ISSN 0869-4362 гологический 2007 IVX

351 SAPESS-195

Русский орнитологический журнал The Russian Journal of Ornithology Издаётся с 1992года

Том ХVІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

2007 No 351

СОДЕРЖАНИЕ

407-432	Освоение города Москвы «дикими» видами птиц: трансформация популяционных систем или адаптация особей? В.С.ФРИДМАН,Г.С.ЕРЁМКИН, Н.Б.ЗАХАРОВА-КУБАРЕВА
432-433	Осенняя встреча зимородка <i>Alcedo atthis</i> в центре Санкт-Петербурга. А.В.БОГУСЛАВСКИЙ
433-434	Выводок длинноносого крохаля <i>Mergus</i> serrator на Малой Неве. А.В.БАРДИН
434-435	О питании птиц ягодами рябины Sorbus aucuparia в Архангельске. В . А . А Н Д Р Е Е В

Редактор и издатель А.В.Бардин Кафедра зоологии позвоночных Биолого-почвенный факультет Санкт-Петербургский университет Санкт-Петербург 199034 Россия Русский орнитологический журнал The Russian Journal of Ornithology Published from 1992

> Volume XVI Express-issue

2007 No 351

CONTENTS

- 407-432 Settling of the Moscow city by «wild» bird species: transformation of population systems or individual adaptation?

 V.S.FRIDMAN, G.S.EREMKIN,

 N.B.ZAKHAROVA-KUBAREVA
- 432-433 Autumn record of the common kingfisher Alcedo atthis in St.-Petersburg city. A.V.BOGUSLAVSKY
- 433-434 The record of the red-breasted merganser

 Mergus serrator brood on Malaya Neva river,

 St.-Petersburg. A. V. BARDIN
- 434-435 The birds feeding on rowan Sorbus aucuparia in Arkhangelsk. V.A.ANDREEV

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Освоение города Москвы «дикими» видами птиц: трансформация популяционных систем или адаптация особей?

В.С.Фридман¹⁾, Г.С.Ерёмкин²⁾, Н.Ю.Захарова-Кубарева³⁾

- $^{1)}$ Биологический факультет, Московский университет, Ленинские горы, д. 1, стр.12, Москва, 119992, Γ С Π -2. E-mail: wolf17@list.ru
- ²⁾ Московское общество испытателей природы. E-mail: geremkin@mail.ru
- ³⁾ Биолого-химический факультет, Московский государственный педагогический университет им. М.А.Шолохова. E-mail: ZakharovaN@cbf.mgpu.ru

Поступила в редакцию 16 марта 2007

По самому общему определению, урбанизация «дикого» вида есть освоение городских экологических ниш (Клауснитцер 1990). Традиционно орнитологи обращали внимание в основном на приспособления особей к специфическим условиям городской среды. Сейчас больше внимания уделяют специфике трансформации самих популяционных систем в процессе урбанизации вида — а именно, на изменение структуры системы в сторону достижения максимальной устойчивости в нестабильной, изменчивой и гетерогенной среде современного города. Статья посвящена реконструкции популяционных аспектов процесса урбанизации «диких» видов: во-первых, анализу форм и механизмов устойчивости популяций на разных стадиях освоения разными видами конкретных городов; во-вторых, выявлению общих закономерностей приспособления популяционных систем различных видов к урбосреде как таковой.

Уточним основные понятия. Термин «урбанизация» видов, связанная с освоением городской среды и формированием специализированных городских популяций, имеет омонимы «урбанизация населения» и «урбанизация территории» (термины геоурбанистики, относящиеся к территориальному росту городов и росту доли горожан в населении определённой территории). Далее обе «урбанизации» различаются по контексту.

Виды городской фауны традиционно делят на вобранных и приведённых. Первые исходно принадлежат к авифауне региона и самостоятельно осваивают «урбанизированное ядро». Вторые в процессе урбанизации территории распространяются из других городов (см.: Клауснитцер 1991; Благосклонов 1991). «Дикие» виды в нашем понимании — это все вобранные виды, типичные местообитания которых в структуре урболандшафта исходно отсутствуют (или почти отсутству-

ют). Они попадают туда лишь в процессе региональной урбанизации вследствие «захвата» «островов» естественных местообитаний при территориальном росте городов. Сюда же относятся все приведённые виды, для которых нет аналога их «естественных», не городских местообитаний в структуре урболандшафта. К «диким» видам не относятся виды скального ландшафта и сухих степей или полупустынь, чьим исходным биотопам есть аналоги в городской застройке (см.: Sukopp, Wittig 1998).

Наконец, под структурой популяционной системы вида понимается, во-первых, мозаика пространственного распределения видовых группировок внутри городского ареала, во вторых — закономерные изменения сети группировок во времени (т.е. тренды, а не флюктуации).

Сохранение устойчивости/жизнеспособности видовых популяций в современном городе требует приспособительных изменений иного рода, нежели адаптация на индивидуальном уровне к специфически «городским» воздействиям, взятым в отдельности. Необходимы адаптации общего значения на уровне популяционной системы в целом к нестабильности и изменчивости урбосреды как таковой, способные стабилизировать систему в условиях постоянных изменений мозаики местообитаний в каждой отдельной «точке» урбосреды и направленной эволюции урболандшафта в целом на более значительных временных интервалах (Фридман и др. 2000).

Задача нашей работы – реконструировать эти «адаптации общего значения», проанализировать ход и результат трансформации популяционной системы вида в сторону наиболее устойчивых состояний в современном урболандшафте, выявить и описать эти устойчивые состояния популяционной организации «диких» видов в городах. Также мы хотим установить, какие элементы жизненной стратегии вида до начала всякого освоения города могут быть основой быстрого и эффективного протекания процессов урбанизации как только местная популяция вида войдёт в контакт с растущим урбанизированным «ядром». Такие популяционные характеристики можно рассматривать как своего рода преадаптации к освоению урбосреды (Корбут 1990). Впрочем, термины «адаптация» и «преадаптация» при анализе урбанизации видов следует употреблять с большой осторожностью. Адаптация предполагает отбор на уровне особей, накопление и распространение в популяции приспособлений, «подхваченных» и «тиражируемых» отбором. Легко показать, что в процессе урбанизации «диких» видов птиц и зверей для этого нет ни места, ни времени: городская среда слишком мозаична и направленные изменения урболандшафта слишком быстры, чтобы отбор мог быть эффективным (Фридман и др. 2000).

Сам процесс урбанизации идёт исключительно быстро (табл.1). От первых поселений вида в урбосреде до формирования специализиро-

ванной городской популяции проходит 10-20 лет у потенциальных урбанистов и 30-60 лет у видов, сперва вытесненных из города, но вернувшихся туда в ходе т.н. «возвратной урбанизации» (табл. 1 и ниже).

Это лишь 8-13 поколений особей, что явно недостаточно для распространения адаптивных изменений внутри популяции (табл. 1). Для фиксации единичных приспособительных изменений в подразделённых популяциях с эффективной численностью в первые сотни особей, если их исходная частота невелика, должны смениться десятки-первые сотни поколений (даже при значительном селективном преимуществе инноваций). Это особенно очевидно, если речь идёт о возникающих мелких субпопуляциях, которые «черпают» резервы для роста численности из обширного «резервуара» — популяции с существенно большей численностью (Алтухов 2003). Практически все городские популяции в период формирования и экспоненциального роста численности, до наступления стабилизации, демографически несамостоятельны, существуют за счёт «подтока» особей из ближних пригородов (Авилова 1998; Marzluff et al. 2001a; Luniak 2004).

Таблица 1. Примерная скорость урбанизации «диких» видов птиц в различных регионах

Вид, регион	Годы начала и при- мерная скорость про- цесса урбанизации, лет	Число сменившихся поколений/ средне- ожидаемая продолжительность жизни особей (СОПЖ)	Источник
Ріса ріса (Варшава)	Начало 1960-х, 10-20		Luniak et al. 1997
Turdus pilaris (Варшава)	1975, 10-15	9-10/1,6	Luniak 2004
Turdus pilaris (Трускавец)	Конец 80-х, 10-15	9-10/1,6	Константинов 2001
Turdus pilaris (Харьков)	1987, 10	9-10/1,6	Чаплыгина, Кривицкий 1996
Accipiter gentilis (Москва)	1975, 20-25	7/3,5	Ерёмкин, Очагов 1998
Accipiter gentilis (Киев)	Начало 80-х, 15-20	7/3,5	Матус 2003
C. coccthraustes (Москва)	Начало 1970-х, 15-20	10-11/1,4*	Ерёмкин, Очагов 1998
Aythya fuligula (Москва)	1975, 20-25	12-13/1,9*	Ерёмкин 2004
Asio otus (Москва)	Конец 1970-х, 25-30	9-11/2,9*	Воронецкий, Лео- нов 2003
Anas platyrhynchos (Москва)	Конец 1950-х, 15-20	14-15/1,4	Авилова 1998
A. platyrhynchos (Ленинград)	Конец 1960-х, 15-20	14-15/1,4	Храбрый 1994
Cyanosylvia svecica (Москва)	Середина 1970, 20	8-9/2,3	Ерёмкин 2004
Carduelis chloris (Москва)	Середина 1960-х, 15-20	10-11/1,8	Ерёмкин 2004; Б.С.Самойлов, устн.сообщ.
Ficedula hypoleuca (Москва)	Начало 1980-х, 10-15	10-11/1,4	Ерёмкин 2004; Б.С.Самойлов, личн.сообщение

Вид, регион	Годы начала и при- мерная скорость про- цесса урбанизации, лет	Число сменившихся поколений/ средне- ожидаемая продолжительность жизни особей (СОПЖ)	Источник
<i>Columba palumbus</i> (Черновцы)	Середина 1980-х, 10-15	6-7/2,2	Скильский и др. 1997
Columba palumbus (Львов)	Середина 1990-х, 10	6-7/2,2	Сенник, Хорняк 2003
Parus major (Москва)	Середина 1960-х, 15-20 лет	20-23/0,9	Ерёмкин 2004; Б.С.Самойлов, устн. сообщ.
Parus caeruleus (Москва)	Середина 1970-х, 15-20 лет	20-23/0,9	Ерёмкин 2004; Б.С.Самойлов, устн. сообщ
Corvus brachyrhynchos (разные города США)	Середина 1950-х- 1980-е, в зависимости от региона, 10-20 лет в каждом отдельном городе	9-10/2,2*	Marzluff <i>et al.</i> 2001a
Corvus corone orientalis (Иркутск)	1967 или 197-1979, 10	9-10/2,2*	Липин и др. 1983

^{* -} использованы данные по СОПЖ близких видов: для *C. coccthraustes* – данные по *C. chloris*, для *A. fuligula* – по *Bucephala clangula*, для *Asio otus* – по *Strix aluco*, для *C. brachyrhynchos* и *C.corone orientalis* - по европейским популяциям *Corvus cornix*.

Примечание. Скорость урбанизации вида рассчитывали по продолжительности периода от начала регулярного гнездования на территории города до формирования устойчивой и жизнеспособной городской популяции. Данные по СОПЖ взяты из монографии В.А.Паевского (1985, табл. 30): число сменившихся поколений считали равным длительности процесса урбанизации / СОПЖ во «внегородских» популяциях вида, приток особей из которых «подпитывает» рост городских популяций.

Оценку числа поколений, необходимых для распространения полезных изменений в городской популяции, можно произвести по формуле для скорости изменения частоты аллеля за поколение:

$$\Delta q = -\frac{spq}{1-q^2} ,$$

где s — коэффициент отбора против рецессивных гетерозигот, p и q — частоты альтернативных аллелей — «поддерживаемого» и «элиминируемого» отбором (см.: Айала, Кайгер 1988, табл. 24.5в). Это — мажорирующая оценка, делаемая в предположении 100% доминирования отбираемых уклонений и 100%-ной наследуемости приспособительноценных признаков; на деле поколений потребуется намного больше.

Большинство приспособительных изменений, появляющихся в городской популяции, суть устойчивые поведенческие изменения или устойчивые уклонения городских птиц от видовых стереотипов выбора местообитаний, корма, мест гнездования. Наследуемость признаков этого рода (h^2) порядка 0.2-0.3, что ещё больше увеличивает число поколений, необходимое для распространения в популяции единичного

адаптивного изменения под действием чисто селективных процессов. Соединение единичных приспособлений в целостный комплекс, описываемый как «своеобразные черты биологии городских популяций», под действием того же механизма потребует ещё больше времени (Айала, Кайгер 1988). А оно в данном случае просто отсутствует (табл. 1).

Например, урбанизация вяхиря *Columba palumbus* во Львове заняла не более 10 лет. До середины 1990-х вид гнездился лишь на окраинах Львова (в «неохваченных» городом пригородных лесах). Численность «городских» птиц начала стремительно расти с конца 1990-х, в 1998 г. вяхирь впервые загнездился во многих городских парках (учтено более 10 размножающихся пар). В 2002-2003 гг. около 30 пар вяхирей уже размножалось в садах в районах многоэтажной застройки, и в других «чисто городских биотопах» (Сеник, Хорняк 2002).

Не более 5 лет заняло формирование нового экологического типа вяхирей в г. Черновцы. Городские птицы размещают гнёзда в 10-20 м от шоссе с интенсивным движением, возможно гнездование соседних пар на расстоянии 10-15 м друг от друга. В 1/3 случаев для сооружения гнёзд птицы используют материалы антропогенного происхождения, что нехарактерно для птиц вне города. В целом заселение вяхирем Черновцов и других городов Северной Буковины заняло не более 10-15 лет (Скильский и др. 1997).

Наконец, те самые уклонения в поведении, экологии, биологии гнездования городских птиц, которые натуралисты склонны рассматривать как результат адаптации к городской среде, возникают слишком быстро после начала урбанизации, чтобы рост частоты «уклонений» в городской популяции мог быть интерпретирован как результат действия отбора. Фактически все соответствующие «уклонения» возникают ещё в первой генерации колонистов или у их непосредственных потомков, в крайнем случае, за 2-3 поколения.

Городские популяции ястреба-тетеревятника *Accipiter gentilis* возникли относительно недавно (с начала 1980-х) и быстро стали устойчивыми в разных городах Европейской России (Ерёмкин, Очагов 1998). В них практически сразу же был зафиксирован обширный репертуар нетипичных и уклоняющихся стереотипов охотничьего поведения, вплоть до способов охоты, типичных для неродственных видов хищных. Это – типично соколиные способы охоты, охота на чердаках, выслеживание в густых сумерках, «мышкование» среди травы. Во 2-3-м поколениях все эти уклонения вошли в норму охотничьего поведения у всех городских птиц, не только гнездящихся, но и зимующих (Белик 2003).

Освоение урбанизированных ландшафтов Приднестровья грачом *Corvus frugilegus* заняло около 15 лет (1980-1990-е). К началу 2000-х годов грачи в зимний период приобрели привычку кормиться непо-

средственно на тротуарах и во дворах, снуя между ногами прохожих подобно воробьям и сизым голубям *Columba livia*. В 1990-е годы такое поведение у грачей полностью отсутствовало (Тищенков и др. 2002).

Следовательно, изменение популяционной системы вида в процессе освоения урбосреды высвобождает некий скрытый резерв изменчивости популяции, основные элементы которого — уклонения от видовых стереотипов — наблюдаются в «диких» популяциях задолго до начала урбанизации (Корбут 2000). Маловероятно, чтобы эти «полезные» уклонения в городских популяциях накапливались и распространялись под действием индивидуального отбора.

Выход из противоречия состоит в том, что отдельные особи того или иного вида, осваивающие городскую среду, не являются взаимно независимыми статистическими единицами «с точки зрения» естественного отбора. Все они связаны друг с другом определённым патерном отношений (социальных, пространственных, биотопических и пр.) и через этот паттерн интегрированы в целостную систему надындивидуального уровня — популяцию или социум.

С таком случае следует говорить, что новую среду обитания (город) осваивают не независимые индивиды, а видовая популяция как целое. Структура соответствующей системы меняется первой в процессе освоения видом городских экологических ниш, переходя в состояние, наиболее устойчивое в новых условиях. Затем, поскольку система (популяция или социум) способна регулировать и координировать поведение особей-элементов, изменённый паттерн структуры системы также координировано изменяет поведение и биологию особей во всех городских поселениях в сторону всё большего приспособления к существованию в изменённой системе отношений и, косвенно, к новой урбанизированной среде обитания. Иными словами, особи в городской популяции приспосабливаются не к урбосреде per se, а к направленно меняющейся структуре отношений внутри популяции. Благодаря этому система «нащупает» новые устойчивые состояния в очень короткий срок, много меньший времени, необходимого для выработки и «тиражирования» естественным отбором индивидуальных адаптаций.

Рабочая гипотеза создана на базе вышеизложенных представлений об урбанизации видов скорее как направленной трансформации популяционных систем, нежели адаптации особей к специфически городским условиям среды. Мы рассматриваем увеличение устойчивости и жизнеспособности видовой популяции в процессе освоения городских ареалов как самостоятельный фактор урбанизации «дикого» вида, независимый от приспособления особей, но координирующий и регулирующий его. Рост устойчивости городской популяции обеспечен трансформацией «типа» популяционной системы в сторону состояний, наиболее устойчивых в исторически нетипичной среде обитания. Он не

связан с изменением экологических предпочтений особей от исходной урбофобии ко всё большей и большей урбофилии, но, успешно состоявшись, сам индуцирует их.

Соответственно, мы хотим показать вторичность изменений биологии «городских» особей в сторону освоения всё новых городских экологических ниш по сравнению с изменением популяционной системы в сторону типа организации, наиболее устойчивой в урболандшафте. Под популяционной системой вида (городской популяцией) понимали всю существующую сеть поселений вида на территории города, включая источники их пополнения в «месте старта» урбанизации — поселения в пригородных лесах (или скопления на зимовку в самом городе, как у многих околоводных и некоторых воробьиных птиц). Оттуда идёт направленное рекрутирование птиц в состав городской популяции, быстрый рост численности на начальных стадиях урбанизации вида обеспечивает именно оно, а не собственное воспроизводство городских группировок.

В соответствие с рабочей гипотезой в статье реконструированы специфические механизмы популяционного уровня, которые сохраняют устойчивость системы от стрессирующего воздействия нестабильности и изменчивости урбосреды как таковой, обеспечивают расширенное воспроизводство популяции в условиях постоянных и быстрых изменений среды по всей территории города. Воспроизводство популяции включает воспроизводство и самих особей (населения вида), и паттерна отношений между ними — пространственных, социальных и биотопических — в череде поколений потери их видоспецифичности и самотождественности отношений в системе.

Подвергнув сравнительному анализу истории освоения видами с разной морфоэкологической специализацией самых различных городов и типы реагирования видов на разные варианты изменений урбосреды (флюктуации и долговременные тренды), мы хотим определить ту организацию популяционной системы вида, которая оптимальна применительно к «урбосреде вообще», безотносительно к частностям отдельных городов. Эта организация должна гарантировать популяционной системе максимум жизнеспособности в условиях неустойчивости и неопределённости среды обитания. Последние свойственны урболандшафтам как таковым и связаны с быстрыми и разнонаправленными изменениями их структуры и пространственной мозаики городских местообитаний (Лаппо 1997; Towards an urban atlas... 2002).

Исходя из общего определения «эволюционной оптимальности» состояния системы (Семевский, Семёнов 1984), «оптимум» организации населения вида на территории города позволяет сочетать устойчивость популяционной структуры (вопреки постоянным изменениям среды) с

эффективным использованием большинства изменений ландшафта для более успешного существования или размножения особей.

Очевидно, что специализированные городские популяции существуют, они долговременно устойчивы и жизнеспособны в условиях изменяющихся и эволюционирующих урболандшафтов. Это популяции серой вороны *Corvus cornix* в Москве, рябинника *Turdus pilaris* в Варшаве и Харькове, чёрного дрозда *Т. merula* в Киеве и Будапеште, большой синицы *Parus major* в Москве и Алма-Ате, вяхиря в городах Германии, Польши и Галиции и пр. (см. обзоры: Sukopp, Wittig 1998; Фридман и др. 2000; Luniak 2004). Обладают ли они неким общим типом организации территориальных, социальных, демографических и прочих связей индивидов в популяционной системе, который обеспечивал бы её устойчивость в урбосреде?

Если этот оптимальный городской тип популяционной организации существует и достаточно универсален, то сводим ли процесс урбанизации «диких» видов к направленной трансформации исходной популяционной системы в сторону этого «оптимума» и множественным изменениям в биологии особей, вытекающим из данного направления трансформации всей системы?

Если популяционные системы «диких» видов птиц изначально одинаково сильно отличны от этого «оптимума», хоть и в разном отношении, происходит ли конвергенция популяционной структуры разных видов, в разное время и с разных стартовых позиций освоивших один городской ареал?

Рабочую гипотезу проверяли на материале долговременной динамики авифауны Московской агломерации и ближнего Подмосковья, а также анализа литературных источников. Анализировали «истории» взаимодействия региональных популяций видов авифауны Московского региона с развивающимся урболандшафтом Московской агломерации за период с 1970 по 2005 г. «Истории» включают в себя:

- 1) успешную урбанизацию одних видов, с формированием специализированных городских популяций, устойчиво существующих в современном урболандшафте, видов: вытеснения одних,
- 2) или противоположный процесс направленного вытеснения других видов из уже освоенных городских местообитаний,
- 3) или просто существование в качестве «пассивных урбанистов» в «осколках» фрагментированных естественных местообитаний (см.: Авилова 1998; Ерёмкин, Очагов 1998; Фридман и др. 2005).

Данные за период 1970-1989 гг. анализируются по литературным источникам. Также использованы личные сообщения К.В.Авиловой, Д.М.Очагова, Б.П.Самойлова и отрывочные наблюдения авторов периода 1982-1989 гг. Данные за 1989-2005 гг. составили собственные наблюдения авторов (Ерёмкин 2004; Фридман и др. 2005).

Таблица 2. Динамика авифауны Москвы в 1970-2005 гг. как отражение историй урбанизации/вытеснения отдельных видов

Вид	Момент начала урбанизации в регионе	Год формирования городской популяции	Год исчезновения с территории города	Тип реакции вида на «давление» городского «ядра»	Примерная длительность урбанизации или вытеснения, лет	Современное состояние городской популяции
	А. Урботолерантные встреч	в виды (обычно синант нающиеся в городе и окр	 А. Урботолерантные виды (обычно синантропы): формируют многочисленные городские популяции, встречающиеся в городе и окрестностях чаще, чем на территории области 	исленные городские г ритории области	опуляции,	
Casarca ferruginea	1975 ¹ .	Середина 1990-х	•	Z	20-25/-	5
Anas plathyrhynchos	Конец 1950-х	Середина 1970-х	1	И-3	20-25/-	4
Bucephala clangula	Середина 1970-х ²	Середина 1990-х	1	Z	20-25/-	3
Columba livia	ı	ı	ı	_	-/-	5
Apus apus	ı	ı	ı	_	-/-	5
Motacilla alba	1	ı	ľ	•	-/-	4
Parus major	Середина 1960-х	Конец 1970-х	ı	2	15-20/-	5
P.caeruleus	Середина 1970-х	Середина 1980-х	ı	2	15-20/-	5
Passer domesticus		1	ı	_	•	5
C.cornix	Начало 1960-х	Середина 1960-х	ı	2	5-10/-	4
i	<i>Б</i> . «Уязві	Б. «Уязвимые синантропы». Не	ропы». Не заселяют сплошь подходящих местообитаний,	цих местообитаний,		
ñ	ытесняются из города в	з процессе его развития,	вытесняются из города в процессе его развития, хотя явно предпочитают застроенные территории природным	строенные территори	и природным	
Falco tinnunculus	Начало 1970-х	Середина 1970-х	Вытесняется из города	2	-/5	2
Streptopelia decaocto	1970	Начало 1980-х	Не смогла закрепиться	•	-/-	_
Sturnus vulgaris	ı	ı	ı	•	-/-	26
Corvus monedula	ı	ı	Вытесняется из города	•	•	4
Corvus frugilegus	l .	1	Середина 1990-х	5	-/3-5	2
Phoenicurus ochrurus	1968	Начало 1990-х		_	20/-	_
Acridotheres tristis	1965	Середина 1970-х	Середина 1990-х	S	-/2-7	~

В. Урботолерантные виды – синурбанисты. Плотно заселяют весь «архипелаг» подходящих местообитаний, постоянно предпринимают попытки заселения более центральных районов города и микрофрагментов растительности внутри участков сплошной застройки. При всём этом остались «негородскими» птицами, не перешли к гнездованию в жилых кварталах.

	4	26-3
ופוע הפשרום ומא יום!	20-25/-	10-15/-
и и пездованию в жи	က	2-3
mindamin, no nopomin	ı	•
WINDER WILLIAM PORTER TO	975 Середина 1990-х - 3 20-25/-	Середина 2000-х
	1975	Начало 1990-х
	Accipiter gentilis	Fulica atra

Искусственно созданная популяция, основу которой составили свободноживущие птицы из Московского зоопарка

² Популяция создана искусственно (выпуски на Останкинских прудах), весь период существования не имела «подпитки» из региона. Приток птиц со стороны начался только в последние годы, когда гоголь стал регулярно зимовать на Москве-реке (от Курьяновской плогины до г.Бронницы).

Вид	Момент начала урбанизации в регионе	Год формирования городской популяции	Год исчезновения с территории города	Тип реакции вида на «давление» городского «ядра»	Примерная длительность урбанизации или вытеснения, лет	Современное состояние городской популяции
D. minor Erithacus rubecula	Начало 2000-х Середина 1990-х	Продолжается Продолжается	1 1	2-3 2		2-3 3
Luscinia luscinia Cyanosylvia svecica	конец 1980-х Середина 1970-х	Середина 2000-х Середина 1990-х		3 2-3	10-15/- 20/3-5	ε 4
Turdus merula Ficedula hypoleuca	Середина 1990-х Начало 1980-х	Продолжается Серелина 1990-х	1 1	3 2-3	? 10-15/-	നന
Sitta europaea	В процессе			2.6		ာက
Sylvia atricapilla	Середина 1980-х	Начало 2000-х	ı	က	15-20/-	က
S. communis	Начало 1980-х	Конец 1990-х	1	2	15-20/-	26
S. curruca	Середина 1990-х	Продолжается	ı	2	+	26-3
Hippolais icterina	Начало 1990-х	Середина 2000-х	1	2-3	10-15	က
Locustella fluviatilis	Середина 1990-х	Продолжается	1	2	¢.	26
Phylloscopus trochilius	В процессе	ľ	ı	2	~ :	2-3
Phylloscopus sibilatrix	В процессе	1	1	2	<i>ر</i> -،	က
Carduelis carduelis	Середина 1970-х	Начало 1990-х	1	က	20/-	ო
C. chloris	Середина 1960-х	Начало 1980-x	1	က	15-20/-	4
Acanthis cannabina	Середина 1940-х ³	Середина 1950-х	Вытесняется из города	က	10/20	26
C. coccthraustes	Начало 1970-х	Середина 1990-х		က	15-20/-	က
Corvus corax	1978-1981	Начало 1990-х	1	က	10-15/-	က
Pica pica	Начало 1980-х	Середина 1990-х	Вытесняется из города	က	20/5	2-26

Г. Уязвимые восстанавливающиеся виды (часто синурбанисты). Сеть видовых поселений на территории города неустойчива из-за постоянной трансформации «архипелага» городских биотопов. Однако особи упорно пытаются продолжать гнездование в окрестностях прежних мест гнездования, каномальных» способов расположения и укрытия гнезда и пр.

	26	26	26-3	2-26	26	0-1	26	2-26
Lance to the contract of the c	15-20/-	20-25	-707	<i>د.</i>	٠٠	10/10	10/-	25-30
	က	က	က	2-4	PA	က	က	3 25-30 2-26
	•	•	ı	1	ı	2004-2005 rr.	ı	
	Середина 2000-х	Начало 1990-х	Середина 1990-х	1	1	Середина 1990-х	Начало 1990-х	Конец 1990-х
•	Конец 1980-х	1975	Конец 1970-х	В процессе	В процессе	Середина 1970-х	Начало 1980-х	Конец 1970-х
	Podiceps cristatus	Aythya fuligula	Gallinula chlorophus	Charadrius dubius	Larus canus	Larus ridibundus	Sterna hirundo	Asio otus

³ В эти годы сформировалась популяция коноплянки на Ленинских горах, см. работы К.Н.Благосклонова (1991), личн.сообщение В.Н.Калякина

Современное состояние городской популяции	26-3 26-3 26-3 26-3 26-3 2-26 2-26 2-26
Примерная длительность урбанизации или вытеснения, лет	10-15/- ? ? 15-20/10-15 ?
Тип реакции вида на «давление» городского «ядра»	6-44 4-044 444 4446 6-44 4446
Год исчезновения с территории города	- - - - - - - - - - - - - - - - - - -
Год формирования городской популяции	Середина 2000-х Продолжается Начало 1980-х Продолжается
Момент начала урбанизации в регионе	Середина 1990-х Начало 2000-х - Самое начало урбанизации - Начало 1990-х Конец 1960-х Конец 1990-х - 2000-2002 1994-1995 - - Середина 1970-х ⁴
Вид	Dendrocopos leucotos Lanius collurio Prunella modularis Ph.phoenicurus Oenanthe oenanthe Muscicapa striata Turdus pilaris T.philomelos Ficedula parva A.scirpaceus A.scirpaceus A.scirpaceus E.schoeniclus Carpodacus erythrinus Pyrrhula pyrrhula

Д. «Пассивные урбанисты». Городские популяции этих видов особенно чувствительны к островному эффекту,

максимально у	язвимы к антропогенной с	максимально уязвимы к антропогенной фрагментации местообитаний, в отсутствие которой все они успешно существуют на территории города	тствие которой все они успешн	но существуют на тер	ритории города
Accipiter nisus	1		4	-/-	2
Falco subbuteo	Середина 1960-х	Середина 1980-х	m	20/10-15	26-2
Perdix perdix	Середина 1990-х ⁵		ო	~	26-2
		из-за низкой			
		численности в			
		ближних пригородах			
Coturnix coturnix	Середина 1990-х	Продолжается -	ო	ئو	က

Ч Личн.сообщение Б.Л.Самойлова
 5 Серые куропатки встречались на Люблинских и Люберецких полях орошения в 1960-1970-х гг., но в 1980-х гг. достоверно отсутствовали, вновь начав гнездиться в следующее десятилетие (см.Ерёмкин, 2004).
 6 Формирование городской популяции затруднено из-за сокращения численности в ближних пригородах, продолжающегося сокращения площадей травянистых местообитаний в самом городе.

Вид	Момент начала урбанизации в регионе	Год формирования городской популяции	Год исчезновения с территории города	Тип реакции вида на «давление» городского «ядра»	Примерная длительность урбанизации или вытеснения, лет	Современное состояние городской популяции
Crex crex	1			4	-/10	4
Actitis hypoleucos		1	1	4	+	1-2
Cuculus canorus		ı	ı	4	+	2
Alcedo atthis	ı	1	1	4	-/-	1-2
Jynx torquilla	В процессе урбанизации	иип	ı	3	+	1-2
Dendrocopos major		1	ı	4	-/-	2
Alauda arvensis	1	1	Вытесняется из города	4	-/-	2
Riparia riparia	ı	1	Вытесняется из города	4	-/2-7	2
Motacilla flava	ı	ı	Вытесняется из города	4	-/-	2-1
Anthus trivialis	1	1	Вытесняется из города	4	-/-	2 ·
Oriolus oriolus		1	Вытесняется из города	4	-/-	2
Saxicola rubetra		1		4	-/10	2
T.iliacus	ı		ı	4	+	2
Remiz pendulinus	ı	1	ı	4	-/-	_
Aegithalos caudatus	ı	1	ı	4	-/-	2
Certhia familiaris	ı	1	ı	4	-/-	2
Sylvia borin	ı	1	Вытесняется из города	4	-/-	2
Phylloscopus	ı	ı		4	-/-	4
trochiloides			-			
Acrocephalos palustris	1	1	ı	4	•	2
Acrocephalus	ı	ı	Вытесняется из города	4	+	2
dumetorum			•			
Emberiza citrinella	1	1	Вытесняется из города	4	-/-	2
Passer montanus	Начало 1960-х	Конец 1970-х	Вытесняется из города	4	15-20/10	2
Fringilla coelebs	ı	•	ı	4	-/-	4
Garrulus glandarius	1	t		4-5	-/-	2-4

Е. Неустойчивые виды. Обитают только на природных территориях города, не предпринимают попыток заселения меньших "островов" и нехарактерных местообитаний. Приурочены к крупнейшим "островам" природных территорий, сокращаются и исчезают по мере фрагментации

		"архипелага", уменьшень	"архипелага", уменьшения и изоляции отдельных "островов".	островов".	-	
Botaurus stellaris		ı	2004	5	-/2-3	_
Ixobrychus minutus	ı	1	2001	5	-/2-3	_
Anas crecca	ı	1	Вытесняется из города	4-5	-/-	0
Buteo buteo	ı	ı	1981	5	¿/-	0
Pernis apivorus	•	1	1997	5	-/5-10	0

Вид	Момент начала урбанизации в регионе	Год формирования городской популяции	Год исчезновения с территории города	Тип реакции вида на «давление» городского «ядра»	Примерная длительность урбанизации или вытеснения, лет	Современное состояние городской популяции
Circus aeruginosus Tetrastes honasia		1 1	1975	יטע	-/5	00
Porzana porzana	1		Вытесняется из города	4-5	. <i>-</i> /-	o (-
Scolopax rusticola	ı	1	Вытесняется из города	4-5	+	_
Chilodonias leucoptera			1975			0
Columba oenas	•	1	1998	വ	-	0
C.palumbus	•	ı	1995	ر ا	+	0
Streptopelia turtur	•	1	1995	. 2	' -	0
Strix aluco Caprimulgus			Вытесняется из города 1975	4 rc	+ +	1-2 0
europaeus)	•	•)
Upupa epops	•	1	1	4-5	<i>-</i>	
Picus viridis	Середина 1970-х	Городская популяция	1986	က	15/2-3	0
		из-за низкой				
		численности в				
Picus canus	•		1989	ιc	-/-	C
Dryocopus martius	1	ı	2003-2005	4-5	. +	1-0
Anthus pratensis	•	ı	ı	4	+	_
Troglodytes troglodytes	1	ı	1	4	+	2
Turdus viscivorus	1	ı	1975	2	-	0
Parus montanus		ı	1	4	+	2
P.ater	•	ı	1	4-5	-/-	_
P.cristatus		1	1985	5	-/-	0
Regulus regulus	•	1	1	4	-	2
Sylvia nisoria	•	t	ı	4	-	_
Phylloscopus collybita	•	ı	1	4	+	2
Hippolais caligata	1	1	1	4	<i>-</i> /-	-
Locustella naevia	ı	1	Вытесняется из города	4	<i>-</i>	1-2
Loxia curvirostra	•	i	1	4-5	+	_
Nucifraga	ı	1	1975	ಒ	-/-	0
caryocalactes						

Современное состояние городской популяции									
Примерная длительность урбанизации или вытеснения, лет									
Тип реакции вида на «давление» городского «ядра»									
Год исчезновения с территории города									
Год формирования городской популяции									
Момент начала урбанизации в регионе									
Вид									

уничтожения местообитаний без попыток гнездования на ближайших аналогичных участках (пусть неуспешных). Сюда входят все виды, ставшие Ж. Неустойчивые виды техногенных рефугиумов (Люблинские и Люберецкие поля орошения, Мытищинские карьеры и пр.). Исчезают после грезлиться перегупарно или прекративние грезлование поспе уництожения Поблинских попей ороннения

	0	0	0	-		0	0	2	0	0	2	0	0	0	_	_	_
іх полеи орошения	!	10-20/1	10-20/1	10-20/2-3		10-15/1	10-15/1-2	-/-	-/1-2	-/1	-/-	-/1	-/1	-/1	-/-	-/-	-/-
ения люолински	5	2	2	4		2	2	4	4-5	2	4	2	2	2	4	4	4
гнездиться нерегулярно или прекратившие гнездование после уничтожения люолинских полеи орошения	1998	1998	1998	С 1998 гнездование	нерегулярно	1998	1998	1	1998	1998	1	1998	1998	1997	1	ı	PA
рно или прекратившие г	1989	Середина 1980-х	Середина 1980-х	Середина 1980-х		Середина 1980-х	Середина 1980-х	1	1	1	ı	1	ı	1980	ı	ı	ı
гнездиться нерегуля		Середина 1970-х ⁷	Середина 1970-х	Середина 1970-х		Середина 1970-х	Середина 1970-х	ı	1			1	1			ı	ı
	Podiceps nigricollis	Anas strepera	A.penelope	A. querquedula		A.clypeata	Aythya ferina	Vanellus vanellus	Tringa totanus	T. stagnatilis	Tringa ochropus	Xenus cinereus	Phylomachus pugnax	L.minutus	Athene noctua	Asio flammeus	Saxicola torquata

ете популяции (сокращаются после каждого локального уничтожения местообитаний и восстанавливаются с большим трудом), 26 – устойчивые популяции с нестабильной численностью: вынуждены восстанавливаться после каждого локального уничтожения местообитаний, 3 – растущие виды, загнездившиеся в г.Москве в процессе расширения ареала. Долговременная реакция видов на «давление» урбанизированного «ядра» Московской агломерации см.текст. Состояние городской популяции на 2005-2006 год. 0 – сокращающиеся популяции (включая виды, уже исчезнувшие с территории популяции в процессе урбанизации, 4 – урбанизированные популяции: высокий уровень численности, постоянное чередование роста и депрессии, *Обозначения. И* – искусственно созданные популяции, не имевшие или почти не имевшие потока извне в начальный период существования, *PA* Москвы), 1 – замкнутые популяции (не проявляют признаков роста численности, не колонизируют ближайшие подходящие местообитания), 2 вызванной эндогенными факторами, 5 - специализированные городские популяции со стабильной численностью: расселение в другие города региона.

⁷ В 1962 году выводок серой утки наблюдали в Серебряном бору (тогда это была практически загородная территория). Б.Л.Самойлов, личн.сообщение.

Такой анализ до сих пор не был произведён авторами, изучавшими авифауну конкретных городов. Они исследовали преимущественно распределение видов по городским местообитаниям или морфоэкологические адаптации особей ряда видов в городах, вне временно́го и исторического аспектов формирования городских популяций этих видов (обзор исследований см.: Marzluff *et al.* 2001b; также Храбрый 1994; Luniak 2004).

Предпринятый анализ историй формирования городских популяций, вытеснения или стабильности отдельных видов на материале всей региональной авифауны позволит определить, какие категории видов «отбираются» и какие «элиминируются» в процессе развития урболандшафта и формирования центральных агломераций в урбанизированных регионах. Другие возможности метода: он позволит определить, какие категории видов растущее «давление» урболандшафта стимулирует к быстрой и эффективной урбанизации, какие — теснит на «малонарушенную» периферию региона, где в условиях экономического вакуума коренные сообщества сохраняются в относительной целостности.

Сопоставление популяционной организации видов, характеризующихся противоположно направленными откликами популяций на «давление» урболандшафта (вытеснение *vs* урбанизация = освоение «городских» экологических ниш *vs* стабильное существование в «природных» нишах, сохранившихся в городе), позволяет определить синдром ключевых характеристик, отличающий первый вариант от второго и третьего. Если этот синдром окажется достаточно универсальным для видов разных таксономических групп, жизненных форм и размерных классов, можно полагать, что

- 1) именно этот набор характеристик обеспечивает устойчивость и жизнеспособность популяционных систем в нестабильной и изменчивой среде современного города и, шире, во фрагментированных местообитаниях вообще;
- 2) приобретение данного синдрома составляет главное содержание процесса урбанизации «диких» видов на уровне изменений популяционной системы в процессе освоения урболандшафта.

На основании реконструкции синдрома устойчивости популяционной организации вида в урболандшафте, мы хотим описать систему характерных отличий устойчивых и неустойчивых состояний популяционной организации вида на территории города и в естественных местообитаниях. В число последних входят сельскохозяйственные угодья и рекреационные леса вокруг городов, т.е. местообитания с высокой степенью антропогенной трансформации, но не имеющие специфически городской динамики мозаичной структуры ценоза.

Отклики популяционных систем на «давление» урболандшафта: урбанизация немедленная и «возвратная»

Результаты, приведённые в таблице 2, дают положительный ответ на вопросы, поставленные выше. Данные о долговременной динамике авифауны Москвы и ближнего Подмосковья в период с 1970 по 2005 год показал, что в процессе развития «урбанизированного ядра» региона одни виды формируют городские популяции немедленно, другие – через годы и десятилетия существования в зоне влияния города, в рекреационных лесах и других трансформированных ландшафтах без каких-либо признаков урбанизации. Третьи виды в процессе урбанизации региона быстро вытесняются из «ядра» развивающейся агломерации города и из зоны её влияния. Через 30-60 лет часть из них начинает повторно осваивать городскую среду и относительно быстро (за 5, 10, 20 лет) возвращается в состав авифауны городского «ядра» региона, образует там многочисленные популяции. Это т.н. возвратная урбанизация – отклик популяционной системы вида на «давление» урболандшафта, промежуточный между немедленной урбанизацией и необратимым вытеснением вида (см. данные табл. 2).

Между всеми тремя категориями есть промежуточные варианты. Развитие города, разрушение «парковых» и «полусельских» окраин может сильно сократить численность вида, перевести в разряд нерегулярно гнездящихся, но полностью не вытеснить с городской территории. Затем в ходе «возвратной урбанизации» вид восстанавливает численность (часто с превышением), расширяет до максимума городской ареал (см. табл. 2).

Таблица 2 демонстрирует соотношение видов трёх выделенных категорий (с переходами) в конкретной фауне города Москвы в 1970-2005 гг. (см. также: Ерёмкин, Очагов 1998; Фридман и др. 2005; Авилова, Ерёмкин 2003). В анализе долговременной динамики авифауны Москвы зафиксированы следующие варианты реакции вида на «давление» урбанизированного «ядра»:

- 0 приведённые виды, уже освоившие урболандшафты и распространившиеся в Москву из других городов,
- 1-4 вобранные виды региональной фауны, самостоятельно освоившие или осваивающие урбанизированное «ядро» региона: 1) Немедленная урбанизация: вид осваивает городской ландшафт по мере территориального роста города, без периода снижения численности или вытеснения вида из города; 2) Замедленная урбанизация: освоению урбосреды предшествует продолжительный (>5-10 лет) период падения численности, вытеснение вида из части городских биотопов. Лишь затем популяция восстанавливается; 3) Возвратная урбанизация в процессе роста «городского ядра»: вид сперва вытесняется из города. По-

сле нескольких десятков лет существования в трансформированных ландшафтах ближних пригородов или на «малонарушенной периферии» региона вид заново осваивает урбанизированный ареал, формирует жизнеспособную популяцию [табл. 2, сравни с той же категорией видов в работе К.В.Авиловой и Г.С.Ерёмкина (2003) по авифауне парка ТСХА]. 4) отсутствие урбанизации: вид остался «пассивным урбанистом», он населяет «острова» естественных местообитаний, пока они сохраняются на территории города, но исчезает при любом увеличении «давления» урболандшафта на такой «архипелаг». «Пассивные урбанисты» наиболее чувствительны к «островному эффекту», их популяции наиболее зависимы от «подтока» особей с «материка» (Авилова 1998).

5 — урбофобия: вид исчезает из естественных местообитаний в ближних пригородах, как только они оказываются достаточно трансформированы воздействием города и/или «захвачены» в структуру урболандшафта.

Урбанизация вида в ближних пригородах зачастую начинается ещё до поселения на самой территории города. Её первые признаки — появление толерантности к человеку и технике (особенно показательно появление толерантности у гнезда), лавинообразный рост числа случаев гнездования в микрофрагментах видовых местообитаний или в сильно изменённых биотопах, которых вид раньше избегал.

У птиц, уже обитающих в городе, признаком начала урбанизации служит занятие территорий и пение собственно в городских кварталах, а не только в городских лесопарках, использование домов, гаражей и т.п. техногенных поверхностей для сбора корма и пр. (табл. 2).

Продолжительность процесса урбанизации вида в Москве отсчитывали от начала регулярного гнездования в черте города, или (если вид уже присутствовал на территории города, но относился к «пассивным урбанистам») по быстрому росту численности и началу территориальной экспансии. Момент завершения процесса — формирование городской популяции — определяли по некоторой стабилизации численности и внутригородского ареала, наступающей после периода быстрой экспансии. Конкретная фауна городов, перечисленных выше, отражает определённое соотношение вариантов реагирования 1-5 разных видов региональной авифауны на развитие «урбанизированного ядра» и формирование центральной агломерации (см. табл. 2).

Естественный вопрос: можно ли свести устойчивость и жизнеспособность «городских» популяционных систем разных видов птиц к общему оптимальному варианту «урбанистической» организации популяционных систем при столь разных историях формирования разных городских популяций? Очевидно, в поисках «оптимума» следует абстрагироваться от частных подробностей экологии и поведения разных видов, от особенностей колонизируемых городов и городских систем (агломе-

раций, конурбаций), однако определённым образом учесть долговременные закономерности динамики среды в конкретном урболандшафте и долговременные тренды самой популяции, осваивающей новую среду обитания.

Факторы персистентности видов в урболандшафте: синантропия и урбофилия особей или устойчивость популяционных систем?

Данные таблицы 2 показывают, что урбанизация вида занимает короткий, но ощутимый период времени (первые десятки лет). Напротив, сокращение численности городских популяций и полное вытеснение отдельных видов происходит очень быстро, обвально (за считанные годы), даже при исходно высокой численности. Это даёт основания связывать устойчивость и жизнеспособность городских популяций с образованием нового типа популяционной организации вида в исторически нетипичном для него урболандшафте, а не с какими-то конкретными адаптациями особей, которые они могут задействовать в новой среде обитания.

Действительно, трансформация популяционной структуры в сторону более устойчивых вариантов требует времени, в разы превосходящего время дестабилизации и крушения соответствующей структуры после неблагоприятных изменений среды, неожиданно делающих неустойчивой всю систему. Видимо, длительность урбанизации в таблицах 1 и 2 — это как раз период, необходимый для перехода к «устойчивым вариантам» популяционной организации вида в урболандшафте, исходно отсутствующим в «материнской» региональной популяции.

Если бы устойчивость городских популяций создавалась за счёт выработки новых адаптаций отбором, то обратное вытеснение видов шло бы гораздо медленнее. Медленнее шёл бы процесс освоения города новыми «дикими» видами, особенно теми, кто *a priori* кажется совершенно неприспособленным к гнездованию в городе (тетеревятник, зелёный дятел *Picus viridis* и желна *Dryocopus martius*, скопа *Pandion haliaetus* и сапсан *Falco peregrinus*, кулик-сорока *Haematopus ostralegus* — см.: Sukopp, Wittig 1998).

С другой стороны, если бы устойчивость городских популяций обеспечивалась исходной преадаптацией видов-потенциальных урбанистов к наиболее общим характеристическим чертам современного города — нестабильности, изменчивости и гетерогенности (мозаичности) среды, как предполагает В.В.Корбут (1990, 2000), то вообще не было бы случаев обвального вытеснения вида из города уже после формирования там многочисленной популяции. Но они составляют значительную часть выборки, представленной в таблице 2.

Теория преадаптации не объясняет и многочисленные случаи «возвратной урбанизации» — вид сперва вытесняется из города или сильно сокращает численность в соответствующих биотопах, иногда сохраняется только в мало нарушенных местообитаниях региональной периферии. Через 30...60...100 лет пребывания в вытесненном состоянии этот вид неожиданно предпринимает быструю и успешную экспансию на урбанизированные территории региона, а в агломерационном «ядре» формирует устойчивую популяцию (см. данные табл. 2).

Следовательно, устойчивость существования вида в урболандшафте обеспечена процессами изменений на популяционном уровне, видимо независимыми от изменений на уровне особей (к которым приложимы понятия «адаптация» и «преадаптация»). Точнее, зависимость здесь односторонняя — трансформация популяционной системы оказывает управляющее воздействие на индивидов, т.е. её элементов. Последние выбором определённого поведения могут содействовать трансформации или тормозить её, но не менять содержание процесса.

Исходя из этого, мы перешли к реконструкции «устойчивых» и «неустойчивых» типов популяционной организации вида в урболандшафте, и механизмов перехода к первым от вторых в конкретных городских ареалах.

Примером наиболее устойчивых состояний популяционной системы вида в урбосреде может быть пространственная и социодемографическая структура популяций тех видов, которые эффективно восстанавливают численность и внутригородской ареал после точечных изменений среды или уничтожения части местообитаний. Процесс трансформации местообитаний и восстановительные сукцессии в местах нарушений постоянно происходят по всему городу, составляют наиболее характерную черту городских экосистем (Клауснитцер 1990; Sukopp, Wittig 1998). Очевидно, что способность вида компенсировать, своевременно или с запозданием, неблагоприятные последствия направленных изменений урбосреды адекватными перестройками популяционной структуры — верный признак устойчивости и жизнеспособности городских популяций.

Как известно, территориальный рост городов, изменения планировочной структуры города и застройка новых пространств производят отбор среди видов тех природных ландшафтов, на которые распространилось влияние города. Часть видов (урбофилы) адаптируются к новым условиям: войдя во взаимодействие с наступающим урболандшафтом, популяции переходят к использованию городских экологических ниш. Другие (урбофобы) в ответ на изменение естественных местообитаний под «давлением» урбанизированного «ядра» вытесняются из города или из зоны влияния, сохраняясь только на малонарушенной природной периферии (Благосклонов 1991). К урбофобам относятся не

только те виды, которые «в силу полной этологической невозможности существовать в условиях города отторгаются им и не попадают в состав городской фауны» (Ильичёв и др. 1987 — цит. по: Тищенков 2003). В их число попадают и те «традиционные синантропы», которые вытесняются из города вследствие неустойчивости популяционной системы вида в соответствующих урбанизированных ареалах.

С середины XX века размер городов вполне сопоставим с лесными, луговыми, болотными массивами и т.п. элементами мозаики природного ландшафта. Поэтому устойчивость популяционной организации вида на территории города в целом становится более важным фактором жизнеспособности городских популяций, чем успех размножения или выживаемость отдельных особей.

Современные крупные города обрастают системой спутников и формируют агломерации. Одновременно идёт слияние растущих спутников с «центральным городом»: оно формирует структуру «урбанизированного ядра» и задаёт скорость урбанизации всего региона. В качестве внешней границы города обычно принимают часовую изохрону транспортной доступности городского центра для жителей окраин (Лаппо 1997). Радиус агломераций (урбанизированных образований на уровне выше города) определяется средней дальностью «челночных» поездок жителей области на работу в «ядро» или средней дальностью выездов горожан за город в выходные. Радиус зоны влияния «ядра» на природные ландшафты региона определяется средней дальностью массовых выездов горожан «на природу» в выходные дни (Полян и др. 2001).

В современном урболандшафте приобретение или потеря устойчивости популяционной системой становится самостоятельным фактором, определяющим экологическую и эволюционную судьбу городских популяций самых разных видов. Устойчивость/неустойчивость городских популяций как фактор успеха урбанизации вида вполне независим от исходного отношения к городу особей-элементов популяционной системы (оно может варьировать в диапазоне от урбофобии до урбофилии). Именно неустойчивость (или невозможность воспроизводства) городской популяции ведёт к ускоренному вытеснению из современного города т.н. «традиционных синантропов», при полном сохранении свойственной им урбофильности в биологии и экологических предпочтениях особей. Многие виды данной категории неустойчивы в современном городе и вытесняются из него именно потому, что не могут компенсировать негативные изменения местообитаний, вызванные современными тенденциями эволюции урболандшафта. Это воронок Delichon urbica, хохлатый жаворонок Galerida cristata, скворец Sturnus vulgaris в Западной Европе (Клауснитцер 1990), грач и галка Corvus monedula в Центральной России и т.п. (Корбут 2000). В начале XX в.

на чердаках высоких домов в центре Софии размножалась сипуха *Туtо alba*. В следующие десятилетия городской центр становится слишком шумным, и сипухи (охотящиеся на слух) покидают Софию и другие крупные города страны. Одновременно в 1970-е годы вид находит благоприятные места гнездования в деревнях, где многие дома, иногда и целые деревни, опустели в результате переселения людей в города. Здесь сипухи занимают те же самые местообитания, что и в городе — чердаки домов, колокольни церквей, мельницы, амбары, фермы — но в ином, намного более стабильном ландшафте (Нанкинов 2002). Следовательно, вид вытеснен из города вследствие неустойчивости городских популяций, но вытесненные особи и их потомки сохраняют тот же уровень урбофильности, что и при обитании в городе.

Аналогичны факторы сокращения урбанизированных популяций пустельги *Falco tinnunculus* в Москве, Варшаве и других городах (Ерёмкин 2004). Этот вид страдает от застройки пустырей (необходимых для охоты), расположенных поблизости от крупных зданий и башен, на которых птицы гнездятся. В принципе, пустельги могли бы сменить преобладающие объекты охоты, перейдя с серых полёвок на насекомых и птиц, и сохранить преимущества гнездования в городе. Такая возможность часто предполагается, т.к. особи внегородских популяций демонстрируют подобные переходы (Резанов, Резанов 2004). В городских популяциях она так и остаётся возможностью: при всей синантропности пустельга исчезает из города, но так и не реализует её (данные по Москве – Ерёмкин 2004; Петербургу – Храбрый 1994).

Следовательно, для жизнеспособности городских популяций критически важны те формы пространственной, социальной, биотопической организации видового населения, которые могут поддерживать высокое постоянство некоторых ключевых характеристик популяции как целостной системы в среде, изменяющейся быстро и направленно. Стабильность существенных характеристик системы в изменчивой и нестабильной среде достигается за счёт постоянных перестроек пространственно-этологической структуры, связей разных типов поселений с разными местообитаниями и т.п. изменениями в поведении особей и в структуре группировок — элементов системы, представляющими собой более или менее адекватный ответ на сигналы среды.

Если говорить не об особях, распределённых в урболандшафте, а об отношениях между ними в рамках некой воспроизводящейся системы — популяции, то речь идёт о более или менее устойчивых «типах» популяционной организации вида в урболандшафте. Действительно, многие изначально урбофобные виды смогли освоить городскую среду и сформировать жизнеспособные городские популяции, успешно сосуществующие с человеком. При этом первые признаки отхода от урбофобии в виде увеличения толерантности к постоянному присутствию

людей и техники, способности использовать для охоты участки городской застройки, примыкающие к «островам» лесопарков и пр. появляются только после формирования самой городской популяции.

В Московской области ястреб-тетеревятник и ворон *Corvus corax* в 1978 году относились к редким видам, требующим охраны. За 10 лет до того их рассматривали как безусловных урбофобов, не только отсутствующих в фауне городов Подмосковья, но и исчезающих по мере превращения под действием урбанизации непрерывных и связных массивов «естественных» местообитаний в стохастизированный «архипелаг» их изменённых аналогов (Ерёмкин 2004). Этот «архипелаг» вбирается в городской ландшафт и становится его составной частью. Он образует сеть природных территорий города: с точки зрения городского урболандшафта соответствующий «островной ландшафт» оказывается точно такой же часть закономерно возникающей планировочной структуры города, как сеть улиц, кварталов или детских площадок, и так же направленно эволюционирует вместе с городским ареалом (Лаппо 1997; Sukopp, Wittig 1998).

Восстановление численности ворона и тетеревятника произошло именно в связи с формированием многочисленных городских популяций обоих видов. Освоение урбанизированных территорий заняло всего 10-15 лет: 1975 г. — первый случай гнездования тетеревятника в городской части Национального парка «Лосиный остров», в начале 1980-х годов случаи гнездования единичны даже в кольце лесопаркового защитного пояса Москвы (ЛПЗП). С 1995 г. тетеревятник уже обычен в лесопарках, городских лесах города Москвы, с 2000 г. начинает гнездиться в микрофрагментах лесной растительности на старых кладбищах, в перелесках, полностью изолированных широкой полосой застройки (Ерёмкин, Очагов 1998; Ерёмкин 2004). Фокусом процесса было «урбанизированное ядро» региона (Московская агломерация), но движение видового населения в сторону освоения более трансформированных местообитаний зафиксировано по всей области, включая самые удалённые районы (Мещёра, Талдомский р-н, Заочье).

Быстрый рост численности тетеревятника в рекреационных лесах, в городских парках, в лесных микрофрагментах на сельскохозяйственных территориях Подмосковья за последние 20 лет контрастирует с редкостью вида в исходных «естественных» местообитаниях вроде пойменных лесов по реке Оке. Здесь он гораздо более редок, чем в начале XX в. (Соловков 2003).

Тот же путь освоения городских парков и пригородных лесов в начале 1990-х годов прошёл белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*, сейчас это происходит у малого пёстрого дятла *D. minor* и некоторых других видов (табл. 2, раздел «в процессе урбанизации»).

У части видов, сильно снизивших численность в городе, в последние десятилетия она стала расти, что также говорит о формировании городской популяции. Анализ изменений авифауны территории Лесной опытной дачи и прилегающего парка ТСХА за 85 лет показал «возвращение на гнездование» многих видов, исчезнувших в начале ХХ века. Это тетеревятник, кукушка Cuculus canorus, малый пестрый дятел, ворон, галка, сойка Garrulus glandarius, чиж Spinus spinus, пищуха, пухляк Parus montanus, желтоголовый королек Regulus regulus, теньковка Phylloscopus collybita, московка Parus ater, рябинник, крапивник. Другие виды в середине XX века сильно сократили численность, но к концу XX века восстановили её, иногда с большим превышением: большой пестрый дятел Dendrocopos major, сорока Pica pica, зеленушка Carduelis chloris, мухоловка-пеструшка Ficedula hypoleuca, зарянка Erithacus rubecula, большая синица, ополовник Aegithalos caudatus (Авилова, Ерёмкин 2003).

Такие же процессы «обратной урбанизации» зафиксированы у разных видов птиц и на остальных природных территориях города Москвы (Лосиный остров, Измайловский парк, Люблинские поля фильтрации до их уничтожения), и на территории Москвы в целом (Авилова, Ерёмкин 2003; Ерёмкин 2004). Обратите внимание, что виды из этого списка не имеют между собой ничего общего — ни в экологическом, ни в таксономическом отношении, ни в смысле принадлежности к определённой жизненной форме (ствольники, кронники и т.п.) или размерному классу, также как и виды, перечисленные в таблицах 1 и 2.

Заключение

Следовательно, непосредственным проявлением устойчивости городских популяций разных видов является противоположное поведение системы в фазе долговременного подъёма и спада численности региональной популяции, дериватом которой является городская. У всех «диких» видов долговременная динамика численности на территории, примерно соответствующей географическим популяциям, представляет собой чередование долговременных (первые десятки лет) подъёмов и спадов (см.: Паевский 1985).

Урбанизация «диких» видов всегда начинается «на волне» долговременного подъёма численности. Начавшееся тогда первое проникновение новых видов в города продолжается и усиливается, если вид и дальше осваивает городские экологические ниши (см. табл. 2 и ниже, также: Ерёмкин 2004; Фридман и др. 2005). При успешном освоении городов «на волне» роста численности региональной популяции, «дикие» виды птиц и млекопитающих уже не оставляют их в фазе спада, если только возникло постоянное городское население, имеющее собственные местообитания и внутригородской ареал.

В этом случае даже долговременная депрессия вида в регионе, приводящая к резкому падению численности вида на больших территориях, на численности городских популяций сказывается гораздо слабее или почти не сказывается. В период общей депрессии численности вида в «естественных» местообитаниях многие из них сохраняют прежнюю численность или продолжают расти (см. табл. 2).

Такая же устойчивость городских популяций в условиях долговременной депрессии вида на обширной территории зафиксирована и в других урбанизированных регионах. Например, продолжительный и резкий спада численности обыкновенной горихвостки Phoenicurus phoenicurus, вертишейки Jynx torquilla, ястребиной славки Sylvia nisoria в 1970-1980-х годах охватил весь Северо-Запад СССР и Финляндию. Однако именно популяции в крупных городских парках были наиболее устойчивы и даже показывали некоторый рост (Мальчевский, Пукинский 1983). То же самое можно констатировать для зеленушки, белой трясогузки Motacilla alba, серой мухоловки Muscicapa striata. Городские популяции этих видов почти везде стабильны или растут, но общая численность всех трёх видов в северо-западном регионе бывшего СССР и в Фенноскандии в 1970-1980-х годах скорее падала (насколько можно судить по снижению ежегодного числа отловов на Куршской косе и в других местах массового пролёта – см. Паевский 1985). В этом естественно видеть доказательство появления городской популяции как отдельного элемента популяционной системы, её обособления от популяций «внегородских». С другой стороны, это доказательство появления у новообразованной популяции собственной устойчивости и собственных механизмов её обеспечения в условиях исторически нетипичной среды обитания (город) и в условиях депрессии численности, то есть затруднённого подтока особей со стороны.

Соответственно, под «негородской популяцией», которая колонизирует «урбанизированное ядро» региона, следует понимать население вида в естественных или антропогенно-трансформированных, но не городских местообитаниях, которые служат стартовой площадкой для урбанизации. К числу вторых относятся сельскохозяйственные угодья, территории сельских населённых пунктов, лесные микрофрагменты, рекреационные леса и т.п. продукты антропогенной фрагментации природных ландшафтов в сочетании с инсуляризацией их изнутри (в первую очередь дорожно-тропиночной сетью).

Литература

Авилова К.В. 1998. Сохранение разнообразия орнитофауны в условиях города // *Природа Москвы*. М.: 154-169.

Авилова К.В., Ерёмкин Г.С. 2003. Изменения фауны птиц лесной опытной дачи МСХА за период 1915-2000 гг. // Животные в городе. М.: 41-43.

- Айала Ф., Кайгер Дж. 1987. Современная генетика. М., 3: 1-335.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М. 1-431.
- Белик В.П. 2003. Тетеревятник в степном Подонье: распространение и экология // *Тетеревятник в экосистемах России*. Пенза-Ростов: 15-48.
- Благосклонов К.Н. 1991. *Гнездование и привлечение птиц в сады и парки*. М.: 1-250.
- Воронецкий В.И., Леонов А.П. 2003. Особенности процесса урбанизации в популяции ушастой совы *Asio otus* L. (на примере г. Москвы) // Животные в городе. М.: 161-164.
- Полян П., Лаппо Г., Попов Р., Трейвиш А., Нефёдова Т. Лухманов Д. 2001. Город и деревня в Европейской России: сто лет перемен. Памяти Вениамина Петровича Семёнова Тян-Шанского. М.: 1-558.
- Ерёмкин Г.С. 2004. Редкие виды птиц г. Москвы и ближнего Подмосковья: динамика фауны в 1985-2003 гг. // Беркум 13, 2: 161-182.
- Ерёмкин Г.С., Очагов Д.М. 1998. О тенденциях в изменении численности птиц Москвы и ближнего Подмосковья // Природа Москвы. М.: 170-176.
- Клауснитцер Б. 1990. Экология городской фауны. М.: 1-270.
- Константинов В.М. 2001. Закономерности формирования авифауны урбанизированных ландшафтов // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань: 306-308.
- Корбут В.В. 1990. Экология и поведение серой вороны в антропогенных условиях адаптация или адаптируемость // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах. Липецк, 1: 33-35.
- Корбут В.В. 2000. Урбанизация и птицы города // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. М.: 159-161.
- Лаппо Г.М. 1997. География городов. М.: 1-478.
- Липин С.И., Сонин В.Д., Дурнев Ю.А. 1983. Особенности поведения восточной чёрной вороны в городе Иркутске // Прикладная этология. М.: 129-131.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.В. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л., 1: 1-655, 2: 1-710.
- Матус А.А. 2003. Ястреб-тетеревятник в Киеве // Беркут 12, 1-2: 66-70.
- Нанкинов В.Д. 2002. Современное состояние популяций сов Болгарии *# Беркут* **11**, 1: 48-60.
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц. Л.: 1-285.
- Резанов А.Г., Резанов А.А. 2004. Гнездование и охотничье поведение пустельги Falco tinnunculus в естественном и урбанизированном ландшафте // Хищные птицы и совы в зоопарках и питомниках 12/13: 66-75
- Семевский Ф.Н., Семёнов С.Н. 1984. Принцип оптимальности и социальная организация животных // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пущино: 24-35.
- Сеник М.А., Хорняк М.М. 2003. Сучасні зміни в орнітофауні Львова // *Беркут* **12**, 1/2: 9-13.
- Скильский И.В., Бучко В.В., Годованец Б.И. 1997. О формировании нового экологического типа вяхиря в Северной Буковине // Беркут 6: 1/2: 49-52.
- Соловков Д.А. 2003. Хищные птицы долины Оки: распределение, численность и её изменения. М.: 1-16.
- Тищенков А.А. 2003. Орнитофауна селитебной зоны города Тирасполя // *Орни- тология* **30**: 51-58.

- Тищенков А.А., Аптеков А.А., Тучакова Л.П. 2002. Распространение и экология грача в Южном Приднестровье // Беркут 12, 1: 79-83.
- Фридман В.С., Симкин Г.Н., Кавтарадзе Д.Н. 2000. Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде?) // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. М: 162-170.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.Н., Захарова Н.Ю. 2005. Механизмы формирования авифауны города: жизненная стратегия вида как фактор преадаптации и её изменяемость под воздействием урбосреды // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов. Обзорная информация ВИНИТИ. М., 9: 78-105.
- Храбрый В.М. 1994. *Птицы Санкт-Петербурга. Фауна, размещение, охрана.* СПб.: 1-273.
- Чаплыгина А.Б., Кривицкий И.А. 1996. Рябинник в условиях трансформированных ландшафтов Харьковской области // Беркут 5, 2: 158-162.
- Luniak, M., Kozlowski P., Nowicki W. 1997. Magpie *Pica pica* in Warsaw: abundance, distribution and changes in its population // Acta ornithol. 32: 77-87.
- Luniak M. 2004. Sinurbanization adaptation of animal wildlife to urban environment // Proc. 4th Int. Urban Wildlife Symp. 50-55.
- Marzluff, J., McGowan K, Donnelly R., Knight R. 2001a. Causes and consequences of expanding American crow populations # Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Norwell, MA.: 332-363.
- Marzluff, J., Bowman R., Donnelly R. 2001b. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches #Avian conservation and ecology in an urbanizing world. Boston. 1: 1-17.
- Sukopp H., Wittig R. (Hrsg). 1998. *Stadtökologie*. Zweite Verlag. Hamburg, Gustav Fischer Verlag. Stutgart-Jena-New York. 1-402.
- Towards an urban atlas: assessment of spatial data on 25 European cities and urban areas. 2002. European Environment Agency. Environmental issue rep. **30**: 1-132.

80 03

ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 351: 432-433

Осенняя встреча зимородка *Alcedo atthis* в центре Санкт-Петербурга

А.В.Богуславский

Литейный проспект, д. 30, кв. 38, Санкт-Петербург, 191028, Россия Поступила в редакцию 2 марта 2007

В Санкт-Петербурге и пригородах зимородка *Alcedo atthis* можно видеть очень редко. Для центра города описана всего одна встреча в сентябре 1994 г. на Кронверкской протоке (Бирина 2002). В связи с этим представляет интерес наблюдение зимородка 14 октября 2002 на

реке Крестовке (соединяет Малую и Среднюю Невки между Крестовским и Каменным островами). Птица стремительно с отрывистым писком перелетала над руслом реки, садясь на нависшие над водой ветви ракит. Сильный восточный ветер согнал воду из дельты, уровень воды в реке был очень низкий. В эти дни температура воздуха ночью опускалась до минус 4°С, днём была около 0°. На Крестовке образовался первый тонкий лёд. По всей видимости, это была позднепролётная особь. Отметим, что зимородок в окрестностях Петербурга наблюдался и в зимнее время: 14 января 1993 в Ропше (Домбровский 2006) и 3 февраля 2001 в Пушкине (Попов 2005).

Литература

Бирина У.А. 2002. Встречи водоплавающих и околоводных птиц в Санкт-Петербурге во внегнездовой период: редкие для города и залётные виды // Рус. орнитол. журн. **11** (190): 643-650.

Домбровский К.Ю. 2006. Зимнее наблюдение зимородка *Alcedo atthis* под Петербургом // *Рус. орнитол. журн.* **15** (335): 1030-1031.

Попов И.Н. 2005. Зимняя встреча зимородка *Alcedo atthis* в Баболовском парке города Пушкина // *Рус. орнитол. журн.* **14** (288): 464-465.

80 03

ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 351: 433-434

Выводок длинноносого крохаля Mergus serrator на Малой Неве

А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 26 марта 2007

29 августа 2006 на левом берегу Малой Невы чуть выше начала реки Смоленки я встретил выводок длинноносого крохаля Mergus serrator. Он состоял из 7 молодых птиц, уже выглядевших как взрослые. Передвигались они только вплавь. В полуденные часы птицы отдыхали на бетонном кубе, выступавшим из воды у самого берега. Они сидели тесной кучкой, засунув клювы под крыло. Крохали были очень доверчивыми. Чтобы заставить их поднять головы (для фотографирования), я бросал в воду камешки. Некоторые из них при этом осматривались, но никак не реагировали на стоящего в нескольких метрах от них человека. Державшаяся рядом пара крякв Anas platyrhynchos вела

себя гораздо осторожнее. Описанная встреча интересна не только из-за редкости встреч со средним крохалем в городе, но и как косвенное свидетельство возможности гнездования этого вида в дельте Невы в пределах Санкт-Петербурга. Необычная доверчивость птиц позволяет предположить, что они выросли в черте города и привыкли к людям. Кстати, ниже по течению Малой Невы берега сплошь заняты промышленными предприятиями и закрыты для посещения. На мысу острова Декабристов (территория завода им. Калинина) береговая линия, отгороженная глухим бетонным забором, укреплена крупными валунами и бетонными глыбами, между которыми растут кусты и небольшие деревца. Место кажется вполне пригодным для гнездования среднего крохаля. Столь же привлекателен и небольшой островок Серный. Первые сведения о размножении *M. serrator* в дельте Невы мы находим у С.Г.Лобанова (2001). З июля 2001 он встретил 9 пуховичков в сопровождении самки у каменистой косы острова Канонерский, а 27 июля 2001 наблюдал двух пуховых птенцов на берегу Финского залива в Приморском парке Победы (Крестовский остров).

Литература

Лобанов С.Г. 2001. Из орнитологических наблюдений в Санкт-Петербурге и его окрестностях в 2001 году $/\!\!/\!\!/ Pyc.$ орнитол. журн. **10** (169): 1060-1063.

80 03

ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2007, Том 16, Экспресс-выпуск 351: 434-435

О питании птиц ягодами рябины Sorbus aucuparia в Архангельске

В.А.Андреев

Кафедра зоологии, Поморский государственный университет, пр. Ломоносова, д. 4, Архангельск, 163006, Россия. E-mail: vandreev@atnet.ru

Поступила в редакцию 18 марта 2007

Спелыми ягодами рябины Sorbus aucuparia кормятся разные виды птиц. Хорошо известны основные потребители — свиристель Bombycilla garrulus, рябинник Turdus pilaris, снегирь Pyrrhula pyrrhula. Наши наблюдения показали, что в таёжных лесах Архангельской области, кроме этих птиц, ягодами рябины кормились рябчик Tetrastes bonasia, сойка Garrulus glandarius, белобровик Turdus iliacus, певчий дрозд Turdus philomelos, юрок Fringilla montifringilla, зяблик Fringilla coelebs, скворец Sturnus vulgaris.

В городе Архангельске рябина является одним из эффектных озеленителей улиц. Высокая урожайность деревьев в городских насаждениях привлекает осенью огромное количество свиристелей и рябинников. В отдельные годы (1998, 2000, 2002, 2003, 2004) стаи одновременно кормящихся свиристелей на 500-метровой аллее из рябин насчитывали десятки тысяч особей, рябинников – тысячи.

Иногда ягодами рябины кормились постоянно обитающие в городе серые вороны *Corvus cornix* и сизые голуби *Columba livia*. Одно из наблюдений массовой кормёжки серых ворон и сизых голубей было сделано осенью 2003 года, когда урожай ягод рябины был очень большим. Серая ворона, склёвывающая ягоды рябины, отмечена первый раз 13 октября. К середине ноября землю уже покрывал значительный слой снега. 13, 15, 17, 18 и 19 ноября несколько серых ворон кормились ягодами, сидя на ветвях рябины. За одну кормёжку ворона склёвывала подряд от 20 до 56 уже замороженных ягод. На этих же деревьях вместе с воронами кормились ягодами, сидя на ветвях, сизые голуби. Последние очень редко садятся на ветви деревьев, поэтому на тонких веточках рябины им приходилось балансировать крыльями, чтобы удерживать равновесие. Чаще голуби склёвывали опавшие на снег ягоды. Пять серых ворон, кормящихся ягодами рябины, наблюдались в Архангельске 23 сентября 2004.

В первой половине октября 2006 г. в центре города ягодами рябины кормились скворцы. Причём массовая кормёжка этих птиц плодами рябины, когда стайки насчитывали до 30-32 птиц, нами отмечена тогда в Архангельске впервые.

Такие же массовые налёты на спелые ягоды рябины совершают юрки. Рябчики, сойки, белобровики и певчие дрозды кормились рябиной чаще поодиночке. Лишь дрозды иногда кормились небольшими группами по 2- 5 птиц.

