УДК [562/569+561] (118.3) (470.44/47)

**ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ
СОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ ЖИВОТНЫХ
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ.
СООБЩЕНИЕ IX. ПРОГНОЗ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ТЕНДЕНЦИЙ
В ДИНАМИКЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПТИЦ**

Е.В. Завьялов¹, Г.В. Шляхтин¹, В.Г. Табачишин²,
Н.Н. Якушев¹, Ю.Ю. Лобачев¹, Е.Ю. Мосолова¹

¹ *Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

² *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 14.08.04 г.

Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение IX. Прогноз долгосрочных тенденций в динамике распространения птиц. – Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Лобачев Ю.Ю., Мосолова Е.Ю. – На основе анализа закономерностей проявления природных циклов разного масштаба, сукцессионных изменений биотопов, разнофазности динамики местообитаний создана прогностическая модель динамики населения птиц севера Нижнего Поволжья. Она включает тенденции краткосрочных циклических колебаний численности и распространения птиц, не имеющих четкой связи и обусловленных изменениями микроклиматических условий, долгосрочной трансформации ареалов под воздействием макроклиматических трендов, разномасштабные процессы вследствие антропогенного воздействия, а также прогнозируемые и непрогнозируемые массовые инвазии. Прогнозируется регрессионная направленность изменений в распространении или активизация процессов расселения для более половины представителей региональной орнитофауны, что свидетельствует о высоком ее динамизме. Предполагается, что в максимальной степени положительные тренды в распространении проявятся в отношении дендрофильной и лимнофильной экологических групп, негативные реакции – для кампофильных видов.

Ключевые слова: птицы, динамика ареалов, антропогенные факторы, Нижнее Поволжье, Россия.

Genesis of natural conditions and basic trends in the modern dynamics of animal habitats in the north of the Lower Volga region. Report IX. Forecasting long-term trends in bird propagation dynamics. – Zavalov E.V., Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., Yakushev N.N., Lobachev Yu.Yu., Mosolova E.Yu. – A forecasting model of the bird population dynamics in the north of the Lower Volga region is proposed on the basis of our analysis of the manifestation regularities of natural cycles of various scales, succession changes of biotops, and variophasy of habitat dynamics. It involves some trends of short-term cyclic variations of the numbers and distribution of birds, which are not explicitly correlated and which are due to changes in microclimatic conditions, long-term habitat transformations under the influence of macroclimatic trends, various-scale processes because of anthropogenic influence, and predictable and non-predictable mass invasions. A regression orientation of changes in the propagation of more than half the regional ornithofauna representatives or propagation promotion are forecasted, which speaks for its high dynamism. Positive propagation trends are suggested to be peculiar to the dendrophilic and lymnophilic ecological groups while the campophilic species feature negative trends.

Key words: birds, habitat dynamics, anthropogenic factors, Lower Volga region, Russia.

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Окончание (см. номер 2, 2004 г.).

Прогноз изменения распространения позвоночных животных на севере Нижнего Поволжья предполагает возможность моделирования различных вариантов динамики населения тетрапод, что дает ключ к надежному предсказанию широкого спектра процессов и явлений, а также своевременному и обоснованному принятию природоохранных решений. В соответствии с этим прогнозная концепция динамики населения животных региона, в частности птиц, должна базироваться на нескольких узловых моментах. Во-первых, необходимо выявить стадии развития многовековых и внутривековых природных циклов, а также определить, на какой стадии этих циклов находятся сейчас и будут находиться в прогнозируемый промежуток времени основные местообитания вида. Во-вторых, целесообразно изучить весь ряд последовательно направленных изменений гнездопригодных стадий (сукцессионных рядов) и продолжительность каждой стадии сукцессии. В данном контексте важно определение пригодности каждой стадии сукцессии местообитания для вида, а также выявление сроков наступления периода экологического оптимума и его продолжительности для объекта прогнозирования. В-третьих, необходима оценка степени разнофазности динамики местообитаний как одного из главных условий поддержания высокой численности и стабильности популяции вида (нахождение однотипных местообитаний на различных стадиях сукцессии). В-четвертых, обязательным элементом прогнозирования является оценка степени антропогенного воздействия на гнездовые биотопы и сообщества того или иного вида птиц. Продолжает данную схему процесс выявления по экологическим и популяционным параметрам тенденций в состоянии популяций вида (рост → максимум → депрессия). В заключение анализируется степень итогового влияния основных современных и предполагаемых факторов среды на вид в пределах региона.

Долгосрочные прогнозы должны быть основаны на большем числе факторов (условий существования животных) с учетом всех компонентов среды и фаз развития природы. Краткосрочные, особенно локальные, прогнозы (в пределах одной стадии сукцессии местообитаний) больше зависят от изменений среды, связанных с антропогенными факторами. Зная необходимые для животных и растений условия существования (факторы среды), направленность природных процессов на глобальном, региональном и локальном уровнях, набор основных характеристик, присущих разным сукцессионным фазам местообитаний, а также предполагаемые антропогенные воздействия на все компоненты биогеоценоза, можно прогнозировать динамику населения как отдельных видов, так и разновидовых сообществ. Следовательно, основная концептуальная идея прогнозирования динамики населения птиц региона заключается в установлении фазы развития сообщества животных и растений в настоящий и прогнозируемый периоды времени на фоне общей цикличности процессов с учетом их антропогенной трансформации. В предыдущих сообщениях на многочисленных примерах были показаны основные тенденции в динамике распространения позвоночных животных на севере Нижнего Поволжья (Завьялов и др., 2002 а, 2003). Данная информация в сочетании с материалами по естественным сукцессиям растительности изучаемого региона является базисом наших теоретических построений прогностического характера.

Современная ревизия видового состава птиц Саратовской области позволила установить пребывание на ее территории 335 видов птиц, из которых 193 достоверно гнездятся. Размножение еще 21 вида не подтверждено нашими исследованиями, но вполне вероятно. За последние 150 лет из фауны севера Нижнего Поволжья в силу антропогенных и естественных причин исчезли 11 видов. В то же время перечень гнездящихся птиц за тот же период пополнился 18 новыми представителями. При первичном сопоставлении былого и современного орнитонаселения создается впечатление, что биологическое разнообразие изучаемой территории несколько возросло за счет видового богатства изучаемой группы животных. Таким образом, противоположные направления процесса генезиса орнитофауны в целом нивелируют результаты друг друга. Формальность подобного подхода в анализе трансформации фауны птиц очевидна, что обуславливает его неприемлемость в настоящем исследовании.

За последние несколько десятилетий в список птиц Саратовской области было включено несколько «новых» видов, которых различные исследователи наблюдали здесь впервые. В большинстве случаев в подобный перечень попадали птицы, которые, очевидно, обитали здесь и раньше, но не были выявлены поколением предшествующих орнитологов. Подобного рода ошибки вполне закономерны, а их частота напрямую связана со степенью изученности орнитофауны региона в предыдущий период. К числу «новых» гнездящихся видов региона отнесены в последние годы серощекая поганка (*Podiceps grisegena*), обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula*), луток (*Mergus albellus*), средний дятел (*Dendrocopos medius*), черноголовый чекан (*Saxicola torquata*), чиж (*Spinus spinus*), тростниковая камышевка (*Acrocephalus scirpaceus*) и т.д. Аналогичные примеры существуют в отношении других экологических групп (пролетных, залетных, зимующих), когда в области было достоверно подтверждено пребывание, например, пепельной чечетки (*Acanthis hornemanni*) и белошапочной овсянки (*Emberiza leucocephala*).

Несмотря на высказанные замечания в отношении некоторой субъективности в оценке современного видового разнообразия авифауны Саратовской области различными исследователями, необходимо признать очевидность ее высокого динамизма как в прошлом, так и на современном этапе. Более половины представителей региональной фауны птиц проявляют позитивные или негативные тенденции в своем распространении. При этом демонстрируется разнонаправленность экспансии отдельных видов или экологических групп, когда за относительно короткие промежутки времени птицами осваиваются обширные территории, включающие не только интра- и азональные ландшафты, но и зональные комплексы. Причины и проявления столь стремительной трансформации орнитонаселения севера Нижнего Поволжья многоплановы, не проявляют четкой связи с какими-либо антропогенными и абиотическими факторами и зачастую не поддаются прогнозированию. Вполне уместно в данной связи использование определения «спонтанного фауногенеза», которое все чаще применяется в орнитологических работах подобной тематической направленности.

С целью моделирования будущей структуры населения птиц изучаемой территории целесообразно использовать три самостоятельных подхода, которые основаны на экстраполяции современных тенденций в динамике распространения и

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

численности видов на отдаленную перспективу. Такие прогностические модели должны создаваться отдельно в отношении групп видов, классифицированных на основе анализа причинно-следственных связей в динамике их распространения, историко-фаунистических пластов (реликтового, ортоселекционного, миграционного и трансформационного), а также экологических группировок (дендрофильных, лимнофильных, кампофильных и склерофильных видов). Каждый из указанных подходов позволяет раскрыть частные вопросы спонтанного современного фауногенеза. В целом же создается представление об облике орнитоэнтобиоты региона на период ближайших 20 – 25 лет.

Результаты осуществленных на территории севера Нижнего Поволжья исследований, а также опыт подобных работ в других регионах России позволяют выделить пять основных типов тенденций в динамике орнитоэнтобиоты. К ним относятся: 1) краткосрочные циклические колебания численности и распространения, не имеющие четкой связи с динамикой климатических показателей; 2) краткосрочные колебания численности и распространения птиц региона, проявляющие достоверную связь с микроклиматическими явлениями; 3) долгосрочные тенденции в трансформации ареалов птиц под воздействием макроклиматических трендов; 4) краткосрочные и долговременные тенденции в динамике распространения вследствие антропогенного воздействия; 5) прогнозируемые и непрогнозируемые массовые инвазии. В отношении каждого из выделенных вариантов динамических явлений и процессов применительно к условиям Саратовской области известно много конкретных примеров. Рассмотрим подробнее некоторые из них.

Резкие флуктуации численности и распространения, не имеющие четкой связи с динамикой климатических показателей, но подчиненные определенной цикличности наблюдаются преимущественно на периферийных участках ареалов птиц. Наиболее часто такие процессы проявляются в виде «волны расселения», под которой в современной орнитологии понимается массовое движение большого числа особей из зоны повышенной численности с показателями, превышающими средние показатели плотности популяции внутри видового ареала. Подобные 3 – 4-летние циклы характерны, например, для речного сверчка (*Locustella fluviatilis*), желтоголовой трясогузки (*Motacilla citreola*) и обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) и определяются, вероятно, внутривидовыми эндогенными ритмами (Аськеев О.В., Аськеев И.В., 2002 а). При этом волна не всегда радирует от центра расселения, напротив, на севере Нижнего Поволжья более часты примеры, когда популяционное давление усиливается лишь в определенных частях обширной зоны распространения вида. Если ранее считалось, что основное экологическое значение волны расселения заключается во внесении существенных деформаций и сдвигов в трофические цепи и биогеоценозы осваиваемой территории, то на современном этапе многочисленные примеры свидетельствуют об ином характере данного явления. Зачастую вселение видов во вновь осваиваемые ценозы протекает без видимых перестроек в структуре коренных орнитокомплексов и проявления сколько-нибудь значимых конкурентных отношений.

Рассматривая данное явление как результат постепенного насыщения региональной фауны в ходе естественного заполнения «вакантных» экологических ниш, с высокой вероятностью можно прогнозировать появление в пределах Саратов-

ской области в ближайшие годы на гнездовании белого аиста (*Ciconia ciconia*). В различные периоды птицы с разной частотой появлялись на изучаемой территории. Наиболее заметными такие залеты становятся с 1980-х годов. Места регистрации молодых аистов в большинстве своем связаны с западными административными районами региона, которые вполне могут стать местами будущих поселений. Наиболее вероятно размножение белого аиста в ближайшие годы на территории Ртищевского и Турковского районов, вблизи которых проходит современная граница репродуктивного ареала вида. На сопредельных участках Тамбовской области начало гнездовой экспансии этих птиц связывается с 1987 г., где в настоящее время ежегодно увеличивается число размножающихся аистов и область их стабильного обитания (Гудина, 2003).

В популяциях гнездящихся куликов изучаемого региона могут протекать разнонаправленные процессы, приводящие к стабилизации поселений одних видов и деградации других. Можно не без основания предположить, что численность гнездящихся мордунок (*Xenus cinereus*) в области будет постепенно возрастать, чему способствует общая тенденция расселения вида в западном направлении. Поэтому вполне закономерна регистрация в начале XXI столетия новых гнездовых поселений кулика в средней зоне Волгоградского водохранилища, а также увеличение частоты летних встреч вида в пойме правобережных волжских притоков. Примером обратной тенденции в распространении куликов на изучаемой территории является продолжающаяся дестабилизация популяции поручейника (*Tringa stagnatilis*). Начало данного процесса связано, очевидно, с серединой прошлого столетия, когда коренное преобразование степи стало причиной выселения части популяции за пределы исконного ареала в поисках более благоприятных местообитаний. Начиная с этого периода на протяжении нескольких десятилетий поручейник осваивает в качестве гнездовых районов территорию других административных областей, лежащих севернее и западнее изучаемого региона. Выявленная тенденция наблюдается на фоне продолжающегося оттока гнездящихся поручейников с севера Нижнего Поволжья, что привело к началу XXI столетия к катастрофическому сокращению численности вида в Саратовской области. Современная гнездовая популяция поручейника в регионе насчитывает несколько сот размножающихся пар, однако процесс ее дестабилизации продолжается. На этом основании можно прогнозировать исчезновение некоторых поселений кулика на территории Краснокутского и сопредельных административных районов. В то же время возможно выявление новых гнездовых районов стабильного размножения вида, где экологические условия для его обитания весьма благоприятны вследствие снижения антропогенной нагрузки.

В отношении воробьинообразных птиц к явлениям возможного расселения видов, как к достаточно закономерным, можно отнести относительно много примеров. Одни из них применимы к птицам, которые в предыдущий период уже проникли на гнездование в изучаемый регион. На определенном этапе их расселения в пределах страны вся исследуемая территория была включена в область их распространения. Вместе с тем приуроченность поселений данных видов в настоящее время носит мозаичный характер, а склонность к дальнейшему расселению обуславливает возможность прогнозирования постепенного увеличения их

суммарной численности. Предполагается, что более широкое распространение на севере Нижнего Поволжья в ближайшие десятилетия получат обыкновенный ремез (*Remiz pendulinus*) и индийская камышевка (*Acrocephalus agricola*), тростниковая и тонкоклювая камышевки (*Lusniola melanopogon*), северная бормотушка (*Hippolais caligata*) и зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides*). Все эти виды, за исключением тонкоклювой камышевки, заселили отдельные районы изучаемой территории в различные периоды XIX – XX столетий. Последняя проникла в юго-восточное Заволжье лишь несколько лет назад, а ее распространение в период гнездования связано с незначительными по площади гнездопригодными станциями. Другие виды обозначенной группы демонстрируют на протяжении многих десятилетий устойчивую склонность к расселению, что отражается в уплотнении их поселений на севере Нижнего Поволжья.

На анализе динамики расселения тонкоклювой камышевки целесообразно остановиться более подробно, так как выявленная тенденция характерна для нескольких десятков видов, расселяющихся в северном направлении. Результаты изучения наиболее значимых отечественных и зарубежных орнитологических сводок различных лет (Птушенко, 1954; Ковшарь, 1970; Иванов, 1976; Степанян, 1990), где в качестве северной границы распространения вида указывается волжская и уральская дельты, а также нижний Дон, не позволяют выдвинуть сколь угодно стройного предположения относительно причин и темпов проникновения камышевки на север. В них отражена лишь ситуация в отношении ареала вида, которая объективно сложилась в первой четверти XX столетия и была справедлива на протяжении длительного времени. В частности, в тот период камышевка встречалась в приморской полосе дельты Каспия (Воробьев, 1936), однако в Арало-Каспийские степи по пойменным местообитаниям вид не проникал (Бостанжогло, 1911).

Развивая эти соображения дальше, можно констатировать, что точные сроки зарождения и развития экспансии камышевки точно определить ныне, очевидно, не удастся. В пользу стремительного характера проникновения вида на север в пределах Прикаспийской низменности, когда расстояние в несколько сот километров было преодолено лишь за 20 – 25 лет, говорит отсутствие этих птиц в коллекционных сборах и материалах полевых наблюдений, проведенных различными авторами в Приэльтонье (Волчанецкий и др., 1950), в нижнем течении р. Еруслана (Юдин, 1952), в саратовском Заволжье (Лебедева, 1968) и в Волго-Уральском междуречье в целом (Волчанецкий, 1937; Гаврилов и др., 1968). Приблизительно в тот же период (1957 и 1970 гг.) в пределах дельты р. Волги вид характеризуется как немногочисленный, он придерживается только приморской полосы как в Астраханской области (Луговой, 1963), так и в Калмыкии (Самородов, 1982); не проникает он пока и в нижнее течение рек Каспийского бассейна, например Эмбы (Неручев, Макаров, 1982).

Вместе с тем на основе отрывочных сведений можно, хотя и весьма приблизительно, реконструировать первичные этапы динамики границ ареала вида в Волго-Ахтубинской пойме, явившейся первым звеном в своеобразной системе полигонов, способствующих продвижению вида в пределах прикаспийского экологического русла. В общем виде границы этого русла весьма наглядно были выделены в ходе анализа распространения в Нижнем Поволжье других околоводных птиц, в

частности индийской камышевки (Якушев и др., 1998) и усатой синицы (*Panurus biarmicus*) (Завьялов и др., 1999), которые за сравнительно небольшой промежуток времени достигли южных пределов саратовского Заволжья и являются здесь сегодня обычными и даже массовыми птицами. Предполагается, что, минуя пески и глинистые пустыни северного Прикаспия, ареал видов узкой лентой тянулся по волжской долине до широты оз. Баскунчак, а затем через Приэльтонье более широким фронтом продвигался на север по поймам и междуречью рек Еруслана, Большого и Малого Узеней. При этом нам кажется вполне вероятным, что заселение волжской поймы в пределах средней зоны Волгоградского водохранилища происходило с севера на юг, во всяком случае, несомненно, после того, как эти птицы освоили просторы юго-восточного и центрального саратовского Заволжья.

Вполне вероятно, что в данном примере мы сталкиваемся с явлением «первичного оседания», которое выражается в падении численности до величины нормальных средних на большей части ареала вида показателей. В этой ситуации за мощным всплеском численности вида последовала относительно кратковременная (заволновая) депрессия, после которой начинает устанавливаться стабильный режим динамики численности с характерными для камышевки средними показателями. Общеизвестно, что основной биологической особенностью «стадии первичного оседания» является начало этологических и экологических перестроек организма, пытающегося сохраниться и закрепиться в новых для него условиях. Некоторые старые экологические свойства приобретают новое биологическое значение (инвертируются), вид использует в новых условиях преимущественно те свои экологические реакции, которые отличаются свойством универсальности. Данный комплекс этолого-экологических перестроек В.С. Залетаев (1976) называет «первичным акклиматизационным синдромом». При этом его биологический смысл он видит в резкой активизации эволюционных механизмов, когда наибольшую ценность приобретают усиление изменчивости и свойство пластичности. Таким образом, для модельного вида стадия первичного оседания характеризуется неустойчивостью и несбалансированностью ценотических связей в результате нарушений в природном комплексе, возникающих при вторжении нового вида. Этим, в частности, можно объяснить нерегулярность пребывания вида в пределах изучаемой территории, а также высокую амплитуду межгодовой динамики плотности населения.

Для тонкоклювой камышевки известно несколько датированных примеров регистрации птиц в пределах Волго-Ахтубинской поймы. Например, полевые наблюдения 1993 – 1994 гг. позволили Г.М. Русанову (Природный комплекс..., 1998) выявить гнездование и миграцию (!) вида на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника, где, впрочем, он редок и даже отнесен к особо охраняемым зоологическим объектам. Еще ранее (в 1977 г.) вероятное гнездование вида было отмечено для Состинских озер Калмыкии (Кукиш, 1982), куда эти птицы проникли, очевидно, на рубеже 1960 – 1970-х гг. или раньше. Во всяком случае, камышевки отсутствовали в республике в наиболее благоприятных для размножения стациях в 1920-х гг., когда здесь проводили свои исследования Е.И. Орлов и Б.К. Фенюк (1927). Указание К. Генке (цит. по: Seebohm, 1882) о присутствии камышевки вблизи с. Сарпа-Сарепта в пределах современных границ Волгоградской области относится ко второй половине XIX в., не подкреплено какими-либо мате-

риалами или разъяснениями и является, очевидно, ошибочным. Эти факты убеждают нас в том, что к началу 1990-х гг. вид достиг широты оз. Баскунчак, преодолев за 15 – 20 лет расстояние приблизительно в 300 км, а затем, вероятно, за такой же срок не меньший путь до северных пределов Прикаспийской низменности.

Возможен и другой сценарий развития изучаемой инвазии камышевки. В этой ситуации можно допустить, что к настоящему времени в Нижнем Поволжье ареал вида приобрел форму ленты, протянувшейся вдоль русла реки Волги от Каспия до широты г. Волгограда. Тогда появление в Саратовской области этих птиц следует рассматривать как результат единовременного вселения, не отражающего сколь-нибудь значимых тенденций в распространении вида. В последующие сезоны птицы могут не отмечаться в местах прошлого обнаружения или появиться на значительном удалении в составе мозаичных поселений. Ответ на вопрос, каковы же в действительности современные масштабы изменения границ ареала камышевки, пока не найден, но по многим соображениям последняя версия представляется нам достаточно вероятной.

Таким образом, причины выявленных тенденций имеют сложный разноплановый характер. Укажем лишь, что уже во второй половине прошлого века М.А. Воинственский (1960) вполне определенно указал на развитие процессов вторичного заселения камышевкой европейских степей азиатской расой, которые зародились после окончания Хвалынской трансгрессии Каспия и набирают силу в настоящее время. В пользу высказанной гипотезы указывает и тот факт, что расселение тонкоклювой камышевки происходит в том же направлении и приблизительно теми же темпами, что и изменение границ ареала широкохвостой камышевки (*Cettia cetti*), с которой она очень близка по экологии. Последняя была обнаружена на территории Саратовской области в июле 1993 г. в пойме р. Еруслан в Краснокутском административном районе (Завьялов, 1995).

Вторую менее значительную по числу представителей группу предположительно расселяющихся видов образуют воробьинообразные птицы, гнездование которых в регионе имеет единичный характер, а проникновение в Саратовскую область является весьма стремительным. К данной категории видов с динамичной структурой распространения следует отнести горихвостку-чернушку (*Phoenicurus ochruros*), просянку (*Emberiza calandra*), горную чечетку (*Acanthis flavirostris*) и ряд видов из других таксономических групп (большого баклана – *Phalacrocorax carbo*, черноголового хохотуна – *Larus ichthyaetus*, хохотунью – *L. cachinnans*), чье широкое расселение по территории Саратовского региона в короткие сроки не столь вероятно. Причины спонтанного фауногенеза весьма многочисленны, однако в большей степени они имеют естественную природу и не связаны с глобальным антропогенным преобразованием ландшафтов и значимыми климатическими трендами. По своим параметрам подобные примеры могут рассматриваться в контексте второй стадии расселения видов, которая именуется «поиском» или «расселительным поиском». В трактовке В.С. Залетаева (1976), это – период сравнительно ограниченных по дальности кочевков небольшого количества особей, которые служат для определения (поиска) основного первоначального направления экспансии.

Виды третьей группы встречаются с относительно высокой плотностью в непосредственной близости от границ севера Нижнего Поволжья, но их проникнове-

ние на гнездование на изучаемую территорию до настоящего времени зарегистрировано не было. Вместе с тем плотность населения данных видов в местах современного стабильного гнездования в сопредельных регионах достигает значительных величин. Состояние их окраинных популяций можно охарактеризовать как «предрасселение». Разделяя точку зрения В.С. Залетаева (1976), мы склонны полагать, что высокий уровень численности особей в периферийных популяциях создает базу для последующего расселения птиц за счет возрастания внутривидового давления. Данные процессы вызывают этолого-физиологическую, а зачастую стрессовую на стадии «аларм-реакции» ситуацию, которая выполняет роль стартового стимула к началу расселенческого движения видов. Из воробьинообразных птиц к данной выборке можно отнести европейского вьюрка (*Serinus serinus*), черноголовую овсянку (*Emberiza melanocephala*), длиннохвостую чечевицу (*Uragus sibiricus*), а примером прогнозируемого по данной схеме расселения неворобьиных птиц может служить сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*), пределы распространения которого, вероятно, в скором будущем будут приурочены к территории юга саратовского Правобережья.

Особую группу видов с закономерной (прогнозируемой) направленностью динамики границ ареала составляют представители орнитофауны региона, площадь распространения которых в Саратовской области постепенно сокращается. Типичным примером является дубровник (*Emberiza aureola*), появление которого на севере Заволжья, а затем в центральном и северном Правобережье на разных этапах прошлого столетия является, предположительно, результатом «транзитивности» границ ареала у пределов распространения (Дементьев, Птушенко, 1940), а не следствием обширной дисперсии овсянок в пространстве как основного механизма расселения. Результаты полевых наблюдений последних лет с большой убедительностью свидетельствуют в пользу хорошо выраженной тенденции сокращения численности этих птиц в местах традиционного гнездования, которая имеет долговременную природу.

Приступая к рассмотрению примеров краткосрочных колебаний численности и распространения птиц региона, проявляющих достоверную связь с микроклиматическими явлениями, мы будем говорить о трех основных динамических процессах. Прежде всего, это перераспределение животных в пределах ареалов, следствием чего является многократное изменение их локального обилия (Рябицев, 1993). Подвижность территориальных связей птиц рассматривается в данном случае как адаптивное поведение, направленное на приспособление к постоянно меняющимся условиям среды обитания. Во-вторых, к этой группе относятся примеры снижения плодовитости взрослых птиц при неблагоприятных погодных условиях (Алексеева и др., 1992), а также изменения темпов роста и развития птенцов (Головатин, 2002; Naef-Daenzer, Deller, 1999). Наконец, третий тип динамических процессов связан с массовой гибелью птиц из-за резких и продолжительных изменений погодных условий, главным образом похолоданий (Ojanen, 1979).

Данные обширной литературы свидетельствуют о том, что птицы зачастую демонстрируют значимую связь между численностью в сезоны массового размножения с какими-либо климатическими или гидрологическими показателями прошлых лет. Например, известна достоверная зависимость между среднегодовым

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

обилием травника (*Tringa totanus*), болотной камышевки (*Acrocephalus palustris*), обыкновенного соловья (*Luscinia luscinia*) и температурными условиями весны предыдущего года; плотностью населения садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*), лугового чекана (*Saxicola rubetra*) – и весенними температурами текущего года; количественными показателями камышевки-барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus*) – и динамикой температурного фона позапрошлого весеннего периода, а также обилием тростниковой камышевки – и динамикой уровня весеннего половодья; обилием коростеля (*Crex crex*) и обыкновенного сверчка (*Locustella naevia*) – и количеством осадков в апреле текущего года и др. (Аськеев О.В., Аськеев И.В., 2002 а). Для некоторых видов данного ряда эти связи можно объединить и сделать следующее заключение: чем теплее предшествующие весенние периоды, тем в данном репродуктивном сезоне в конце лета, осенью или весной следующего года численность молодых птиц возрастает (Соколов, 1999; Sokolov et al., 2000, 2001). Это предположение, конечно же, не может быть применено к большинству видов изучаемой территории без определенной корректировки, потому что для некоторых птиц (болотная камышевка и др.) выявленные связи имеют отрицательные значения.

Обратим внимание еще на одну закономерность, которая связывает изменение численности птиц с температурными характеристиками. На широком спектре видов наглядно продемонстрировано (Аськеев О.В., Аськеев И.В., 2002 б), что потепления зимнего периода способствуют большей выживаемости птиц к началу сезона размножения. Это неизменно приводит в условиях Среднего Поволжья к возрастанию численности большой (*Parus major*) и длиннохвостой синиц (*Aegithalos caudatus*), москочки (*Parus ater*), буроголовой (*P. montanus*) и черноголовой (*P. palustris*) гаичек, обыкновенного поползня (*Sitta europaea*), обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris*), желтоголового королька (*Regulus regulus*). Кроме того, повышение выживаемости молодых особей в период их пребывания в гнездах, во время их массового вылета и дисперсии возможно лишь в условиях увеличения температур июня и июля. Данные замечания не отвергают ранее высказанного предположения (Sokolov et al., 2000, 2001), а лишь существенно, на наш взгляд, дополняют его.

На основании вышеизложенного позволим себе сделать достаточно важный и вполне очевидный вывод, который позволит нам избавиться от некоторых противоречий, которые могли бы возникнуть при изложении последующих материалов. Повышение весенних температур, как это будет показано ниже, наиболее действенно отражается на продуктивности сообществ птиц, которым в той или иной степени свойственна оседлость. В частности, вполне однозначно заключение о существовании достоверной связи высокого уровня значимости между повышением апрельских температур и высоким успехом размножения москочки, что является пусковым механизмом массовой инвазии молодых синиц в такие годы. Относительно благоприятные зимние температурные условия положительно сказываются на последующем воспроизводстве как строго оседлых видов, так и частичных мигрантов, часть популяций которых ежегодно остается вблизи мест размножения или кочует в пределах всего Поволжья. Положительные тренды в динамике летних температур, как правило, приводят к росту обилия насекомоядных птиц, большинство из которых относится к группе дальних мигрантов. Применительно к

данной группе изменение успеха размножения имеет место лишь при выполнении дополнительного условия, когда весенние температуры, напротив, относительно невелики.

Таким образом, в наиболее приемлемом виде динамику изменения численности и распространения птиц можно связать с тремя факторами: температурными особенностями предыдущего сезона размножения, весенней погодой текущего сезона и величиной гнездового населения в предшествующий год (Головатин, 2001). Следуя предложенной схеме, мы в качестве отправной точки должны принять следующее условие: общая численность гнездового населения зависит от уровня выживания молодых в постгнездовой период предыдущего сезона размножения. Далее выживаемость молодых определяется обилием трофической базы, главным образом насекомых, в этот период. В свою очередь, их тем больше, чем выше разница между температурой конца лета (август) и весенней температурой (май – июнь), что характерно и для поволжской зоны с континентальным климатом. Иными словами, если весна в целом относительно прохладная, а лето теплое, особенно в конце июля – августе, то гнездовое население на следующий год должно резко увеличиться. Таким образом, весенняя погода текущего года, определяющая локальные вариации количественных показателей гнездового населения, может ощутимо влиять на распределение птиц в пределах ареала и пространственную структуру географических и экологических популяций. При продолжительных возвратах холодов и при запаздывании прилета в ранние весны количество гнездящихся птиц в местах остановок может многократно увеличиваться (Головатин, 2002). Данную схему мы в первую очередь связываем с насекомоядными птицами, места зимнего пребывания которых лежат вне пределов изучаемого региона. В отношении оседлых видов и птиц с частичной миграцией прогностические модели увеличения обилия более схематичны.

Зачастую периодические изменения в распространении и численности птиц региона, проявляющих достоверную связь с микроклиматическими явлениями, определяются опосредованно динамикой богатства трофической базы. Основываясь на данном замечании можно прогнозировать, например, изменение в различных частях Саратовской области обилия погоньша (*Porzana porzana*), камышницы (*Gallinula chloropus*) и коростеля, которые демонстрируют быструю реакцию на кормовые условия. В годы повышенной влажности (с высоким паводком и дождливой весной) плотность населения этих видов увеличивается многократно. В засушливые сезоны, даже при высоких показателях успеха размножения в предыдущий сезон, пастушковые перераспределяются по изучаемой территории или выселяются за пределы севера Нижнего Поволжья в поисках более подходящих условий. Кроме того, известны многочисленные примеры, когда птицы покидают защитные лесные полосы в значительном количестве после вылета молодняка из-за иссушения местообитания. При этом иммиграционный тип динамики орнитокомплекса меняется на динамически-равновесный или эмиграционный, когда за счет значительной откочевки размножение птиц не приводит к увеличению их суммарного обилия или оно уменьшается по сравнению с гнездовой плотностью (Равкин, 2002).

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Периодические изменения количественных показателей и непостоянство территориальных связей присущи в значительной мере семеноядным вьюрковым птицам. Крайними вариантами динамики распространения подобного типа является нерегулярность размножения некоторых видов в Саратовской области. К ним, в частности, относятся чиж и обыкновенный клест (*Loxia curvirostra*). В отношении первого известны случаи гнездования в отдельные годы в долине р. Хопра, второго – в пойме р. Большой Иргиз. Обилие основных кормов является надежным индикатором, позволяющим рекомендовать его к использованию при выявлении ранее неизвестных поселений этих видов.

В полупустынных и степных районах для размножения большинства видов птиц оптимальные условия складываются при переходе многоводной фазы к периоду среднего наполнения водоемов. На обширных возвышенных сыртовых участках, где преобладают мелководные водоемы, оптимум условий для гнездования большего числа видов создается в периоды максимального развития прохладно-влажных условий. В лесостепном Правобережье наиболее благоприятная для птиц обстановка складывается на стадии климатического цикла, приближающегося к концу фазы средней обводненности, по мере увеличения продолжительности безморозного периода (Кривенко, 2002). Примеры подобного рода применительно к изучаемой территории достаточно многочисленны, что позволяет осуществлять верификацию прогностической модели с высокой точностью. Показательным в этом отношении является существование достоверной корреляции в направлении динамики количественных показателей некоторых видов. Например, в пределах околородных биотопов Татарии (Аськеев О.В., Аськеев И.В., 2002 а) в параллельных направлениях изменяется численность серой славки (*Sylvia communis*) и камышевой овсянки (*Emberiza schoeniclus*), садовой камышевки и речного сверчка, камышевки-барсучка, рябинника (*Turdus pilaris*) и коростеля, обыкновенного сверчка и желтоголовой трясогузки. Напротив, разнонаправленный характер имеет динамика численности обыкновенного соловья и варакушки (*Luscinia svecica*).

Вопросам индикации климатических изменений различного масштаба мы уже уделили достаточно внимания, когда обсуждали проблемы мониторинга динамики температуры и увлажнения, а также изменений в развитии растительности. Однако следует сказать еще несколько слов в отношении использования в этих целях поведения самих птиц и, в частности, смещения сроков весенней и осенней миграции. На основе анализа фенологических показателей широкого спектра видов к настоящему времени определен перечень птиц, которые могут рекомендоваться в качестве феноиндикаторов. Изменение сроков прилета и отлета при развитии климатического тренда какого-либо размера или направленности отмечено, например, для пуночки (*Plectrophenax nivalis*), полевого жаворонка (*Alauda arvensis*), белой трясогузки (*Motacilla alba*), чибиса (*Vanellus vanellus*), серого журавля (*Grus grus*), лебедя-кликуна (*Cygnus cygnus*), воронки (*Delichon urbica*), чеглока (*Falco subbuteo*), деревенской ласточки (*Hirundo rustica*), черноголового чекана, степного конька (*Anthus richardi*) и удода (*Upupa epops*) (Ананин, 2002). При этом очевидно справедлива следующая зависимость (Пасхальный, 2002): птицы, гнездящиеся в изучаемом регионе, в условиях глобального потепления климата прилетают на места размножения раньше (белая трясогузка, луговой конек – *Anthus pratensis*,

белобровик – *Turdus iliacus*, пеночка-весничка – *Phylloscopus trochilus* и др.). Это отличает их от видов, чьим местом гнездования являются более северные территории тундры и частично лесотундры (пуночка, турухтан – *Philomachus pugnax*, подорожник – *Calcarius lapponicus*, рогатый жаворонок – *Eremophila alpestris*), которые в условиях теплого климатического тренда покидают места зимовки или транзитом пересекают регион, напротив, позже обычного.

Отнесение тех или иных видов с динамичной структурой распространения к группе с долгосрочными тенденциями в трансформации их ареалов под воздействием макроклиматических трендов является достаточно сложной задачей. Взаимодействие абиотических и антропогенных факторов, а также наложение климатических циклов различного масштаба друг на друга создает объективные препятствия к прогнозированию динамики распространения таких представителей орнитофауны региона. С определенной уверенностью в настоящее время мы можем говорить о долговременном расселении и увеличении численности в Саратовской области в будущем вяхиря (*Columba palumbus*), черной (*Chlidonias niger*) и белокрылой (*Ch. leucopterus*) крачек, озерной чайки (*Larus ridibundus*), красноголовой чернети (*Aythya ferina*), рябинника, черного дрозда (*Turdus merula*) и белобровика. Предполагаемая тенденция достаточно отчетливо просматривается для указанных птиц уже в настоящее время. Она проявляется в виде резкого повышения численности гнездящихся особей в районах, где до этого вид был представлен в орнитокомплексах небольшим числом размножающихся пар. В данном отношении такой тип расселения имеет много общих черт с гнездовыми инвазиями и основан на высокой подвижности территориальных связей данных птиц. Аналогичные тренды в динамике их распространения характерны и для других территорий европейской части России.

В ходе анализа краткосрочных и долговременных тенденций в динамике распространения птиц вследствие антропогенного воздействия территория севера Нижнего Поволжья рассматривается нами как своеобразная модель природного полигона, где в период с конца XIX столетия до настоящего времени наблюдается существенная трансформация природных ландшафтов под действием широкого спектра антропогенных факторов. Проведенное исследование закономерностей современного распространения и численности птиц региона позволило выявить глубину и основные тенденции происходящих изменений. Наиболее значимыми факторами антропогенной трансформации орнитофауны региона являются прямая и косвенная элиминация. Охотничий промысел привел к полному исчезновению из гнездовой фауны области не менее 10 представителей. Распашка целины, пастбищная дигрессия степей, пестицидное загрязнение и другие причины привели к катастрофическому снижению численности и распространения более 40 видов. Гидромелиоративное строительство, искусственное облесение степных ландшафтов, некоторые другие лимитирующие факторы обуславливают положительную динамику границ ареалов 45 видов, а также прогрессирующее расселение на территории области 4 новых видов.

Среди причин коренной перестройки степных орнитокомплексов, когда в сообществах начинают доминировать виды, относимые ранее к второстепенным, на первый план выходят причины антропогенного происхождения, преимущественно

распашка степей и перевыпас. Например, доминирование в сообществе кампофильной группировки Приерусланской степи полевого жаворонка в настоящее время, по мнению М.Л. Опарина с соавторами (2001), обусловлено несколькими причинами. С одной стороны, это высокая толерантность вида к антропогенному воздействию, с другой – благоприятное воздействие современного климатического цикла и снятие пресса конкуренции со стороны резко сокративших численность или вовсе исчезнувших здесь других видов жаворонков. Сокращение распространения степной тиркушки (*Glareola nordmanni*), кречетки (*Chettusia gregaria*), черного (*Melanocorypha yeltoniensis*), белокрылого (*M. leucoptera*) и степного (*M. calandra*) жаворонков, других видов кампофильного комплекса вызвано, вероятно, спонтанными процессами, протекающими в природе. Это подтверждается, например, сокращением ареала некоторых видов в период, когда в природе создаются наиболее благоприятные экологические условия вследствие пастбищной дигрессии растительности (Опарин и др., 2001).

Крайне важно отметить, что в настоящее время значительная часть площадей, занятых ранее под пастбища или возделывание пропашных и зерновых культур, в саратовском Заволжье выведена из сельскохозяйственного оборота и находится на различных стадиях пастбищной или залежной демулационной сукцессии. Темпы динамики восстановления первичных степных ценозов в различных районах не одинаковы и зависят от многих факторов. На многочисленных примерах показано (Опарин и др., 2000), что процесс демулации может ускоряться или замедляться в зависимости от окружающей растительности, наличия в почве семян или вегетативных органов размножения, продолжительности сельскохозяйственного использования или пастбищной нагрузки. Например, отсутствие вблизи восстанавливаемого участка целинных угодий значительно замедляет процесс демулации, в результате чего может на длительный период задерживаться бурьянистая стадия. С высокой степенью достоверности можно прогнозировать широкое расселение по залежам полевого жаворонка, садовой овсянки (*Emberiza hortulana*), северной бормотушки, лугового чекана и других птиц, доля участия которых в составе зональных орнитокомплексов имеет тенденцию к увеличению.

Вместе с тем восстановление степной растительности на обширных территориях зачастую несет и негативные последствия, наиболее наглядно проявляющиеся в отношении уязвимых видов, обитание которых без умеренного антропогенного воздействия на их местообитания затруднено или совсем невозможно (Белик, 2001). В частности, зарастание степей высокотравными ковыльниками неизменно приводит и будет приводить в будущем к исчезновению сусликов и в конечном итоге сокращению числа орлов, курганников (*Buteo rufinus*) и каменок. Аналогичная картина прогнозируется и для луговых сообществ, где после прекращения сенокоса и разрастания злаков из орнитокомплексов выпадают коростель, кулики и хищники.

Разбалансированность природных комплексов отрицательно сказывается на численности и перспективах существования в первую очередь редких видов. Так, сложные природные биоценозы, состоящие из большого числа разнокачественных и разнообразных организмов, отличаются значительной устойчивостью и конкурентоспособностью, а следовательно, относительной стабильностью. Одной из

причин создания благоприятных условий для вселения в новые места обитания вида-пришельца является упрощение структуры аборигенного ценоза вследствие антропогенных воздействий. Это проявляется в возникновении новых биотопов, благоприятных для некоторых видов, частичном или полном разрушении исторически сложившихся экосистем, уменьшении или уничтожении хищников и некоторых конкурирующих видов. В результате обозначенных процессов в последующие годы на территории области в различные по сложности экосистемы будут неизбежно вселяться новые виды птиц.

Результатом внедрения на территорию области видов-пришельцев в большинстве случаев будет являться «натурализационное закрепление», характеризующееся нормализацией динамики численности, постепенным формированием обновленного или нового эволюционно-экологического стереотипа у особой расселившейся популяции и образованием систем биогеоценотических цепей и циклов с обязательным участием новых видов (Залетаев, 1976). На этой стадии происходит активный процесс эволюционных преобразований расселившейся формы. Особенно активизируются генетические механизмы преобразований (возрастает генетическая гетерогенность популяций, генный обмен с исходной формой может нарушаться). Естественный отбор приобретает стабилизирующее направление, вызывая в некоторых случаях ярко выраженный морфогенез. Формируются биопродукционные нормы, обеспечивающие экологический оптимум и биогеоценотическое процветание вида.

Прогнозируемые и непрогнозируемые массовые инвазии птиц в пределах изучаемого региона способны приводить не только к перестройке всей структуры орнитокомплексов, но и существенно влиять на саму среду районов вселения мигрантов. Типичными инвазионными видами традиционно считаются кедровка (*Nucifraga caryocatactes*) и свиристель (*Bombicilla garrulus*); в последнее время к этой группе относят в Восточной Европе и другие виды (Соколов и др., 2002), среди которых для нижеволжского региона наиболее характерны пестрый дятел (*Dendrocopos major*), сойка (*Garrulus glandarius*), московка, буроголовая гаичка, обыкновенный поползень, обыкновенная пищуха, длиннохвостая синица, рябинник, пуночка, обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea*), обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*) и др. Динамика распространения этих птиц определяется различными причинами, что обуславливает сложность прогнозирования их массового появления в пределах Саратовской области. Достаточно условно их можно разделить на две группы. К первой относятся длиннохвостая синица и кедровка, для которых факторы активизации инвазии не известны, а в перемещениях отсутствуют сколько-нибудь выраженные цикличность и периодичность, ко второй – все другие вышперечисленные виды. Последняя группа оказывается сборной, так как для некоторых видов в ее составе (сойка, обыкновенная пищуха), выявляются циклические квазипериодические компоненты, но их характер не выявлен. У других (московка), напротив, предполагаются первичные причины массового выселения из районов гнездования, хотя периодичность таких инвазий почти не поддается прогнозированию (Соколов и др., 2002).

Если длиннохвостая синица гнездится в пределах севера Нижнего Поволжья, то кедровка является здесь типичным инвазионным видом, перелеты которого ни во времени, ни в пространстве не являются регулярными. В прошлом ее встречи

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

были в области часты, носили почти ежегодный характер и достигали широты пос. Сарепты (ныне Волгоградская область), однако позже глубина проникновения кедровок на юг сократилась (Бостанжогло, 1911). Вместе с этим уменьшилась и частота встреч птиц в изучаемом регионе. В последующий период, вплоть до настоящего времени, ее пребывание в осенне-зимний период в пределах Саратовской области носит регулярный, но непериодический характер с интервалами между инвазиями в 2 – 4 и более лет.

Восстанавливая хронологию регистрации кедровок на севере Нижнего Поволжья, укажем прежде всего на примеры добычи нескольких особей 01.10.1928 г. вблизи областного центра (Барабаш, Козловский, 1941), а также в окрестностях г. Вольска (предположительно в 1947 г.) С.П. Кургановым (Козлов, 1953). В коллекциях Саратовского педагогического института и Областного краеведческого музея хранятся научно-коллекционные шкурки и экспозиционные чучела птиц, добытых вблизи с. Ивановка Базарно-Карабулакского района и в окрестностях г. Саратова соответственно. Затем заметные зимние инвазии кедровок в пределы саратовского Правобережья наблюдались в осенне – зимний период 1947 – 1948 гг., а также в 1985 г. (Варшавский и др., 1994). Л.А. Лебедева (1967), ссылаясь на орнитологические фонды Зоологического музея Саратовского госуниверситета (до настоящего времени коллекция не сохранилась), приводит в качестве даты добычи одной особи в Заволжье конец сентября 1950 г. В отдельные годы – это обычный представитель зимней фауны северных административных районов саратовского Правобережья (Хвалынского, Вольского, Новобурасского, Петровского и др.). Например, зимой 1988 – 1989 гг. в Базарно-Карабулакском районе в сосновых лесах и лиственных перелесках, по данным Т.А. Каракулько, плотность населения вида составила 13.0 и 3.0 особи/км² соответственно (Результаты зимних учетов..., 1990).

В последнее десятилетие характер встреч кедровки в регионе не изменился. Так, массовый залет этих птиц в 1992 г. в Правобережье (особенно в Воскресенский и Вольский районы) описывает В.В. Пискунов (1996): первые 4 особи были им зарегистрированы 28 сентября у с. Александровка Саратовского района, 14 ноября этого же года одна особь была поймана в окрестностях областного центра. Более глубокое проникновение кедровок на юго-восток зарегистрировано нами 05.10.2002 г. и 20.10.2002 г., когда три птицы были добыты в период осенней охоты в степном Заволжье в Дергачевском, Ершовском и Александровогайском районах. В первых двух случаях птицы держались в составе стай из 4 – 7 особей в древесных насаждениях прудов полевого типа, а в последнем – одиночная птица наблюдалась на обочине автодороги (Завьялов и др., 2002 б). Подавляющее большинство встреч кедровок в Саратовской области приходится на осенние месяцы; регистрация птиц зимой на изучаемой территории, а также южнее указанных пределов – факт крайне редкий. Данное замечание косвенно свидетельствует о возможности обратных, дальних перемещений вида в направлении репродуктивных районов уже поздней осенью того же года, т.е. до установления снежного покрова и исчезновения насекомых.

В этой связи достаточно интересны результаты изучения питания особей в составе инвазии. Так, анализ содержимого желудков добытых птиц позволил выявить в составе пищи только имаго жуков, относящихся к жужелицам (*Carabus*),

шелкунам (*Athous*) и усачам (*Agapanthia*), а также прямокрылых (*Gryllidae*, *Gryllus campestris* – полевой сверчок). В отношении птицы, добытой в Александровогайском районе, следует указать на абсолютное доминирование в содержимом желудка прямокрылых, которых кедровка собирала на автодороге с асфальтным покрытием. Эти данные частично подтверждают ранее высказанное мнение: в период зимних кочевок в пределах области кедровка поедает преимущественно имаго и личинок насекомых и редко – семена растений. Оно было основано на изучении содержимого желудков четырёх птиц, добытых 15 и 24.10.1947 г. в окрестностях г. Вольска. Пищевой спектр данных особей включал имаго жуков, их личинок, гусениц бабочек и других насекомых, единичные тыквенные и арбузные семена (Козлов, 1953).

Сопоставление данных литературы по нижневолжскому региону, собственных полевых наблюдений, а также материалов по другим регионам России, где наблюдаются инвазии вида на большом удалении от репродуктивных районов (Соколов и др., 2002), позволяет высказать несколько предварительных заключений в отношении характера подобных перемещений. Во-первых, зачастую хронология пиков численности кедровки на северо-западе страны и появления этих птиц в изучаемом регионе совпадает. Это однозначно указывает на возможность одновременной инвазии вида из мест размножения в различных направлениях – южном, юго-западном и западном. Вместе с тем практически не известны достоверные случаи появления этих птиц в регионе в сезоны, когда происходили крупные налеты сибирских кедровок на территорию европейской части страны – в 1844 – 1845, 1885 – 1886, 1911 – 1912, 1933 – 1934, 1944 – 1945, 1954 – 1955 гг. (Кумари, 1960), в район Окского заповедника – 1954, 1961, 1968 и 1971 гг. (Приклонский, 1978), а также сопредельного Казахстана – в 1961 г. (Касаткин, 1972). Исключением из этого правила является лишь пример, когда Б.Ф. Карпенковым было изготовлено чучело птицы, добытой в регионе в 1971 г. Хранящиеся в настоящее время в фондах Зоологического музея Саратовского госуниверситета и добытые в регионе в различные годы прошлого и нынешнего столетий птицы на основе анализа морфологических признаков отнесены не к сибирскому, а к номинативному подвиду.

Во-вторых, столь же обычны примеры, когда периоды регистрации кедровок на севере Нижнего Поволжья приходятся на годы с крайне низкой встречаемостью этих птиц на Куршской косе и в других регионах. Данный факт косвенно указывает на разноплановость причин (климатических, трофических и др.), совокупность и взаимное влияние которых обуславливает начало и прекращение инвазии, а также генеральное направление перемещения птиц в разные годы. Наконец, для кедровки, как, впрочем, и для другого инвазионного вида региона – сойки, является маловероятным повторное появление в Саратовской области в следующий после массовой экспансии год.

Примеры инвазий второго типа более обширны, однако из-за ограниченности объема сообщения остановимся лишь на одном из них. Это тем более возможно, что между осенней численностью москочек, буроголовых гаичек и обыкновенных пищух, а также массовыми выселениями их из репродуктивных районов выявлена значимая положительная связь (Соколов и др., 2002). Москочка – редкая зимующая птица севера Нижнего Поволжья, численность которой в некоторые сезоны

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

вследствие массовых инвазий значительно повышается. Является самой мелкой европейской синицей, размножение которой тесно связано с хвойными, главным образом еловыми, лесами более северных регионов. Взрослые особи в большинстве оседлы, моногамны и держатся на участках обитания, границы которых строго фиксированы, в течение всего года. На территории Саратовской области в учетах и отловах отмечаются почти всегда молодые птицы первого года жизни. На долю взрослых птиц, надежно идентифицируемых по полностью вылинявшим большим верхним кроющим второстепенных маховых, приходится не более 1.5%.

В некоторые сезоны (1983, 1989 – 1991, 1993 – 1995 гг.) численность москочков в регионе значительно возрастает, когда они бывают обычны не только в лесных стациях, но и в сельхозугодьях, и в населенных пунктах. Для изучаемого вида, как, впрочем, и у обыкновенной пищухи, инвазии могут повторяться на следующий календарный год. Предполагается, что причиной данного процесса является массовое выселение молодых особей из гнездового ареала. При этом климатические условия апреля (повышение средней температуры до +6°C и более) рассматриваются как пусковой механизм, приводящий к значительному росту успеха размножения этих птиц, когда среднегодовая плотность населения синиц в пределах обширного ареала возрастает в несколько раз (Марковец, Соколов, 2002). Из большого числа гипотез, которыми пытаются объяснить данный феномен, на сегодняшний день, по нашему мнению, наиболее аргументированной является одна (Бардин, Резвый, 1988). Согласно ей возникновение инвазий москочков описывается как следствие функционирования регулируемых плотностью социо-демографических систем. Наличие слабо выраженного весеннего пролета этих птиц на севере Нижнего Поволжья в инвазионные годы позволяет надеяться, что большинство синиц, включившихся в подобные перемещения, не оседает на непригодных для жизни территориях и не погибает.

Представленные выше сведения относятся к группам видов, классифицированных на основе анализа причинно-следственных связей в динамике их распространения. Теперь перейдем к прогностическому анализу генезиса авифауны региона в отношении историко-фаунистических пластов. С этой целью, кратко обобщая обширные, большей частью гипотетические построения в отношении фауногенеза Саратовской области, позволим себе выделить в составе современной орнитофауны региона несколько комплексов, которые именуются некоторыми исследователями фаунистическими пластами (Белик, 2000) или историческими свитами. Основываясь на терминологии ботаников (Зозулин, 1970), их можно обозначить как реликтовый, ортоселекционный, трансформационный и миграционный. Среди них наиболее древним является первый, представленный обычно тропическими лимнофильными формами, которые исторически с олигоцена – миоцена связаны с облесенными берегами различных типов водоемов (большой баклан, серая – *Ardea cinerea*, рыжая – *A. purpurea* и большая белая – *Egretta alba* цапли, каравайка – *Plegadis falcinellus*, камышница, зимородок – *Alcedo atthis* и др.). В качестве основных направлений их экологической адаптации в условиях прогрессирующего похолодания и аридизации климата (Синицын, 1980) рассматриваются формирование сезонных миграций, освоение на гнездовании островных экосистем, а также зарослей макрофитов, главным образом тростниково-рогозовых куртин и сплошных массивов в пределах степных водоемов.

Менее древним (миоцен – плиоценовым) можно считать ортоселекционный комплекс птиц, формирование которого связано с обширными пространствами суши Палеарктики. Здесь в саванновых, а позднее лесостепных и степных условиях преобладали куриные и коростелеподобные пастушковые птицы, а также, очевидно, казуароподобные лесные страусы. Одновременно в лесостепных ландшафтах постепенно увеличивалась доля и обилие хищников, голубей и воробьиных птиц, которые адаптировались к жизни на открытых пространствах и теряли связь с лесными ценозами, ведомые богатством трофической базы вторичных местообитаний. Сформировавшиеся богатые в видовом отношении сообщества птиц претерпели значительные изменения вследствие кайнозойского похолодания, когда из их состава выпали практически все термофильные элементы. Лишь благодаря селектогенетическому обмену с другими контактными фаунами лесостепная и пустынно-степная группировки пополнились впоследствии новыми включениями (представителями *Emberiza*, *Lanius*, *Oenanthe*, *Burhinus*), некоторые из них сохранились до настоящего времени. Вместе с тем пустынно-степной комплекс, не располагающий ныне сколько-нибудь значимым иммиграционным фондом и изолированный от европейских степей экологическими преградами, включает наибольшее число особо уязвимых видов (Белик, 2000).

Третий тип историко-фаунистических комплексов – трансформационный – представлен в регионе двумя вариантами, которые значительно различаются по возрасту и происхождению основных элементов. Первый из них формировался в течение длительного периода с плиоцена до голоцена и представлен в основном лиманными видами. Ареной генезиса лимнофильной фауны данного типа являлись, очевидно, солоноватые водоемы аридной зоны, образовавшиеся в результате распада и отступления Тетиса. Движущей силой эволюционных преобразований выступали разнонаправленные изменения абиотических факторов, не принимающие, однако, характера катастрофических. В целом на всех этапах филоценогенеза это была сборная группа, основу которой составляли миоцен – плиоцен лимнофильные элементы, а также тропические морские иммигранты (*Sterna*, *Gelochelidon*, *Hydroprogne*, малый – *Charadrius dubius* и морской – *Ch. alexandrius* зуйки, кулик-сорока – *Haemantopus ostralegus* и др.). Позднее она пополнилась некоторыми северными формами, преимущественно гусеобразными, куликами и воробьиными (Белик, 2000). Второй вариант анализируемого комплекса сравнительно молодой. Его формирование берет свое начало со времени появления первых сельскохозяйственных угодий, площадь которых до настоящего времени продолжает увеличиваться. Основу трансформационного фаунистического пласта, связанного в своем становлении с агроценозами, составляют степные кампофилы. Наряду с ними в орнитокомплексы данного типа постепенно включаются все новые элементы из числа северных мезофильных и южных ксерофильных форм (Белик, 1991).

Последний, наиболее обширный в видовом отношении миграционный комплекс авифауны образован разновозрастными группировками (слоями), которые достаточно условно можно связать с плиоценом, плейстоценом и голоценом. Установление сухопутной связи между Кавказом и Русской равниной определило возможность массового вселения в пределы изучаемой территории богатой фауны склерофилов. Таким образом, именно с плиоцена берет свое начало эволюция со-

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

временного состава данной экологической группировки, значительно обогащенной в тот период за счет миграционных элементов. В объединенном виде пустынно-горный комплекс эволюционировал в плейстоцене, продвигаясь все более на север до широты тундр. Глубокая биотопическая специализация некоторых видов (сизоворонки – *Coracias garrulus*, удода, полевого воробья – *Passer montanus*, галки – *Corvus monedula*, обыкновенного скворца – *Sturnus vulgaris* и др.) в голоцене приводит к заселению ими даже лесостепных ландшафтов, где эти птицы поселяются в дуплах деревьев. С плейстоценовым периодом В.П. Белик (2000) связывает появление на юге России представителей выделяемой им особой географо-генетической группы аллювиофильных птиц, а также бореальной фауны, главным образом лимнофильных элементов. Продвигаясь в южном направлении в периоды похолоданий вдоль водотоков, граничащих с тундростепями, они заселяли болотистые ландшафты и биотопы с мезофильными кустарниками. Современный состав плейстоценовых иммигрантов сравнительно беден вследствие последующего глобального изменения климата и антропогенного преобразования изучаемой территории. Молодая голоценовая миграционная фауна включает бореальные дендрофильные виды, неморальные, тропические, а также субсредиземноморские элементы. Она пополняется преимущественно за счет воробьиных птиц, пластичных в экологическом отношении и быстро реагирующих на динамику абиотических и антропогенных факторов.

Таким образом, географо-генетическая характеристика авифауны изучаемого региона приводит нас к заключению, что на фоне некоторого потепления и увлажнения климата преимущества в расселении получают представители наиболее древнего реликтового пласта. Этому способствует широкая сеть прудов и озер полевого типа, созданная в пределах саратовского Заволжья, прибрежная древесная и кустарниковая растительность которых будет являться местом локализации пионерных поселений большого баклана и колпицы (*Platalea leucorodia*). Изменение стратегии гнездования (устройство гнезд в ивняках) позволит цаплям, в особенности большой белой и серой, более широко заселить Волгоградское водохранилище и обширные прилегающие территории. Популяции обитателей типичных и сухих степей, входящих в состав достаточно обособленной группы в составе ортоселекционного пласта, повсеместно в большинстве деградируют из-за олуговения степных ценозов и сокращения площадей низкотравных местообитаний. Повышение успеха размножения, связанного с переходом части видов данной группировки к гнездованию на обрабатываемых полях, в значительной степени нивелируется прямой элиминацией, которая, например, в отношении красавки (*Anthropoides virgo*) и коростеля, неизбежно будет усиливаться. В населении лесостепных птиц крупные перестройки не предполагаются, однако возможно увеличение численности некоторых из них вследствие мезофилизации растительности и расширения площадей гнездопригодных стадий.

Моделировать процессы фауногенеза в отношении представителей трансформационного пласта с высокой долей достоверности достаточно трудно. С одной стороны, виды лиманного комплекса демонстрируют отчетливо выраженную цикличность в распространении и численности, обусловленную изменениями жизнен-

ной емкости угодий в ходе естественных сукцессий. Подобные изменения на севере Нижнего Поволжья даже в условиях преобладающего климатического тренда протекают асинхронно, что позволяет видам с высокой подвижностью территориальных связей перераспределяться по территории. Так, в пределах семиаридных заволжских районов расселение большого числа лимнофильных птиц будет наблюдаться при переходе многоводной фазы к периоду среднего наполнения озер и прудов полевого типа. На обширных возвышенных сыртовых участках, где средняя глубина водоемов несколько ниже, наиболее оптимальные условия для их размножения будут формироваться в периоды максимального развития прохладно-влажных условий. В лесостепных ландшафтах на севере Правобережья благоприятная для лимнофильных птиц обстановка будет складываться на фоне увеличения продолжительности безморозного периода на стадии климатического цикла, приближающегося к концу фазы средней обводненности. С другой стороны, вторая составляющая трансформационного пласта – кампофильные виды агроландшафтов – на протяжении прогнозируемого периода продолжают адаптацию к обитанию в относительно однородных условиях монокультур, а моделирование данных процессов в силу высокой динамичности структуры формирующейся группировки на данном этапе не представляется возможным.

Представители разновозрастного миграционного пласта демонстрируют столь же разнообразные стратегии в экологической адаптации и распространении. Примером одного из них является прогнозируемое закономерное расселение в ближайшие годы в регионе горихвостки-чернушки, которая относится к типичным представителям пустынно-горной склерофильной группировки. Аналогичные тенденции в распространении свойственны неморальным и бореальным формам (рябиннику, белобровику, пеночки-весничке, пеночке-теньковке – *Phylloscopus collybita*, мухоловке-пеструшке – *Ficedula hypoleuca*, зеленой пеночке и др.), которые по различным типам лесов интенсивно расселяются на севере Нижнего Поволжья, проникая все более к югу даже в заволжских районах. В целом в составе миграционного пласта преобладают виды с положительной динамикой в распространении, тогда как регрессирующие формы малочисленны и относятся преимущественно к обитателем побережий болот и озер в пределах лесостепи.

Экологический анализ трансформации орнитофауны севера Нижнего Поволжья позволяет утверждать, что в наименьшей степени стремление к расселению на современном этапе выражено у птиц склерофильной группы. Напротив, есть все основания полагать, что в ближайшей перспективе относительно высокая доля этих видов (курганник, балобан – *Falco cherrug*, степная пустельга – *F. naumanni*, воронка, каменка-плясунья – *Oenanthe isabellina*, обыкновенный скворец) будет демонстрировать устойчивую тенденцию к дестабилизации популяций и сокращению распространения. Основная причина прогнозируемого явления заключается в коренном преобразовании облика зональных степных комплексов за счет расширения площадей залежных земель и общей мезофилизации растительности. Аналогичные причины обуславливают проявление разнонаправленных трендов в динамике распространения и численности кампофильной группы. Как было показано выше, одни виды данной экологической группировки проявляют долговременные тенденции успешной адаптации к обитанию в пределах агроландшафтов (перепел

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

– *Coturnix coturnix*, чибис, коростель, полевой жаворонок и др.), другие – демонстрируют негативные реакции на преобразование степей (авдотка – *Burhinus oedipnemus*, стрепет – *Tetrax tetrax*, черный, малый – *Calandrella cinerea* и серый – *C. rufescens* жаворонки).

Гидромелиоративное строительство и расширение сети полезащитных лесных полос обусловили долговременную тенденцию в расселении видов дендрофильной и лимнофильной экологических групп. Примеры регрессии видовых ареалов первой из выделенных группировок крайне редки и относятся преимущественно к особо уязвимым стенобионтным видам. Перечень птиц, связанных на гнездовании с околородными пространствами и проявляющих отрицательные тренды в динамике количественных показателей, более обширен. Их популяции подвергаются дестабилизации вследствие проявления определенных климатических трендов векового масштаба, чрезмерного выпаса скота в поймах водоемов и прямой элиминации. В целом же в отношении большого числа представителей выделенных экологических групп характерно расширение ареалов. Искусственные лесонасаждения являются экологическим руслом для расселения в южном направлении вяхири, пестрого и малого (*Dendrocopus minor*) дятлов, обыкновенного жулана (*Lanius collurio*), зяблика (*Fringilla coelebs*), обыкновенной зеленушки (*Chloris chloris*), обыкновенной лазоревки (*Parus caeruleus*). В отношении лимнофильных птиц объективные предпосылки для прогнозирования позитивных реакций в распространении существуют для большой белой и рыжей цапель, серошейной поганки, большого баклана и др. Аналогичные высокие темпы расселения будут, очевидно, характерны для околородных воробьинообразных птиц (усатой синицы, тростниковой овсянки, индийской камышевки, желтоголовой трясогузки, обыкновенного сверчка и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Рябцев В.К. К популяционной экологии лапландского подорожника на Среднем Ямале. 1. Плотность гнездования, плодовитость, успешность размножения, полигиния // Экология. 1992. № 3. С. 50 – 58.

Ананин А.А. Влияние изменений климата на фенологию птиц в Баргузинском заповеднике // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 107 – 112.

Аськеев О.В., Аськеев И.В. Межгодовые изменения населения птиц в связи с флуктуациями природно-климатических параметров // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002 а. С. 124 – 133.

Аськеев О.В., Аськеев И.В. Многолетняя динамика численности птиц в осенний период // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002 б. С. 230 – 238.

Барабаш И.И., Козловский П.Н. Материалы по авифауне Нижнего Поволжья // Учен. зап. Саратов. гос. пед. ин-та, фак. естествознания. 1941. Вып. 7. С. 162 – 173.

Бардин А.В., Резвый С.П. Инвазии птиц: два подхода к проблеме // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс: Мокслас, 1988. С. 13, 14.

Белик В.П. Распашка степей и орнитофауна Подонья: проблемы адаптации // Современные сведения по составу, распространению и экологии птиц Северного Кавказа: Материалы науч.-практ. конф. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та, 1991. С. 109 – 111.

Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин, Н.Н. Якушев, Ю.Ю. Лобачев, Е.Ю. Мосолова

Белик В.П. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов-н/Д: Изд-во Рост. гос. пед. ун-та, 2000. 376 с.

Белик В.П. Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX в. и их вероятные причины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Материалы Междунар. конф. Казань: Изд-во «Матбугат йорты», 2001. С. 75 – 77.

Бостанжогло В.Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоологии. 1911. Вып. 11. С. 1 – 410.

Варшавский С.Н., Тучин А.В., Щепотьев Н.В. Птицы Саратовской области // Орнитофауна Саратовской области (в помощь учителям биологии). Саратов: Изд-во гос. пед. ин-та, 1994. С. 14 – 62.

Воинственский М.А. Птицы степной полосы Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1960. С. 129, 130.

Волчанецкий И.Б. К орнитофауне Волжско-Уральской степи // Праці науководслідного зоолого-біологічного інституту Харків. держ. ун-ту. Сектор екології. 1937. Т. 4. С. 21 – 78.

Волчанецкий И.Б., Капралова Н.И., Лисецкий А.С. Об орнитофауне Эльтонского района Заволжья и ее реконструкции в связи с полезашитным насаждением // Зоол. журн. 1950. Т. 29, вып. 6. С. 501 – 512.

Воробьев К.А. Материалы к орнитологической фауне дельты Волги и прилежащих степей // Науч. тр. гос. заповедников. Сер. 1. Астраханский заповедник. 1936. Вып. 1. С. 3 – 52.

Гаврилов Э.И., Наглов В.А., Федосенко А.К., Шевченко В.Л., Татарина О.М. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья // Тр. ин-та зоологии АН КазССР. 1968. Т. 29. С. 153 – 190.

Головатин М.Г. Связь динамики населения воробьиных птиц Субарктики с изменением климатических условий // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Материалы Междунар. конф. Казань: Изд-во «Матбугат йорты», 2001. С. 180, 181.

Головатин М.Г. Динамика численности и пространственного распределения воробьиных птиц Субарктики: связь с погодой // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 157 – 164.

Гудина А.Н. Редкие и малоизученные птицы среднего течения р. Ворона // Экология и эволюция животных. Рязань, 2003. С. 41 – 45.

Дементьев Г.П., Птушенко Е.С. Расселение и географическое распространение дубровника *Emberiza aureola* Pallas // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1940. Т. 49, вып. 3/4. С. 115 – 122.

Завьялов Е.В. Находки индийской камышевки и широкохвостки в Саратовской области // Selevinia. 1995. Т. 3, вып. 1. С. 41.

Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Кочетова И.Б. Экспансия усатой синицы *Panurus biarmicus* на севере Нижнего Поволжья // Рус. орнитол. журн. 1999. Экспресс-выпуск № 72. С. 25, 26.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Березуцкий М.А., Якушев Н.Н. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение I. Генезис фауны и флоры в третичное время. Палеоген // Поволж. экол. журн. 2002 а. № 1. С. 19 – 27.

Завьялов Е.В., Якушев Н.Н., Табачишин В.Г. О налетах кедровки *Nucifraga caryocatactes* на север Нижнего Поволжья // Рус. орнитол. журн. 2002 б. Т. 11. Экспресс-выпуск № 199. С. 892 – 894.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Лобачев Ю.Ю., Шаповалова И.Б. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение V. Распространение птиц в условиях динамики естественных факторов среды // Поволж. экол. журн. 2003. №2. С. 119 – 146.

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

- Залетаев В.С.* Жизнь в пустыне (географо-биогеоценологические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 272 с.
- Зозулин Г.М.* Исторические свиты растительности // Ботан. журн. 1970. Т. 55, №1. С. 23 – 33.
- Иванов А.И.* Каталог птиц Советского Союза. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 276 с.
- Касаткин В.И.* О залете сибирской кедровки в Северный Казахстан // Орнитология. 1972. Вып. 10. С. 336.
- Ковшарь А.Ф.* Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1970. Т. 4. С. 110 – 117.
- Козлов П.С.* Пернатые путешественники. Саратов: Сарат. обл. кн. изд-во, 1953. 80 с.
- Кривенко В.Г.* Современный статус водоплавающих птиц России с позиций природных и антропогенных воздействий // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 51 – 77.
- Кукиш А.И.* Животный мир Калмыкии: Птицы. Элиста: Калм. кн. изд-во, 1982. 128 с.
- Кумари Э.В.* Налет сибирских ореховок в европейскую часть СССР осенью 1954 г. // Тр. проблемных и тематических совещаний / Зоол. ин-т АН СССР. 1960. Вып. 9. С. 119 – 128.
- Лебедева Л.А.* Птицы саратовского Заволжья (эколого-фаунистические особенности орнитофауны): Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1967. 220 с.
- Лебедева Л.А.* Видовой состав и распределение птиц // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1968. С. 141 – 159.
- Луговой А.Е.* Птицы дельты реки Волги // Тр. Астраханского заповедника. 1963. Вып. 8. С. 9 – 185.
- Марковец М.Ю., Соколов Л.В.* Роль температурного фактора в возникновении инвазий у московки (*Parus ater* L.) // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 177 – 183.
- Неручев В.В., Макаров В.И.* Материалы по гнездовой фауне и населению птиц нижней Эмбы // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 125 – 129.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Кондратьев Г.П., Трофимова Л.С., Трофимов И.А., Вацке Х., Литцбарски Х.* Динамика природных комплексов подзоны сухих степей Заволжья в XX столетии на примере Приерусланской степи // Проблемы природопользования и сохранения биоразнообразия в условиях опустынивания: Материалы межрегион. науч.-практ. конф. Волгоград: Изд-во ВНИАЛМИ, 2000. С. 26 – 30.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Трофимова Л.С.* Динамика орнитокомплексов кампофилов подзоны сухих степей Заволжья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России: Материалы шк.-семинара молодых учёных «Динамика восстановительных процессов в степных экосистемах». М.: Изд-во РАСХН, 2001. С. 129 – 140.
- Орлов Е.И., Фенюк Б.К.* Материалы к познанию фауны наземных позвоночных приморской полосы Калмыкии // Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во НИЛОВ, 1927. Вып. 1. С. 39 – 59.
- Пасхальный С.П.* Сроки прилета некоторых видов птиц в низовья Оби в 1970 – 2002 гг. // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 151 – 156.
- Пискунов В.В.* Орнитологические находки последних лет // Проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1996. Т. 1, вып. 1. С. 113, 114.
- Приклонский С.Г.* О налетах кедровок в район Окского заповедника // Тр. Окского заповедника. 1978. Вып. 14. С. 368, 369.
- Природный комплекс Богдинско-Баскунчакского государственного природного заповедника и его охрана // Тр. гос. природного заповедника Богдинско-Баскунчакский / Под общ. ред. Ю.С. Чуйкова. Астрахань: Изд-во ЦНТЭП, 1998. 168 с.

Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин, Н.Н. Якушев, Ю.Ю. Лобачев, Е.Ю. Мосолова

Птушенко Е.С. Семейство Славковые Sylviidae // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 6. С. 142 – 330.

Равкин Ю.С. Птицы, пространство и климат // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 47 – 50.

Результаты зимних учетов птиц Европейской части СССР // Зимний сезон 1988 – 1989 гг. Степная зона. М., 1990. Вып. 3. С. 29 – 30.

Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1993. 296 с.

Самородов Ю.А. Птицы древнего протока Волги р. Сарпы и сопредельных территорий Северо-Западного Прикаспия // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. Элиста: Изд-во Калм. гос. ун-та, 1982. С. 47 – 101.

Синицын В.М. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 104 с.

Соколов Л.В. Популяционная динамика воробьиных птиц // Зоол. журн. 1999. Т. 78, вып. 3. С. 311 – 324.

Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Ефремов В.Д., Шаповал А.П. Долговременный мониторинг численности у инвазионных видов на Куршской косе Балтийского моря // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы Междунар. симп. Казань: ЗАО «Новое знание», 2002. С. 18 – 29.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.

Юдин К.А. Характеристика фауны птиц района Валуйской опытно-мелиоративной станции (Сталинградская область) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 11. С. 235 – 264.

Якушев Н.Н., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Динамика распространения индийской камышевки *Acrocephalus agricola* на севере Нижнего Поволжья на протяжении XX века // Рус. орнитол. журн. 1998. Экспресс-выпуск № 47. С. 18 – 22.

Naef-Daenzer B., Deller L. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight // J. Anim. Ecol. 1999. Vol. 68, № 4. P. 708 – 718.

Ojanen M. Effect of a cold spell on birds in northern Finland in May 1968 // Ornis Fennica. 1979. Vol. 56. P. 148 – 155.

Seebohm H. Notes on the birds of Astrachan // Ibis. 1882. Vol. 6. P. 204 – 232.

Sokolov L.V., Yefremov V.D., Markovets M.Yu., Shapoval A.P., Shumakov M.E. Monitoring of numbers in passage populations of passerines over 42 years (1958 – 1999) on the Courish Spit of Baltic sea // Avian Ecol. Behav. 2000. Vol. 4. P. 31 – 53.

Sokolov L.V., Baumanis J., Levits A., Poluda A.M., Yefremov V.D., Markovets M.Yu., Morozov Y.G., Shapoval A.P. Comparative analysis of long-term monitoring data on numbers of passerines in nine European countries in the second half of the 20th century // Avian Ecol. Behav. 2001. Vol. 7. P. 41 – 75.