постоянные территории певчего и одна территория черного дроздов).

Певчий дрозд заселил озелененные и природные территории многих городов Западной и Центральной Европы (например, Flade, 1994; Hagemeijer, Blair, 1997; Hewlett, 2002; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003), хотя экологические и поведенческие различия между «городскими» и «лесными» группировками этого вида выглядят менее значительными, чем, например, у черного дрозда (см. ниже). На некоторых урбанизированных территориях там наблюдается многолетнее сосуществование этих двух видов, при довольно высокой плотности населения каждого из них. Впрочем, во второй половине XX века в некоторых частях Европы процесс заселения певчим дроздом озелененных территорий городов уступил место тенденции его исчезновения из урбандиафтов (Hagemeijer, Blair, 1997; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003). Последнее обстоятельство представляется особенно интересным в свете вывода А. Дыртша (Dyrce, 1969) о том, что симпатрия этих двух видов – явление сравнительно «молодое», и черный дрозд постепенно вытесняет певчего, по крайней мере, из тех городских парков, в которых наблюдается дефицит мест для размещения их гнезд.

В очень сильно преобразованных человеком ландшафтах Западной Европы, особенно Великобритании, локальные плотности населения певчего дрозда в гнездовой период достигают 15–34 территорий/10 га. В Центральной и Восточной Европе, включая лесную полосу в пределах европейской части России (см. данные учетов методом картирования гнездовых территорий: Mogošov, 1992; Черенков и др., 1995; Черенков, 1996; Косенко, Кайгородова, 2000; Косенко, 2007), плотность гнездования этого вида обычно не превышает 8,0–8,5 территорий/10 га (Cramp, 1988; Flade, 1994; Hagemeijer, Blair, 1997; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003), а значения выше 9 территорий/10 га могут считаться высокими.

В границах Москвы певчий дрозд гнезвился на протяжении всего минувшего столетия, причем не только в самых больших и периферических лесных массивах (Беля-

ев, 1937; Кротов, 1941; Бельский, Чмутова, 1951; Моравов, Смолин, 1960; Флинт, Кривошеев, 1962; Флинт, Тейхман, 1976; Королькова, 1977; Ильичев и др., 1987; Самойлов, Морозова, 1987; Равкин, 1988; Савохина, 1989; Константинов и др., 1990; Морозов, 1996; Авилова, Еремкин, 2003). При проведении двукратных раннеутренних и вечерних учетов с 3 июня по 1 июля 2004 г. (см. «Материал и методы») он был отмечен нами во всех семи (не считая ПКО) обследованных лесных массивах (табл. 1), полностью изолированных застройкой друг от друга и от периферических лесопарков города и природных территорий пригородной зоны. Самые низкие значения плотности (в данной работе рассчитанные, исходя из числа самцов, певших в пределах полосы шириной 100 м, по 50 м с каждой стороны, вдоль маршрута) зафиксированы в лиственных лесах, преимущественно липняках, покрывающих береговые склоны Москвы-реки на Воробьевых Горах (1,2 территорий/10 га, $n=5$ поющих птиц) и в Фили-Кунцевском лесопарке (1,4 территорий/10 га, $n=4$). Оба лесопарка имеют форму полосы, на большем ее протяжении шириной 120–400 м. Фили-Кунцевский лесопарк включает в себя и широкую облесенную часть, в которую можно полностью вписать круг диаметром около 0,9 км. В ее пределах также преобладают липняки, местами со значительной примесью сосны, березы и дуба черешчатого, но в ней плотность певчего дрозда была гораздо выше (5,7–6,1 территорий/10 га, $n=13$), чем на склонах лесопарка. Плотность населения была значительной (7,6–7,9 территорий/10 га) во внутренних частях Волынского (Матвеевского) леса ($n=17$), лесопарке «Покровское-Глебово-Стрешнево» ($n=14$) и Кусковском лесопарке ($n=12$). На отдельных участках двух первых из этих трех лесных массивов она, по-видимому, достигала 10 территорий/10 га. Особенно высокая локальная плотность зафиксирована на участке площадью около 10 га в центральной части Кусковского лесопарка (около 15 территорий/10 га, $n=6$). «Консервативные» оценки числа территориальных самцов в каждом лесном массиве в целом, по данным учетов в 2004 г., составили 7–12 для Юго-Западного лесопарка, 10–14 для Воробьевых Гор (включая облесенные участки территории МГУ), не менее 20 для Кусковского лесопарка, лесопарка «Покровское-Глебово-Стрешнево» и Волынского леса, не менее 30 для Фили-Кунцевского лесопарка и Лесной Опытной Дачи МСХА (с прилежащими облесенными участками).

Что касается ПКО, певчий дрозд гнезвился на его территории в 1929–1935 и 1949–1963 гг., но характеризовался как малочисленный вид (см. Кротов, 1941; Бельский, Чмутова, 1951). К началу 1990-х гг. во внутренней части лесного массива он стал одним из фоновых видов. Плотность его населения была довольно высокой (8–10 территорий/10 га) уже в 1992–1994 гг., в дальнейшем увеличивалась и в 2004–2007 гг. достигла 15–23 территорий/10 га (рис. 23). «Консервативная» оценка ежегодной численности для всего лесного массива ПКО – в 1992–1994 гг. не менее 40, в последние годы – не менее 70 территориальных самцов.

Общеизвестно, что при наличии ели певчий дрозд предпочитает устраивать гнезда на деревьях этой породы (Siivonen, 1939; Птушенко, Иноземцев, 1968; Bochenski, 1968; Dyrz, 1969; von Naartman, 1969; Мальчевский, Пукинский, 1983; Черенков, 1996). Во многих лесных массивах Москвы на большей части их территории ель в подлеске и верхнем ярусе древостоя практически отсутствует либо представлена небольшим количеством экземпляров преимущественно с изреженными кронами, малопригодных для гнездования данного вида. Подобная картина наблюдается и в дубраве ГБС. Как

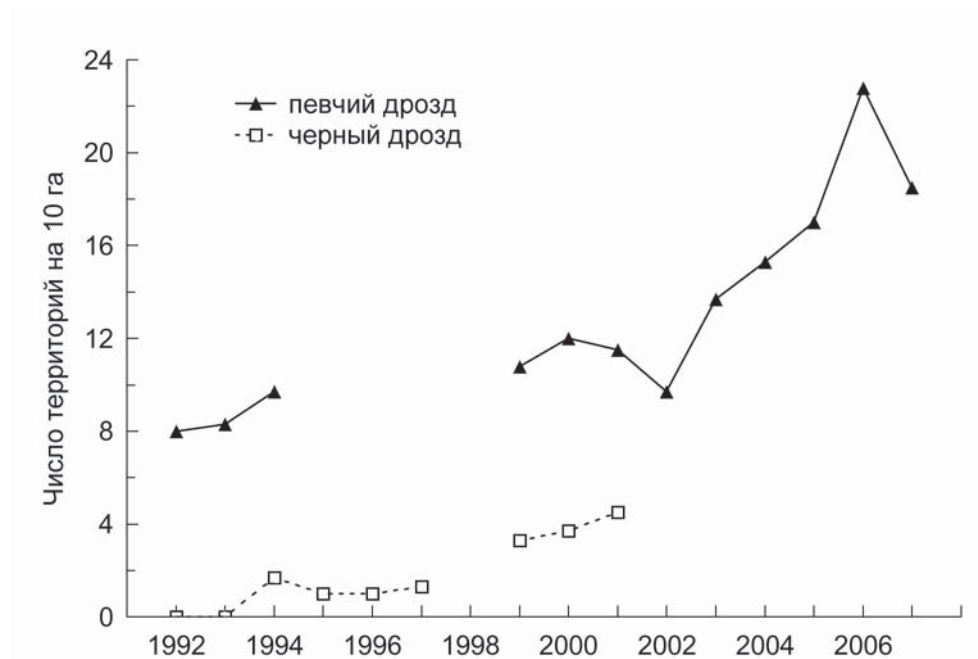


Рис. 23. Динамика плотности населения двух видов дроздов по годам на 30-гектарной площадке в глубине дубравы ГБС.

уже отмечалось выше (см. раздел «Лесные массивы Москвы»), структура этого леса весьма необычна (рис. 2–4). Под довольно разреженным пологом древостоя располагается сомкнутый ярус, образованный мощными кустами лещины высотой до 12–13 м. В нем присутствуют также черемуха, рябина, ива козья, клен остролистный. Необычно и размещение гнезд певчего дрозда.

Гнездовой период вида растянут, и в этом смысле ситуация в дубраве ГБС не является исключением: откладка яиц в трех самых ранних из известных автору гнезд началась 16–17, 22–24 и 24 апреля (2004, 2000 и 2001 гг., соответственно), а самые поздние выводки покинули гнезда в начале августа (2000 г.). Индивидуальное мечение дроздов не проводилось, но, по всей видимости, некоторые птицы гнездились второй раз в году после успешного завершения первого цикла размножения, не говоря уже о большом числе повторных кладок после неудачных попыток размножения. Во второй половине апреля и мае певчие дрозды размещали гнезда преимущественно в основании кустов лещины (61%, $n=261$ гнезд, объединенные данные за период 1999–2007 гг.) на высоте (основание чаши гнезда) менее 1,7 м от земли (рис. 24; вклейка, рис. 29а). Дополнительной опорой таким гнездам в большинстве случаев служили застрявшие в основаниях кустов обломки засохших стволов и ветвей самой лещины, сучья разной толщины и стволы упавших деревьев, иногда – куски отвалившейся дубовой коры (рис. 24). Еще 15% гнезд располагались в верхнем кустарниковом ярусе на высоте от 1,7 до 5,7 м (чаще всего также на лещине – в развилках, местах пересечения ветвей или стволов, иногда с опорой на застрявшие сломанные ветви деревьев), 13% – в нишах и местах



Рис. 24. Гнездо певчего дрозда (со взрослой птицей и большими птенцами), расположенное в основании куста лещины и опирающееся также на застрявший кусок дубовой коры; заповедная дубрава ГБС, 6 июня 2002 г.

Рис. 25. Гнездо певчего дрозда, расположенное на высоте 4,7 м среди горизонтально ориентированных ствола и ветвей лещины; заповедная дубрава ГБС, 18 июля 2003 г.

разлома стволов деревьев, в «пнях», у стволов дуба в «карманах», образованных отваливающейся корой, на высоте от 0,5 до 7,3 м. Около половины всех гнезд, построенных до конца мая (52,5%, $n=261$), помещались ниже 1 м, 13% – ниже 30 см.

По мере роста листвы в мае все большая часть новых гнезд строилась выше – либо в ярусе лещины, главным образом среди ветвей и стволов этого кустарника (часто – изогнутых, идущих полого или горизонтально) (рис. 25) и/или ветвей небольших деревьев (рябины, черемухи, ивы козьей), либо у стволов деревьев (чаще – дуба) с опорой на отходящие от них сучья и живые ветви (обычно в окружении листвы ветвей этого же дерева и/или лещины, но иногда – открыто, см. рис. 26). В таких местах, на высоте от 2,0 до 8,5 м, располагалось большинство гнезд, построенных в июне или начале июля (54% и 21%, соответственно; $n=68$, объединенные данные за период 1999–2007 гг.). В основаниях кустов лещины (ниже 1,7 м) помещалось только 13% гнезд, выстроенных летом. Еще реже (4%) летние гнезда устраивались в «пнях», местах разлома стволов деревьев и т. п. Ниже 1 м помещались 12%, ниже 30 см – лишь 3% гнезд, выстроенных летом ($n=68$). Иными словами, к лету – по мере улучшения маскирующих свойств крон, обусловленного ростом листвы – значение оснований кустов лещины и разного рода ниш в стволах деревьев, как мест размещения гнезд певчего дрозда, снижалось,



Рис. 26. Гнездо певчего дрозда, расположенное на высоте 5,2 м у ствола мертвого дуба и опирающееся на короткий сук; заповедная дубрава ГБС, 24 июня 2002 г.

Рис. 27. Гнездо белобровика в основании куста лещины на высоте 0,5 м; заповедная дубрава ГБС, 12 мая 2008 г.

а крон лещины и стволов дуба (обычно ниже крон самих деревьев, но в окружении крон лещины) – возрастало. Добавим, что и у белобровика большинство (68%, $n=25$, объединенные данные за периоды 1992–1994 и 1999–2008 гг.) «весенних» гнезд на площадке в дубраве ГБС помещалось в основаниях кустов лещины (рис. 27; вклейка, рис. 29б).

У черного дрозда на значительной (в Европе – на большей) части ареала сформировались так называемые городские популяции, которые некоторыми параметрами (высокие плотность гнездования и доля годовалых самцов после зимовки, более высокий уровень оседлости зимой, ранние сроки начала и поздние – окончания размножения), физиологическими особенностями, поведением и образом жизни особей (малая дистанция вспугивания людьми, повышенный уровень внутривидовой агрессивности у обоих полов, ночная активность, частое гнездование на зданиях и технических сооружениях, широкое использование антропогенных материалов при строительстве гнезд, нередко гнездование в старых гнездах, потребление антропогенных кормов и др.) отличаются от «популяций», населяющих лесные и сельские ландшафты (Tomiałojć, 1985; Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Stephan, 1999; Luniak, 2004; Partecke et al., 2004, 2005, 2006a, b).

Первые сведения об этом явлении относятся к первой половине XIX века и исходят с территории, ныне находящейся на юге Германии и северо-востоке Франции. Географическая область существования и становления городских группировок черного дрозда постепенно расширялась, в частности на северо-восток и восток, хотя внутри нее заселялись далеко не все города (в Познань черные дрозды были интродуцированы из парка Тюрингии в 1906 г., в Люблин и Киев – из Познани в порядке научного эксперимента соответственно в 1959 и 1972 гг.; предполагаются еще некоторые случаи интродукции городских птиц, например, в южные районы Скандинавии). К началу 1980-х гг. северо-восточными форпостами городских популяций вида стали Украина (в основном ее западная половина, но также Харьков), Литва, Латвия, крайний юг Норвегии, Швеции, Финляндии и Санкт-Петербург (в последнем формировании городской группировки только начиналось) (Tomiałoјć, 1985; Luniak, Mulsow, 1988; Snow, 1988). Процесс синурбизации происходил также в Кавказско-Малоазиатском регионе и в Средней Азии, где обитают другие два подвида. В Европе, по крайней мере во второй половине XX столетия, данный процесс сочетался с экспансией черных дроздов на северо-восток и восток, в результате которой северная граница гнездового ареала в европейской части России достигла юга Карелии (Мальчевский, Пукинский, 1983; Хохлова, 2007), а восточная – Южного и Среднего Урала (Рябицев, 2001). Географической экспансии предшествовал и сопутствовал рост численности на некоторых, в том числе давно заселенных, участках ареала (Мальчевский, Пукинский, 1983; Cramp, 1988; Luniak, Mulsow, 1988; Tomiałoјć, Stawarczyk, 2003). До 1990-х гг. сведений о возникновении городских популяций в северо-восточной части гнездового ареала вида, включая центр европейской части России, не поступало.

В литературе неоднократно затрагивался вопрос о наличии наследственной основы различий между городскими и не городскими группировками вида и соотношении «полифилетического» (городские группировки в разных городах формировались независимо друг от друга – из местных не городских птиц) и «монофилетического» (городские группировки возникали благодаря дисперсии и миграции особей, появившихся на свет в других городах) механизмов распространения последних, но фактических данных для исчерпывающего ответа на него недостаточно до сих пор. Например, тот факт, что городские группировки появились и в Средней Азии, где обитает другой подвид черного дрозда, указывает на определенное значение первого, а исход эксперимента (который, однако, был не вполне корректно проведен) по интродукции молодых птиц городского и не городского происхождения в некоторые города Европы – второго механизмов (см. обзоры: Tomiałoјć, 1985; Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Partecke et al., 2004; а также Tomiałoјć, 1976).

В Европе низкая плотность гнездования даже в предпочитаемых местообитаниях (до 3–4 территорий/10 га) – характерная экологическая особенность тех группировок черного дрозда, которые населяют обширные массивы относительно слабо нарушенных лесов (что касается лесной полосы европейской части России, см. результаты учетов методом картирования гнездовых территорий: Morozov, 1992; Черенков и др., 1995; Косенко, Кайгородова, 2000; Косенко, 2007). В Западной и Центральной Европе маленькие и/или сильно фрагментированные участки леса зачастую характеризуются повышенной плотностью гнездования данного вида (5,0–24,0 территорий/10 га). Чрезвычайно высокие показатели (локально до 40–70 территорий/10 га) зафиксированы в

урбоболандшафтах – на озелененных территориях некоторых городов Западной и Центральной Европы (Luniak, Mulsow, 1988; Luniak et al., 1990; Tomiałoјć, 1993, 1998; Flade, 1994; Mason, 2003; Luniak, 2004).

В Московской области на протяжении прошлого и конца позапрошлого столетий черный дрозд был малочисленным, неравномерно распределенным гнездящимся видом (Птушенко, Иноземцев, 1968; Ильичев и др., 1987). Он не представлял редкости в лесах ближнего Подмосквья (Птушенко, Иноземцев, 1968; Корнеева, 1979; Королькова, 1980; Константинов и др., 1990; Черенков и др., 1995; Воронежский, Поярков, 1996), в том числе в лесопарковом поясе вокруг Москвы, гнезился и в некоторых крупных лесных массивах окраин и периферии города (Промптов, 1932; Флинт, Кривошеев, 1962; Флинт, Тейхман, 1976; Королькова, 1977; Самойлов, Морозова, 1987, 1998б), хотя время от времени в литературе сообщалось о снижении его численности или локальных исчезновениях (Беляев, 1937; Королькова, 1977; Савохина, 1989). Тенденция к формированию городской группировки наметилась в 1990-е гг., когда вид стал встречаться во многих, не только самых больших, лесопарках Москвы (Еремкин, Очагов, 1998; данные автора).

В лесном массиве ГБС поселение из нескольких территориальных самцов черного дрозда, прежде – в 1929–1935 (Кротов, 1941), 1949–1963 (Бельский, Чмутова, 1951; Бельский, 1965) и 1992–1993 гг. – на гнездовании отсутствовавшего, возникло в 1994 г. В 1994–1997 гг. в заповедной дубраве ежегодно держались от 2–3 до 5–6 территориальных самцов. Целенаправленные поиски гнезд в этот период не велись, возможно поэтому гнездование (успешное) было достоверно установлено лишь в 1997 г. С конца 1990-х гг. черный дрозд стал здесь одним из фоновых видов. В 1999–2001 гг. плотность его населения на 30-гектарной площадке варьировала от 3,3 до 4,5 территорий/10 га (рис. 23) и в дальнейшем, по нашей оценке, продолжала держаться приблизительно на таком же уровне или немного увеличивалась. Число территориальных самцов во всем лесном массиве ПКО в гнездовые периоды 1999–2008 гг. составляло не менее 40 ежегодно.

И у черного дрозда большинство из числа найденных гнезд, построенных до конца мая (56%, $n=18$, объединенные данные за все годы), помещалось в основаниях кустов лещины (вклейка, рис. 29в, г), тогда как 44% – в нишах стволов деревьев и пней или у стволов в «карманах», образованных отваливающейся корой. Малое количество находок (не более шести гнезд в год), на фоне значительной плотности населения вида на площадке в последние годы, могло быть обусловлено тем, что многие гнезда размещались в закрытых и малодоступных местах, например в полудуплах и больших дуплах стволов выше человеческого роста. Целенаправленный поиск таких гнезд черного дрозда не проводился. (В некоторых местообитаниях значительная часть пар этого вида гнездится в «дисках» корневых систем упавших деревьев (Tomiałoјć, 1993), однако в заповедной дубраве ГБС последние практически отсутствуют.) Другое предположение (косвенно подтверждаемое малым числом встреч самок и отсутствием встреч выводков на площадке в некоторые годы) заключается в том, что среди территориальных самцов был значителен процент холостых особей. Для прояснения этой ситуации необходимы дальнейшие исследования.

Заселение ПКО черным дроздом относится к категории активной, а не пассивной колонизации по терминологии, используемой Л. Томялойчем (Tomiałoјć, 1985). Одна-

ко, насколько нам известно, пока столь высокая локальная плотность населения этого вида уникальна для Москвы. При проведении двукратных раннеутренних и вечерних маршрутных учетов с 3 июня по 1 июля 2004 г. еще в семи крупных лесных массивах (табл. 1), полностью изолированных застройкой друг от друга, от периферических лесопарков города и природных территорий пригородной зоны, этот вид был достоверно обнаружен в трех: Лесной Опытной Даче МСХА, Кусковском лесопарке и Волынском лесу. В каждом из двух последних лесных массивов пели 2–3 самца. На территории Лесной Опытной Дачи МСХА в целом численность, очевидно, была больше (вероятно в пределах 3–10 территориальных самцов), но на маршруте длиной 2,9 км в полосе шириной 100 м (по 50 м с каждой стороны) оказались лишь один или два поющих самца. В каждом из этих трех лесных массивов плотность была ниже 0,5 территорий/10 га. Присутствие черного дрозда в гнездовой период в Фили-Кунцевском лесопарке и на Воробьевых Горах в 2004 г. осталось под вопросом.

Возникновению гнездовых поселений черного дрозда в городах Западной и Центральной Европы, становлению его так называемых городских популяций всегда предшествовали прецеденты появления зимующих птиц, а сами эти популяции отличаются от лесных группировок вида большей или меньшей степенью оседлости (Luniak, Mulsow, 1988). В связи с этим следует подчеркнуть, что случаи зимовки одиночных или немногих особей (неизвестного происхождения) черного дрозда в московском регионе, которые были очень редкими и нерегулярными до 1990-х гг. (Птушенко, Иноземцев, 1968; Ильичев и др., 1987), продолжают оставаться таковыми до сих пор (Калыкин, Волцит, 2006; данные автора). Судя по всему, пока «группировка» черных дроздов в Москве состоит, главным образом, из мигрирующих птиц.

Таким образом, возникновение и значительный рост численности поселения черного дрозда в лесном массиве ПКО (для периодов 1992–1997 и 1999–2001 гг. коэффициент ранговой корреляции Спирмена $R_s=0,89$; $p=0,001$; $n=9$) до сих пор не привели к снижению плотности населения певчего дрозда (рис. 23). Оснований говорить о конкурентном вытеснении одного вида другим пока нет. Напротив, плотность населения певчего дрозда нарастала (для периодов 1992–1994 и 1999–2007 гг. $R_s=0,93$; $p<0,001$; $n=12$). Заметим, что совпадение направлений многолетних трендов плотностей населения и отсутствие «компенсаторности» колебаний плотностей по годам, которую можно было ожидать в условиях напряженной межвидовой конкуренции, у этих двух видов (как и в паре «большая синица–лазорева») были обнаружены также в заповедных, старовозрастных лесах Белавежского Национального Парка в Восточной Польше (Tomiałojć, Wesołowski, 1990; Wesołowski, Tomiałojć, 1997; Wesołowski, 2007a). Однако в основных типах леса указанного района суммарные плотности населения двух видов дроздов были ниже, чем на площадке в дубраве ГБС в 1999–2007 гг.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Высокие плотности населения ряда видов птиц (в первую очередь – вторичных дуплогнезdnиков) в гнездовой период, регистрируемые в последние 1,5–2 десятилетия в некоторых крупных лесных массивах Москвы, особенно на участках со старым древостоем из широколиственных пород, вряд ли могут рассматриваться как результат компенсации плотностью вследствие конкурентного высвобождения. Последнее явление

ние было бы резонно ожидать в случае исчезновения ряда видов в процессе урбанизации (например, из-за их повышенной чувствительности к фактору беспокойства или в результате конкурентного исключения). Однако, пока нет серьезных оснований говорить об обеднении видового состава воробьинообразных и дятлообразных птиц, гнездящихся в больших (площадью более 2,5–3 км²) лесных массивах, из-за окружения городской застройкой, если только последний процесс не сопровождается уничтожением биотопов, разрушением их структуры и/или непомерным увеличением рекреационной нагрузки на всю территорию леса. В процессе роста Москвы в лесопарках, наряду с исчезновением ряда видов, наблюдалось появление других, но подобные изменения на отрезках времени в 5–10 десятилетий характерны для лесных массивов и в природных ландшафтах. Пример ПКО показывает, что видовое богатство гнездящихся птиц в крупных лесных массивах города может даже возрасть (или поначалу несколько снижаться, а затем возрасть), в том числе за счет лесных видов. Подчеркнем, что заключение о «необязательности» обеднения видового состава касается изменений, происходящих в составе авифауны непосредственно до, во время и после «поглощения» окрестностей лесного массива городом. Оно не распространяется на целый ряд видов (преимущественно – неворобьинообразных птиц средних и крупных размеров), плохо переносящих соседство больших населенных пунктов в сочетании с изоляцией лесных массивов друг от друга. Эти виды обычно исчезают на более ранних стадиях урбанизации, задолго до начала непосредственного окружения островов леса растущим городом.

Певчий и черный дрозды достигли высоких, на фоне показателей в природных ландшафтах лесной полосы Восточной Европы, локальных плотностей населения во внутренней части лесного массива ПКО, а первый вид – во внутренних частях еще некоторых крупных лесопарков Москвы. Большая синица и лазоревка достигли чрезвычайно высоких, причем уже «по общеевропейским меркам», локальных плотностей населения в ряде крупных и небольших лесопарков Москвы, где они гнездятся главным образом в дуплах естественного происхождения. Вместе с тем их плотность весьма высока и на некоторых озелененных застроенных территориях города, где многие пары (большинство?) размножаются в сооружениях человека, например, в столбах фонарей уличного освещения. Оба вида каждой пары наращивали численность примерно в один и тот же или сильно перекрывающиеся периоды времени. Налицо ситуация, когда конгенеричные, экологически близкие виды освоили одни и те же биотопы и ресурсы, проявляют сходные тенденции изменения численности в условиях большого города, причем пока – без видимых негативных последствий друг для друга. При этом даже поверхностный анализ перечня видов, сокративших численность в московских лесопарках или исчезнувших из состава их авифаун за столетие, побуждает с иронией отнестись к мысли о том, что именно конкуренция с ними могла сдерживать рост численности большой синицы, лазоревки, певчего и черного дроздов (а также еще ряда видов) в прошлом.

Ослабление пресса хищничества (на взрослых особей и гнезда) – еще один механизм, который теоретически может быть, а по мнению некоторых специалистов (Tomiałojć et al., 1984; Tomiałojć, Wesołowski, 1990, 2004; Walankiewicz, 1991; Tomiałojć, 1998; Wesołowski, 2003, 2007a) как раз и является, одной из главных причин повышенной плотности населения ряда видов птиц в трансформированных человеком, особенно

городских, ландшафтах. Обсуждение этого вопроса в целом и анализ успешности гнездования модельных видов (синиц, дроздов) в лесном массиве ПКО выходят за рамки данной статьи. Они содержатся в другой нашей работе (Mogozov, 2009). Основной вывод, который можно сделать на основании наших исследований в заповедной дубраве ГБС и ее ближайших окрестностях заключается в том, что деятельность хищников (рис. 28, 29) была основной причиной гнездовых потерь как у открытогнездящихся видов, так и у вторичных дуплогнездников, во всяком случае в последние 10 лет. Успешность гнездования синиц и певчего дрозда в некоторые годы и в среднем за ряд лет была средней или умеренно высокой в сравнении с тем, что в этом плане известно о них или родственных им, экологически сходных видах по результатам работ в городских и природных ландшафтах других регионов.

Доля «успешных» гнезд (тех, из которых вылетел хотя бы один слеток) у певчего дрозда в некоторые годы, особенно в летние месяцы, оказалась выше предполагавшейся, что стало своего рода неожиданностью на фоне данных о численности и поведении серой вороны – одного из главных разорителей птичьих гнезд в условиях Москвы (см., например, Морозова, 1984; Шурупов, 1984). Со второй половины апреля до конца мая – начала июня внутренние части крупных лесных массивов (кроме нескольких самых больших – площадью более 10 км²), не говоря уже о других территориях города, регулярно «прочесываются» серыми воронами (особенно – многочисленными особями, не принимающими участия в размножении) в поисках корма. Они обследуют все ярусы леса (рис. 15, 16, 29), подчас разрушая даже прошлогодние гнезда мелких птиц (Морозов, 2004; Mogozov, 2009). Однако в некоторых лесных массивах, например в заповедной дубраве ГБС, их активность в нижних ярусах леса несколько снижается уже на протяжении второй половины мая с появлением другого, более массового и легко отыскиваемого корма – личинок и куколок ряда насекомых-филлофагов, в частности гусениц зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* (рис. 16). С исчезновением этого корма, из внутренних частей крупных лесных массивов исчезают и серые вороны. С начала, реже с середины, июня они держатся уже почти исключительно по периферии крупных массивов леса или на участках с разреженными древостоями паркового типа (и, разумеется, в небольших лесопарках), отдавая предпочтение местам скопления гуляющих людей, где, по всей видимости, продолжают наносить значительный урон гнездам птиц.

Видовое богатство (потенциальных) гнездовых хищников в ГБС, как и в других больших лесопарках Москвы, нельзя назвать низким (Mogozov, 2009). Однако, даже при значительном видовом разнообразии разорителей гнезд и высокой численности серой вороны отсутствие, в качестве постоянных обитателей, некоторых ключевых хищников, в первую очередь лесной куницы *Martes martes*, создало неплохие условия для размножения дроздов. Иными словами, ослабление пресса хищничества может быть одной из причин, обусловивших высокие плотности населения ряда видов. С другой стороны, в ГБС у изученных птиц процент успешных гнезд был не настолько высок в сравнении с тем, что известно о них или родственных им, экологически сходных видах по результатам работ в природных ландшафтах, чтобы говорить о нем как о единственной причине высокой численности.

Повышенные плотности населения ряда видов птиц на природных и озелененных территориях урбанизированных ландшафтов в гнездовой период – явление довольно



Рис. 28. Дупло, выдолбленное когда-то малым пестрым дятлом в высоком трухлявом «пне» дуба, в 2006 г. было занято лазоревками и подверглось нападению большого пестрого дятла. Между 31 мая и 2 июня последний пробил отверстие приблизительно на уровне гнезда лазоревок и добрался до его содержимого. Заповедная дубрава ГБС.

Рис. 29. Разоренное гнездо певчего дрозда в основании лещины, заповедная дубрава ГБС, 7 мая 2004 г. Гнездо было построено в первых числах мая и разорено в ближайшие несколько дней. Основание осталось на месте, но «отштукатуренный» лоток был вырван и выброшен. «Почерк» типичен для нескольких видов врановых птиц, но в этом месте разорителем скорее всего являлась серая ворона. Весной в заповедной дубраве ГБС многие из разграбленных хищниками гнезд дроздов выглядят таким образом, но летом подобный «почерк» разорения отмечается редко (см. Morozov, 2009).

обычное (например, Tomiałojć, 1976, 1998, 1999; Tomiałojć, Profus, 1977; Luniak, Muslow, 1988; Sorace, 2002). Представляется невероятным, однако, что у разных видов и в разных регионах оно обуславливается единственным главным фактором, например, обеспеченностью пищей или уровнем хищничества. Так, отсутствие признаков обеднения видового состава (по сравнению с загородным лесом), но очень высокая суммарная плотность населения гнездящихся птиц – картина, на первый взгляд сходная с таковой в заповедной дубраве ГБС – была выявлена на 25-гектарном участке лиственного леса в парке Коломбьер в г. Дижон во Франции. Однако, по всей видимости, она явилась результатом как отсутствия там основных хищников, так и высокой доступности пищевых ресурсов для тех размножающихся в этом парке видов, которые кормятся за его пределами в сельской местности рядом с городом (Tomiałojć, 1998). В регионах с относительно суровыми зимами наличие антропогенных источников пищи в сочетании с избытком дупел, дуплянок или полостей в сооружениях человека, подходящих для зимней ночевки и гнездования синиц, может повлечь значительный рост их числен-

ности в период размножения вследствие возрастания доли особей, оседающих на данной территории (см. van Balen, 1980; Hansson, 1986; Orell, 1989; Hõrak, 1993). Одна из наиболее важных задач будущего – оценить степень взаимного усиления и ослабления в действии разных факторов, определяющих параметры локальных популяций и сообществ в урболандшафтах. Особый интерес представляют возможные мультипликативные (синэргистические) эффекты взаимодействия нескольких факторов. Важность таких эффектов недавно показана на примере отдельных видов млекопитающих и птиц в условиях природных ландшафтов (Krebs et al., 1995; Karels et al., 2000; Zanette et al., 2003; Clinchy et al., 2004). Существенный прогресс в этой области городской экологии вряд ли будет возможен без многолетних исследований и полевых экспериментов, которые пока еще крайне немногочисленны.

Соотношение разных типов ценотических отношений, например паразитизма и хищничества, степень их влияния на экологические и эволюционные процессы могут существенно различаться в природных и городских ландшафтах. О влиянии синурбизации на межвидовые отношения, например о том, насколько велики различия «природных» и «городских» группировок вида в их способности конкурировать с другими видами, до сих пор известно крайне мало. На наш взгляд, сходство направлений популяционных трендов и очень высокие плотности населения у некоторых близкородственных, экологически сходных видов, фиксируемые в городских биотопах, плохо согласуются с «конкурентной парадигмой». Впрочем, история ее развития показала, что поиски экологической сегрегации между представителями одной гильдии обречены на успех в любых условиях. Подчеркнем, что не только в городских, но и в слабо трансформированных природных ландшафтах, причем в отсутствие значительных изменений в структуре биотопов, экологически близкие, родственные виды птиц иногда проявляют сходные тенденции изменения численности, как бы вопреки принципу конкурентного исключения – без явных отрицательных последствий друг для друга (например, Tomiałojć, Wesołowski, 1990; Wesołowski, Tomiałojć, 1997; Wesołowski, 2007a). Возможно, причины сходной «реакции» таких видов на урбанизацию могут быть глубже поняты в контексте представлений об экологической специфике надвидовых таксонов (Чернов, 2008).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор бесконечно признателен Ю.И. Чернову за руководство, постоянную поддержку и творческую атмосферу в нашем коллективе, без которых выполнение исследований по этому проекту было бы невозможным. Ряд ценных методических навыков, сыгравших большую роль в процессе сбора материала, был приобретен автором в ходе краткой стажировки у Л. Томялойча (L. Tomiałojć) и Т. Весоловского (T. Wesołowski) в Белавежском Национальном Парке. Многие вопросы, затронутые в статье, обсуждались с Л. Томялойчем. Я очень благодарен О.В. Морозовой за подготовку иллюстраций и долготерпение. Работа финансировалась Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 02-04-49077а, 05-04-49620а, 08-04-00926а), Департаментом науки и промышленной политики Правительства Москвы, Программой поддержки ведущих научных школ, а также программами Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и «Происхождение и эволюция биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авилова К.В., Еремкин Г.С. (2003). Изменения фауны птиц Лесной опытной дачи МСХА за период 1915–2000 гг. – Животные в городе. Материалы Второй научно-практической конференции (ред. В.В. Рожнов, Г.Д. Афанасьев, Г.И. Блохин). – ИПЭЭ РАН, МСХА, Москва. С. 41–43.
- Авилова К.В., Еремкин Г.С., Очагов Д.М., Толстенков О.О. (2007). Многолетняя динамика фауны птиц лесной опытной дачи Тимирязевской сельхозакадемии. – Динамика численности птиц в наземных ландшафтах (ред. Е.С. Преображенская). – ИПЭЭ РАН, Москва. С. 158–164.
- Авилова К.В., Морозова Г.В., Самойлов Б.Л. (2001). Птицы. – Красная книга города Москвы (ред. Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова). – АБФ, Москва. С. 91–212.
- Авилова К.В., Поповкина А.Б., Еремкин Г.С. (2003). Динамика численности и распределения водоплавающих птиц Москвы: 1998–2001 гг. – Животные в городе. Материалы Второй научно-практической конференции (ред. В.В. Рожнов, Г.Д. Афанасьев, Г.И. Блохин). – ИПЭЭ РАН, МСХА, Москва. С. 64–66.
- Бельский Н.В. (1954). Насекомоядные птицы в защите растительности Главного Ботанического сада. – *Труды Главного Ботанического сада* 4: 156–177.
- Бельский Н.В. (1965). К авифауне Москвы. – *Орнитология* 7: 457–458.
- Бельский Н.В., ЧмUTOва А.П. (1951). Значение птиц в защите растительности Главного Ботанического сада. – *Бюллетень Главного Ботанического сада* 8: 93–103.
- Беляев М.М. (1937). 15-летние наблюдения над орнитофауной Сокольнической рощи. – *Природа* (7): 110–112.
- Беляев М.М. (1938). Об изменениях в авифауне Сокольнической рощи за период 1922–1937 гг. – Ученые записки факультета естествознания МОПИ. – Изд-во МОПИ, Москва. С. 30–39.
- Березин М.В. (1980). Птицы на территории Тимирязевской Сельскохозяйственной Академии. – *Известия ТСХА* (5): 176–186.
- Бианки В.Л. (1907). Птицы города С.-Петербурга. – *Любитель природы* (11–12): 341–362.
- Благосклонов К.Н. (1977). Птицы Главного ботанического сада АН СССР. – *Защита растений от вредителей и болезней* 4: 61–66.
- Благосклонов К.Н. (1981). Птицы в городе. – *Природа* (5): 43–52.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С. (1993). Исторический подход к экологии сообществ. – *Журнал общей биологии* 54 (5): 532–552.
- Воронецкий В.И. (2000). Ландшафтно-исторический анализ авифауны Московской городской агломерации. – *Экополис 2000: Экология и устойчивое развитие города* (ред. Д.Н. Кавтарадзе). – Изд-во РАМН, Москва. С. 155–158.
- Воронецкий В.И., Леонов А.П. (2003). Особенности процесса урбанизации в популяции ушастой совы *Asio otus* (на примере г. Москвы). – Животные в городе. Материалы Второй научно-практической конференции (ред. В.В. Рожнов, Г.Д. Афанасьев, Г.И. Блохин). – ИПЭЭ РАН, МСХА, Москва. С. 161–164.
- Воронецкий В.И., Поярков Н.Д. (1996). Материалы к авифауне Звенигородской биостанции МГУ и ее окрестностей. – *Орнитология* 27: 127–135.
- Гладков Н.А., Рустамов А.К. (1975). Животные культурных ландшафтов. – Мысль, Москва. 220 с.
- Грабовский В.И. (1983). Социальная структура популяции серых ворон (*Corvus cornix*) на Ленинских Горах в Москве. – *Зоологический журнал* 62 (3): 389–398.

- Гроот Куркамп Х. (2007). Птицы Главного Ботанического Сада РАН (квадрат Д-7). – Птицы Москвы: 2006 год, квадрат за квадратом (ред. М.В. Калякин, О.В. Волцит). Труды Программы «Птицы Москвы и Подмосковья» Т. 1. С. 50–54.
- Губин А.Г., Преображенская Е.С., Боголюбов А.С. (1990). Экологические особенности дроздов рябинника (*Turdus pilaris*) и белобровика (*Turdus iliacus*) в местах совместного обитания. – Современная орнитология 1990 (ред. Е.Н. Курочкин). – Наука, Москва. С. 117–121.
- Еремкин Г.С., Очагов Д.М. (1998). О тенденциях в изменении численности птиц Москвы и ближнего Подмосковья. – Природа Москвы (ред. Л.П. Рысин). – Биоинформсервис, Москва. С. 170–176.
- Жерихин В.В. (1978). Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). – Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 165. – Наука, Москва. 198 с.
- Жерихин В.В. (2003). Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. – КМК, Москва. 542 с.
- Захаров Р.А. (2003). Население птиц усадебных парков Москвы. – Животные в городе. Материалы Второй научно-практической конференции (ред. В.В. Рожнов, Г.Д. Афанасьев, Г.И. Блохин). – ИПЭЭ РАН, МСХА, Москва. С. 37–39.
- Ильичев В.Д. (1990). Орнитофауна парков: эколого-методические и природоохранные аспекты. – Экологические исследования в парках Москвы и Подмосковья (ред. В.Д. Ильичев). – Наука, Москва. С. 54–73.
- Ильичев В.Д., Бутьев В.Т., Константинов В.М. (1987). Птицы Москвы и Подмосковья. – Наука, Москва. 272 с.
- Кайгородов Д.Н. (1898). Орнитофауна парка Лесного института и изменения, происходящие в ней за последнее десятилетие (1886–1896). – *Известия Лесного института* (1): 11–30.
- Калякин М.В., Волцит О.В. (2006). Атлас. Птицы Москвы и Подмосковья. – Pensoft, София–Москва. 372 с.
- Калякин М.В., Волцит О.В. (2007). О проекте «Атлас. Птицы Москвы». – Птицы Москвы: 2006 год, квадрат за квадратом (ред. М.В. Калякин, О.В. Волцит). Труды Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Т. 1. С. 5–14.
- Клауснитцер Б. (1990). Экология городской фауны. – Мир, Москва. 248 с.
- Константинов В.М., Бабенко В.Г., Барышева И.К. (1982). Численность и некоторые черты экологии синантропных популяций врановых птиц в условиях интенсивной урбанизации. – *Зоологический журнал* 61 (12): 1837–1845.
- Константинов В.М., Бабенко В.Г., Силаева О.Л., Авилова К.В., Лебедев И.Г. (1990). Антропогенные изменения фауны и населения лесных птиц Теплостанской возвышенности. – Экологические исследования в парках Москвы и Подмосковья (ред. В.Д. Ильичев). – Наука, Москва. С. 90–117.
- Корнеева Т.М. (1979). Анализ населения птиц северо-восточной части лесопаркового пояса Москвы. – Леса Восточного Подмосковья (ред. С.Ф. Курнаев). – Наука, Москва. С. 126–145.
- Королькова Г.Е. (1977). Некоторые особенности поведения животных в лесопарках г. Москвы. – Управление поведением животных (ред. Б.П. Мантейфель). – Наука, Москва. С. 148–149.
- Королькова Г.Е. (1980). Наземные позвоночные животные территории заказника. – Биогеоэкологические основы создания природных заказников (На примере заказника «Верхняя Москва-река») (ред. В.Н. Смагин). – Наука, Москва. С. 105–125.

- Косенко С.М. (2007). Сообщество гнездящихся птиц хвойно-широколиственного леса в заповеднике «Брянский лес» 11 лет спустя. – Динамика численности птиц в наземных ландшафтах (ред. Е.С. Преображенская). – ИПЭЭ РАН, Москва. С. 207–210.
- Косенко С.М., Кайгородова Е.Ю. (2000). Структура и организация лесных сообществ гнездящихся птиц заповедника «Брянский лес». – *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* **105** (1): 21–25.
- Кротов А. (1941). Фауна окрестностей Москвы (Птицы Останкина). – *Природа и социалистическое хозяйство* **8** (2): 349–354.
- Лэк Д. (1957). Численность животных и ее регуляция в природе. – ИЛ, Москва. 404 с.
- Мальчевский А.С. (1950). О гнездовании птиц в городских условиях. – *Труды Ленинградского общества естествоиспытателей* **70** (4): 140–154.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. (1983). Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана. Т. 2. – Изд-во Ленинградского университета, Ленинград. 504 с.
- Мейен С.В. (1987). География макроэволюции у высших растений. – *Журнал общей биологии* **48** (3): 291–309.
- Моравов А.А., Смолин П.П. (1960). Об изменении орнитофауны Лесной опытной дачи Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева. – *Зоологический журнал* **39** (8): 1232–1235.
- Морозов Н.С. (1992). Методология и методы учета в исследованиях структуры сообществ птиц: некоторые критические соображения. – *Успехи современной биологии* **112** (1): 139–153.
- Морозов Н.С. (1996). Орнитофауна Главного ботанического сада в Москве: современное состояние и изменения за последние 65 лет. – *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* **101** (4): 16–28.
- Морозов Н.С. (1999). Метод картирования территорий птиц на постоянных пробных площадках: международные рекомендации и личный опыт. – Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. – Всемирный фонд дикой природы, Москва. С. 156–186.
- Морозов Н.С. (2001а). Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 1. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии колонизаторов. – *Успехи современной биологии* **121** (4): 337–356.
- Морозов Н.С. (2001б). Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 2. Ассоциации, формирующиеся в поселениях дрозда-рябинника, *Turdus pilaris*. – *Успехи современной биологии* **121** (5): 428–447.
- Морозов Н.С. (2002). Межвидовые ассоциации и организация населения гнездящихся птиц в лесах умеренного пояса. 3. Ассоциации, формирующиеся при ведущем участии неколониальных видов. – *Успехи современной биологии* **122** (2): 156–182.
- Морозов Н.С. (2003). Большие синицы участвуют в выкармливании птенцов гнездящихся рядом лазоревок. – *Орнитология* **30**: 210–211.
- Морозов Н.С. (2004). Скопления серых ворон и задержка свиристелей в очаге размножения зеленой дубовой листовертки в Москве. – *Орнитология* **31**: 260–261.
- Морозова Г.В. (1984). Особенности гнездования птиц в лесных насаждениях с высокой численностью ворон. – Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценотическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. (ред. В.М. Константинов). – Наука, Москва. С. 158.

- Носова Л.М., ред. (2001). Леса Москвы. Опыт организации мониторинга. – Институт лесоведения РАН, Москва. 148 с.
- Панфилова И.М. (2007). Птицы района «Новогиреево» (квадрат К-14). – Птицы Москвы: 2006 год, квадрат за квадратом (ред. М.В. Калякин, О.В. Волцит). Труды Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Т. 1. С. 108–116.
- Пианка Э. (1981). Эволюционная экология. – Мир, Москва. 399 с.
- Полякова Г.А., Гутников В.А. (2000). Парки Москвы: экология и флористическая характеристика. – ГЕОС, Москва. 405 с.
- Приедниекс Я., Куресоо А., Курлавичюс П. (1986). Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике. – Зинатне, Рига. 66 с.
- Промптов А.Н. (1932). Качественный и количественный учет фауны птиц «Измайловского зверинца» под Москвой. – *Зоологический журнал* 11 (1): 143–185.
- Птушенко Е.С. (1976). Изменения авифауны Ленинских Гор и их окрестностей. – *Орнитология* 12: 3–9.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. (1968). Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. – Изд-во Московского университета, Москва. 461 с.
- Равкин Е.С. (1988). Весенне-летнее население птиц Лесной Опытной Дачи ТСХА. – Биоэкологическая оптимизация лесных биогеоценозов (ред. Н.Г. Васильев). – МСХА, Москва. С. 32–37.
- Рысин Л.П. (1998). Лесная растительность Москвы. – Природа Москвы (ред. Л.П. Рысин). – Биоинформсервис, Москва. С. 62–73.
- Рябицев В.К. (2001). Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель. – Изд-во Уральского университета, Екатеринбург. 605 с.
- Савохина Л.В. (1989). Состояние орнитофауны Кузьминского лесопарка г. Москвы. – Экология и охрана диких животных. – Московская Ветеринарная Академия, Москва. С. 22–26.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. (1987). Влияние рекреационного лесопользования на животных. – Природные аспекты рекреационного использования леса (ред. Л.П. Рысин). – Наука, Москва. С. 36–70.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. (1998а). Природное наследие Москвы и ее особо охраняемые природные территории. – Природа Москвы (ред. Л.П. Рысин). – Биоинформсервис, Москва. С. 213–224.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. (1998б). Животное население основных биотопов Москвы (наземные позвоночные животные). – Природа Москвы (ред. Л.П. Рысин). – Биоинформсервис, Москва. С. 89–120.
- Строков В.В. (1962). Насекомоядные птицы в Москве. – *Орнитология* 4: 305–315.
- Флинт В.Е., Кривошеев В.Г. (1962). Сравнительный анализ фауны птиц Измайловского лесопарка. – *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 67 (3): 18–28.
- Флинт В.Е., Тейхман А.Л. (1976). Закономерности формирования орнитофауны городских лесопарков. – *Орнитология* 12: 10–25.
- Формозов А.Н. (1947). Фауна. – Природа города Москвы и Подмосковья (ред. А.А. Григорьев, Г.Д. Рихтер). – Изд-во АН СССР, Москва–Ленинград. С. 287–371.
- Фридман В.С., Еремкин Г.С., Захарова-Кубарева Н.Б. (2008). Урбанизация «диких» видов птиц: трансформация популяционных систем или адаптация особей? – *Журнал общей биологии* 69 (3): 207–219.
- Хохлова Т.Ю. (2007). Особенности динамики численности черного дрозда (*Turdus merula* L.) в период экспансии и закрепления вида на территории Карелии. – Динамика численности птиц в наземных ландшафтах (ред. Е.С. Преображенская). – ИПЭЭ РАН, Москва. С. 101–110.

- Храбрый В.М. (1991). Птицы Санкт-Петербурга. Фауна, размещение, охрана. – Труды Зоологического института. Т. 236. – Зоологический институт АН СССР, С.-Петербург. С. 1–275.
- Цыбулин С.М. (1985). Птицы диффузного города (на примере Новосибирского Академгородка). – Наука, Сибирское отделение, Новосибирск. 169 с.
- Черенков С.Е. (1996). Размещение гнезд и успешность гнездования певчего дрозда (*Turdus philomelos*) в условиях высокой мозаичности леса. – *Зоологический журнал* **75** (6): 917–925.
- Черенков С.Е. (1998). Полнота однократных учетов численности лесных воробьиных птиц в гнездовой период. – *Зоологический журнал* **77** (4): 474–485.
- Черенков С.Е., Губенко И.Ю., Тиунов А.В., Кузьмичев А.Ю. (1995). Факторы, определяющие пространственную структуру поселения дроздов (*Turdus*) в условиях высокой мозаичности леса. – *Зоологический журнал* **74** (2): 104–119.
- Чернов Ю.И. (1982). О путях и источниках формирования фауны малых островов Океании. – *Журнал общей биологии* **43** (1): 35–47.
- Чернов Ю.И. (1984). Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. – Фауногенез и филогенез (ред. Ю.И. Чернов). – Наука, Москва. С. 5–23.
- Чернов Ю.И. (1988). Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов. – *Зоологический журнал* **67** (10): 1445–1458.
- Чернов Ю.И. (1996). Эволюционная экология – сущность и перспективы. – *Успехи современной биологии* **116** (3): 277–292.
- Чернов Ю.И. (2005). Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах. – *Зоологический журнал* **84** (10): 1221–1238.
- Чернов Ю.И. (2008). Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики. – *Зоологический журнал* **87** (10): 1155–1167.
- Чернявская Е.Н., Бахтина И.К., Полякова Г.А. (2004). Архитектурно-парковые ансамбли усадеб Москвы. – Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы, Москва. 248 с.
- Шереметьев П. (1902). Птицы города С.-Петербурга. – *Естествознание и география* (9–10): 86–90.
- Шурупов И.И. (1984). Влияние серой вороны на успешность гнездования воробьиных птиц в Подмосковье. – Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. Материалы I совещания по экологии, биоценотическому и хозяйственному значению врановых птиц, 24–27 января 1984 г. (ред. В.М. Константинов). – Наука, Москва. С. 164–167.
- Abbott I. (1980). Theories dealing with the ecology of landbirds on islands. – *Advances in Ecological Research* **11**: 329–371.
- Adams L.W., VanDruff L.W., Luniak M. (2005). Managing urban habitats and wildlife. – *Techniques for Wildlife Investigations and Management*, 6th edition (C.E. Braun, ed.). – The Wildlife Society, Bethesda, MD. P. 714–739.
- Andrén H. (1992). Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. – *Ecology* **73**: 794–804.
- Andrén H., Angelstam P. (1988). Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. – *Ecology* **69**: 544–547.
- Avilova K.V., Eremkin G.S. (2001). Waterfowl wintering in Moscow (1985–1999): dependence on air temperatures and the prosperity of the human population. – *Acta Ornithologica* **36**: 65–71.
- van Balen J.H. (1980). Population fluctuations of the Great Tits and feeding conditions in winter. – *Ardea* **68**: 143–164.

- van Balen J.H., Booy C.J.H., Van Franeker J.A., Osieck E.R. (1982). Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. – *Ardea* **70**: 1–24.
- Batten L.A. (1972). Breeding bird species diversity in relation to increasing urbanisation. – *Bird Study* **19**: 157–166.
- Bezzel E. (1985). Birdlife in intensively used rural and urban environments. – *Ornis Fennica* **62**: 90–95.
- Bochenski Z. (1968). Nesting of the European members of the genus *Turdus* Linnaeus 1758 (*Aves*). – *Acta Zoologica Cracoviensia* **13** (16): 349–440.
- Chace J.F., Walsh J.J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. – *Landscape and Urban Planning* **74**: 46–69.
- Clergeau P., Savard J.-P.L., Mennechez G., Falardeau G. (1998). Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. – *Condor* **100**: 413–425.
- Clinchy M., Zanette L., Boonstra R., Wingfield J.C., Smith J.N.M. (2004). Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. – *Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B* **271**: 2473–2479.
- Cramp S. (1980). Changes in the breeding birds of Inner London since 1900. – Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici. – Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Berlin. P. 1316–1320.
- Cramp S., ed. (1988). The Birds of the Western Palearctic. Vol. 5. – Oxford University Press, Oxford. 1063 p.
- Cramp S., Perrins C.M., eds (1993). The Birds of the Western Palearctic. Vol. 7. – Oxford University Press, Oxford–New York. 577 p.
- Crowell K.L. (1962). Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. – *Ecology* **43**: 75–88.
- Czech B., Krausman P.R. (1997). Distribution and causation of species endangerment in the United States. – *Science* **277**: 1116–1117.
- Dhondt A.A. (1989). Ecological and evolutionary effects of interspecific competition in tits. – *Wilson Bulletin* **101**: 198–216.
- Dhondt A.A., Eyckerman R. (1980). Competition between the Great Tit and the Blue Tit outside the breeding season in field experiments. – *Ecology* **61**: 1291–1296.
- Diamond J.M. (1986). Rapid evolution of urban birds. – *Nature* **324**: 107–108.
- Donovan T.M., Jones P.W., Annand E.M., Thompson III F.R. (1997). Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. – *Ecology* **78**: 2064–2075.
- Dunbar M.J. (1960). The evolution of stability in marine environments: natural selection at the level of the ecosystem. – *American Naturalist* **94**: 129–136.
- Dyrz A. (1969). The ecology of the Song Thrush (*Turdus philomelos* Br.) and Blackbird (*Turdus merula* L.) during the breeding season in an area of their joint occurrence. – *Ekologia Polska. Ser. A* **17** (39): 735–793.
- Erz W. (1966). Ecological principles in the urbanization of birds. – *Ostrich, Suppl.* **6**: 357–364.
- Faeth S.H. (1984). Density compensation in vertebrates and invertebrates: a review and an experiment. – Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence (D.R.Jr. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle, eds). – Princeton University Press, Princeton, New Jersey. P. 491–509.
- Fernández-Juricic E., Jokimäki J. (2001). A habitat island approach to conserving birds in urban landscapes: case studies from southern and northern Europe. – *Biodiversity and Conservation* **10**: 2023–2043.
- Flade M. (1994). Die Brutvogelgemeinschaften Mittel- und Norddeutschlands: Grundlagen für den Gebrauch vogelkundlicher Daten in der Landschaftsplanung. – IHW-Verlag, Eching. 879 S.

- Flaspohler D.J., Temple S.A., Rosenfield R.N. (2001). Species-specific edge effects on nest success and breeding bird density in a forested landscape. – *Ecological Applications* **11**: 32–46.
- Friesen L.E., Eagles P.F.J., Mackay R.J. (1995). Effects of residential development on forest-dwelling neotropical migrant songbirds. – *Conservation Biology* **9**: 1408–1414.
- Gavareski C.A. (1976). Relation of park size and vegetation to urban bird populations in Seattle, Washington. – *Condor* **78**: 375–382.
- Gonzalez-Solis J., Guix J.C., Mateos E., Llorens L. (2001). Population density of primates in a large fragment of the Brazilian Atlantic rain forest. – *Biodiversity and Conservation* **10**: 1267–1282.
- Grégoire A., Faivre B., Heeb P., Cezilly F. (2002). A comparison of infestation patterns by *Ixodes* ticks in urban and rural populations of the Common Blackbird *Turdus merula*. – *Ibis* **144**: 640–645.
- Haartman L., von (1957). Adaptation in hole-nesting birds. – *Evolution* **11**: 339–347.
- Haartman L., von (1969). The nesting habits of Finnish birds. I. Passeriformes. – *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennica* **32**: 1–187.
- Haartman L., von (1971a). Population dynamics. – Avian Biology. Vol. 1 (D.S. Farner, J.R. King, eds.). – Academic Press, New York. P. 392–459.
- Haartman L., von (1971b). A bird census in a Finnish park. – *Ornis Fennica* **48**: 93–100.
- Hagemeijer E.J.M., Blair M.J., eds (1997). The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. – T & A D Poyser, London. 903 p.
- Haila Y. (1988). Calculating and miscalculating density: the role of habitat geometry. – *Ornis Scandinavica* **19**: 88–92.
- Hansson L. (1986). Breeding bird communities in relation to distance from winter food supply. – *Ornis Fennica* **63**: 47–49.
- Hewlett J., ed. (2002). The Breeding Birds of the London Area. – London. 294 p.
- Hilden O., Järvinen A. (1989). Efficiency of the line-transect method in mountain birch forest. – *Annales Zoologici Fennici* **26**: 185–190.
- Hörak P. (1993). Low fledging success of urban Great Tits. – *Ornis Fennica* **70**: 168–172.
- James F.C., Boecklen W.J. (1984). Interspecific morphological relationships and the densities of birds. – Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence (D.R. Jr. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle, eds). – Princeton University Press, Princeton, New Jersey. P. 458–477.
- Jokimäki J. (1999). Occurrence of breeding bird species in urban parks: effects of park structure and broad-scale variables. – *Urban Ecosystems* **3**: 21–34.
- Jokimäki J., Suhonen J. (1993). Effects of urbanization on the breeding bird species richness in Finland: a biogeographical comparison. – *Ornis Fennica* **70**: 71–77.
- Jokimäki J., Clergeau P., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L. (2002). Winter bird communities in urban habitats: a comparative study between central and northern Europe. – *Journal of Biogeography* **29**: 69–79.
- Karels T.J., Byrom A.E., Boonstra R., Krebs C.J. (2000). The interactive effects of food and predators on reproduction and overwinter survival of Arctic Ground Squirrels. – *Journal of Animal Ecology* **69**: 235–247.
- Kelcey J.G., Rheinwald G., eds. (2005). Birds in European Cities. – GINSTER Verlag, St. Katharinen. 450 p.
- Kempnaers B., Dhondt A.A. (1991). Competition between Blue and Great Tit for roosting sites in winter: an aviary experiment. – *Ornis Scandinavica* **22**: 73–75.
- Konstantinov V.M. (1996). Anthropogenic transformations of bird communities in the forest zone of the Russian Plain. – *Acta Ornithologica* **31**: 53–58.

- Konstantinov V.M., Zakharov R. (2005). Moscow. – Birds in European Cities (J.G. Kelcey, G. Rheinwald, eds). – GINSTER Verlag, St. Katharinen. P. 197–214.
- Konstantinov V.M., Nowicki W., Pichurin A.G. (1996). Recent changes in the avifauna of cities in European Russia and Eastern Poland – results of a questionnaire. – *Acta Ornithologica* **31**: 59–66.
- Krebs C.J., Boutin S., Boonstra R., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M., Dale M.R.T., Martin K., Turkington R. (1995). Impact of food and predation on the Snowshoe Hare cycle. – *Science* **269**: 1112–1115.
- Lawes M.J., Eeley H.A.C. (2000). Are local patterns of anthropoid primate diversity related to patterns of diversity at a larger scale. – *Journal of Biogeography* **27**: 1421–1435.
- Lewontin R.C. (1969). The meaning of stability. – *Brookhaven Symp. Biology* **22**: 13–24.
- Lundberg A., Alatalo R.V. (1992). The Pied Flycatcher. – T & AD Poyser, London. 267 p.
- Luniak M. (1983). The avifauna of urban green areas in Poland and possibilities of managing it. – *Acta Ornithologica* **19**: 3–61.
- Luniak M. (2004). Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. – Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation (W.W. Shaw, L.K. Harris, L. Van Druff, eds). – Univ. of Arizona, Tucson. P. 50–55.
- Luniak M., Mulsow R. (1988). Ecological parameters in urbanization of the European Blackbird. – Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Ottawa, 22–29.VI.1986. Vol. 2 (H. Onellet, ed.). – Univ. of Ottawa Press, Ottawa. P. 1787–1793.
- Luniak M., Mulsow R., Walasz K. (1990). Urbanization of the European Blackbird – expansion and adaptations of urban population. – Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe (M. Luniak, ed.). – Ossolineum, Wrocław. P. 186–199.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967). The Theory of Island Biogeography. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 203 p.
- MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. (1972). Density compensation in island faunas. – *Ecology* **53**: 330–342.
- Marzluff J.M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. – Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World (J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly, eds). – Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA. P. 19–47.
- Marzluff J.M., Bowman R., Donnelly R., eds (2001a). Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World. – Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA. 585 p.
- Marzluff J.M., Bowman R., Donnelly R. (2001b). A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. – Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World (J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly, eds). – Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA. P. 1–17.
- Mason C.F. (2003). Some correlates of density in an urban Blackbird *Turdus merula* population. – *Bird Study* **50**: 185–188.
- McGrady-Steed J., Morin P.J. (2000). Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. – *Ecology* **81**: 361–373.
- McIntosh R.P. (1995). H.A. Gleason's «Individualistic Concept» and theory of animal communities: a continuing controversy. – *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **70**: 317–357.
- McKinney M.L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. – *BioScience* **52**: 883–890.
- McKinney M.L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. – *Biological Conservation* **127**: 247–260.
- McKinney M.L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. – *Urban Ecosystems* **11**: 161–176.
- Miller J.R., Fraterrigo J.M., Hobbs N.T., Theobald D.M., Wiens J.A. (2001). Urbanization, avian communities, and landscape ecology. – Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing

- World (J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly, eds). – Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA. P. 117–137.
- Minot E.O., Perrins C.M. (1986). Interspecific interference competition – nest sites for blue and great tits. – *Journal of Animal Ecology* **55**: 331–350.
- Mitrus C. (2003). A comparison of the breeding ecology of Collared Flycatchers nesting in boxes and natural cavities. – *Journal of Field Ornithology* **74**: 293–299.
- Morozov N.S. (1992). Breeding forest birds in the Valdai Uplands, north-west Russia: assemblage composition, interspecific associations and habitat amplitudes. – *Annales Zoologici Fennici* **29**: 7–28.
- Morozov N.S. (1994a). Inter-analyst variation in the combined version of the mapping method: the role of experience. – *Acta Ornithologica* **29**: 89–99.
- Morozov N.S. (1994b). Reliability of the mapping method for censusing Blue Tits *Parus caeruleus*. – *Ornis Fennica* **71**: 102–108.
- Morozov N.S. (2009). A city as an object for synecological studies: a search for density compensation among birds breeding in urban woodland. – Species and Communities in Extreme Environments (S.I. Golovatch, O.L. Makarova, A.B. Babenko, L.D. Penev, eds). – Pensoft Publishers & KMK Scientific Press, Sofia–Moscow. P. 459–520.
- Newton I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. – *Biological Conservation* **70**: 265–276.
- Nilsson S.G. (1986). Evolution of hole-nesting in birds: on balancing selection pressures. – *Auk* **103**: 432–435.
- Orell M. (1989). Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter. – *Ibis* **131**: 112–127.
- Partecke J., Gwinner E., Bensch S. (2006a). Is urbanisation of European Blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? – *Journal of Ornithology* **147**: 549–552.
- Partecke J., Schwabl I., Gwinner E. (2006b). Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European Blackbirds. – *Ecology* **87**: 1945–1952.
- Partecke J., Van't Hof T.J., Gwinner E. (2004). Differences in the timing of reproduction between urban and forest European Blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? – *Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B* **271**: 1995–2001.
- Partecke J., Van't Hof T.J., Gwinner E. (2005). Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European Blackbirds *Turdus merula*. – *Journal of Avian Biology* **36**: 295–305.
- Paton P.W.C. (1994). The effect of edge on avian nest success: how strong is the evidence? – *Conservation Biology* **8**: 17–26.
- Peres C.A., Dolman P.M. (2000). Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. – *Oecologia* **122**: 175–189.
- Perrins C.M. (1979). British Tits. – Collins, London. 304 p.
- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L., Grove J.M., Nilon C.H., Pouyat R.V., Zipperer W.C., Costanza R. (2001). Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. – *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 127–157.
- Robinson S.K., Thompson III F.R., Donovan T.M., Whitehead D., Faaborg J. (1995). Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. – *Science* **267**: 1987–1990.
- Rosenzweig M.L. (1995). Species Diversity in Space and Time. – Cambridge University Press, Cambridge. 436 p.
- Sasvári L. (1984). Bird abundance and species diversity in the parks and squares of Budapest. – *Folia Zoologica* **33**: 249–262.

- Sasvári L., Csörgő T., Hahn I. (1995). Bird nest predation and breeding density in primordial and man-made habitats. – *Folia Zoologica* **44**: 305–314.
- Siivonen L. (1939). Zur Ökologie und Verbreitung der Singdrossel (*Turdus ericetorum philomelos* Brehm). – *Annales Zoologici Societatis Zoologicae–Botanicae Fennicae Vanamo* **7** (1): 1–289.
- Slagsvold T. (1979). The Fieldfare *Turdus pilaris* as a key species in the forest bird community. – *Fauna Norvegica. Ser. C. Cinclus* **2**: 65–69.
- Slagsvold T. (1980). Habitat selection in birds: on the presence of other bird species with special regard to *Turdus pilaris*. – *Journal of Animal Ecology* **49**: 523–536.
- Snow D.W. (1988). A Study of Blackbirds. – British Museum (Natural History), London. 196 p.
- Solonen T. (2001). Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland. – *Ornis Fennica* **78**: 49–60.
- Sorace A. (2002). High-density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance. – *Ornis Fennica* **79**: 60–71.
- Stephan B. (1999). Die Amsel. – Neue Brehm-Bücherei 95. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben.
- Stevens R.D., Willig M.R. (2000). Density compensation in New World bat communities. – *Oikos* **89**: 367–377.
- Suhonen J., Jokimäki J. (1988). A biogeographical comparison of the breeding bird species assemblages in twenty Finnish urban parks. – *Ornis Fennica* **65**: 76–83.
- Thienemann A. (1939). Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. – *Archiv Hydrobiologie* **35** (2): 267–285.
- Thiollay J.-M. (1998). Distribution patterns and insular biogeography of South Asian raptor communities. – *Journal of Biogeography* **25**: 57–72.
- Tilghman N.G. (1987). Characteristics of urban woodlands affecting breeding bird diversity and abundance. – *Landscape and Urban Planning* **14**: 481–495.
- Tomiałojć L. (1976). The urban population of Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe – its origin, increase and distribution. – *Acta Zoologica Cracoviensia* **21** (18): 585–631.
- Tomiałojć L. (1979). The impact of predation on urban and rural Woodpigeon [*Columba palumbus* (L.)] populations. – *Polish Ecological Studies* **5** (4): 141–220.
- Tomiałojć L. (1980). The combined version of the mapping method. – Bird Census Work and Nature Conservation. Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work (H. Oelke, ed.). – Göttingen. P. 92–106.
- Tomiałojć L. (1982). Synurbanization of birds and the prey-predator relations. – Animals in Urban Environment (M. Luniak, B. Pisarski, eds). – Zakład Narodowy im. Ossolińskich–Wydawnictwo, Wrocław. P. 131–139.
- Tomiałojć L. (1983). On the census accuracy in the line transect. – Bird Census and Mediterranean Landscape. Proc. VII Intern. Conf. Bird Census Work (F.J. Purroy, ed.). – Univ. of Leon, Leon. P. 13–17.
- Tomiałojć L. (1985). Urbanization as a test of adaptive potentials in birds. – Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici, Moscow, August 16–24, 1982. Vol. 2 (V.D. Ilyichev, V.M. Gavrilov, eds). – Nauka, Moscow. P. 608–614.
- Tomiałojć L. (1988). Concluding remarks. – Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Ottawa, 22–29.VI.1986. Vol. 2 (H. Onellet, ed.). – Univ. of Ottawa Press, Ottawa. P. 1824–1825.
- Tomiałojć L. (1993). Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża (Poland). Part 1. Breeding numbers, distribution and nest sites. – *Acta Ornithologica* **27**: 131–157.

- Tomiałojć L. (1998). Breeding bird densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case. – *Acta Ornithologica* **33**: 159–171.
- Tomiałojć L. (1999). A long-term study of changing predation impact on breeding woodpigeons. – *Advances in Vertebrate Pest Management* (D.P. Cowand, C.J. Feare, eds). – Filander Verlag, Furth. P. 205–218.
- Tomiałojć L. (2000). An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. – *Acta Ornithologica* **35**: 3–17.
- Tomiałojć L., Lontkowski J. (1989). A technique for censusing territorial song thrushes *Turdus philomelos*. – *Annales Zoologici Fennici* **26**: 235–243.
- Tomiałojć L., Profus P. (1977). Comparative analysis of breeding bird communities in two parks of Wrocław and in an adjacent Querco-Carpinetum forest. – *Acta Ornithologica* **16**: 117–177.
- Tomiałojć L., Stawarczyk T. (2003). Awifauna Polski. Rozmieszczenie, Liczebność i Zmiany. – PTPP «pro Natura», Wrocław. 870 s.
- Tomiałojć L., Wesołowski T. (1990). Bird communities of the primaeval temperate forest of Białowieża, Poland. – *Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities* (A. Keast, ed.). – SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands. P. 141–165.
- Tomiałojć L., Wesołowski T. (1996). Structure of a primaeval forest bird community during 1970s and 1990s (Białowieża National Park, Poland). – *Acta Ornithologica* **31**: 133–154.
- Tomiałojć L., Wesołowski T. (2004). Diversity of the Białowieża Forest avifauna in space and time. – *Journal of Ornithology* **145**: 81–92.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., Walankiewicz W. (1984). Breeding bird communities of primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). – *Acta Ornithologica* **20**: 241–310.
- Török J. (1987). Competition for food between Great Tit *Parus major* and Blue Tit *P. caeruleus* during the breeding season. – *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Gothoburgensis Zoologica* **14**: 147–152.
- Török J., Toth L. (1999). Asymmetric competition between two tit species: a reciprocal removal experiment. – *Journal of Animal Ecology* **68**: 338–345.
- Venter O., Brodeur N.N., Nemiroff L., Belland B., Dolinsek I.J., Grant J.W.A. (2006). Threats to endangered species in Canada. – *BioScience* **56**: 903–910.
- Vizyová A. (1986). Urban woodlots as islands for land vertebrates: a preliminary attempt on estimating the barrier effects of urban structural units. – *Ekológia (ČSSR)* **5**: 407–419.
- Walankiewicz W. (1991). Do secondary cavity-nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in a primeval deciduous forest? – *Natural Areas Journal* **11**: 203–212.
- Waters J.R., Noon B.R., Verner J. (1990). Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. – *Journal of Wildlife Management* **54**: 239–245.
- Wesołowski T. (1989). Nest-sites of hole-nesters in a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). – *Acta Ornithologica* **25**: 321–351.
- Wesołowski T. (2003). Bird community dynamics in a primaeval forest – is interspecific competition important? – *Ornis Hungarica* **12–13**: 51–62.
- Wesołowski T. (2007a). Primeval conditions – what can we learn from them? – *Ibis* **149** (Suppl. 2): 64–77.
- Wesołowski T. (2007b). Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. – *Journal of Ornithology* **148** (Suppl. 2): S395–S405.
- Wesołowski T., Stańska M. (2001). High ectoparasite loads in hole-nesting birds – a nestbox bias? – *Journal of Avian Biology* **32**: 281–285.
- Wesołowski T., Stawarczyk T. (1991). Survival and population dynamics of Nuthatches *Sitta europaea* breeding in natural cavities in a primeval temperate forest. – *Ornis Scandinavica* **22**: 143–154.

- Wesołowski T., Tomiałojć L. (1997). Breeding bird dynamics in a primaeval temperate forest: long-term trends in Białowieża National Park (Poland). – *Ecography* **20**: 432–453.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., Stawarczyk T. (1987). Why low numbers of *Parus major* in Białowieża Forest – removal experiments. – *Acta Ornithologica* **23**: 303–316.
- Wiens J.A. (1989a). The Ecology of Bird Communities. Vol. 1. Foundations and Patterns. – Cambridge University Press, Cambridge. 539 p.
- Wiens J.A. (1989b). The Ecology of Bird Communities. Vol. 2. Processes and Variations. – Cambridge University Press, Cambridge. 316 p.
- Wright S.J. (1980). Density compensation in island avifaunas. – *Oecologia* **45**: 385–389.
- Zanette L., Smith J.N.M., van Oort H., Clinchy M. (2003). Synergistic effects of food and predators on annual reproductive success in song sparrows. – *Proceedings of the Royal Society of London. Ser. B.* **270**: 799–803.

Birds of urban woodlands as an object for synecological studies: do species impoverishment and density compensation occur?

N.S. Morozov

The A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071. E-mail: moroz_ov@orc.ru

High breeding densities developed by some bird species in urban and other man-modified green areas seem to be widespread. This paper is an attempt at an analysis of the woodland birds of Moscow City in the context of species impoverishment and density compensation. There seem to be no reasons to talk about species impoverishment or decrease in the number of forest species in large urban woodlands (more than 2,5–3 km² in size) except for components related to habitat loss or heavy habitat disturbance, at least at the temporal scale of 5–10 decades. The exclusion concerns shy and/or large-sized species which have disappeared mostly at early suburban stages. Species enrichment rather than impoverishment has occurred in the only long-studied large woodland island in the transitional period between suburban and urban stages. There are no grounds to suspect density compensation caused by competitive release or competitive exclusion between or during these stages. On the contrary, two pairs of ecologically similar congeners (Blue Tit *Parus caeruleus* and Great Tit *Parus major*, Song Thrush *Turdus philomelos* and European Blackbird *Turdus merula*) have developed high local densities during the same or overlapping periods.