

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ

Москва — 1962

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Под редакцией проф. С. П. Наумова

В. М. ГАЛУШИН

БОЛЬШОЙ ПОДОРЛИК ДОЛИНЫ р. ОКИ И ЕГО ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЧИСЛЕННОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ

Роль пернатых хищников в изменении численности «мирных» видов птиц остается до настоящего времени невыясненной, что существенно тормозит углубление исследований по динамике численности животных и в значительной мере затрудняет научно обоснованное ведение охотничьего хозяйства. В частности, отсутствие сколько-нибудь полных материалов, характеризующих воздействие хищных птиц на популяции дичи, приводит зачастую к подмене обстоятельного анализа этих взаимоотношений субъективным обобщением отдельных фактов, что, как правило, влечет за собой необоснованное усиление преследования пернатых хищников.

В свою очередь, недостаточно глубокая разработанность проблемы «хищник-жертва» применительно к наземным позвоночным обусловлена, на наш взгляд, почти полным отсутствием исследований, основанных на количественных методах анализа подобных отношений. Автору известно лишь несколько работ (Errington P. L. and oth., 1940; Tinbergen L., 1946; Ушаков С. Л., 1949; Craighead J. J., Craighead F. C., 1956; Hamerstrom F., 1957; Галушин В. М., 1959, 1960, 1960а), где предпринимаются попытки оценить количественные показатели воздействия пернатых хищников на популяции птиц, причем ни в одной из них не освещается этот вопрос применительно к такому широко распространенному виду, как большой подорлик*.

В настоящей статье рассматривается лишь одна, на наш взгляд весьма существенная, сторона упомянутой выше проблемы — воздействие хищников на численность их жертв.

* Здесь уместно отметить, что в докладе Б. З. Голодушко на 2-й Всесоюзной орнитологической конференции (Москва, 1959) приводились данные по воздействию малого подорлика на численность некоторых животных Беловежской Пуши. Однако в опубликованных тезисах доклада (Голодушко Б. З., 1959) эти материалы отсутствуют.

Объектами исследования были выбраны, с одной стороны, большой подорлик (*Aquila clanga* L.), с другой — некоторые виды птиц, большинство из которых представляет интерес для охотничьего хозяйства. Нет нужды доказывать, что определение степени воздействия хищника на численность его жертв, т. е., иными словами, выявление части поголовья интересующих нас видов, уничтоженной всеми особями данного хищника в определенном районе в течение конкретного отрезка времени, невозможно на основе одних только данных по питанию хищника. Разрешение подобной задачи представляется реальным лишь при наличии количественных данных по следующим основным показателям:

1. Абсолютная численность жертв.
2. Абсолютная численность хищников.
3. Количество животных рассматриваемых видов, поедаемое одним хищником (или выводком) за определенный отрезок времени.
4. Продолжительность совместного пребывания хищника и его жертв в пределах исследуемого района.

Наряду с этим реальное значение хищников зависит от влияния ряда дополнительных факторов, таких, как степень доступности жертв, наличие добавочных и альтернативных кормов у хищников, характер активности последних, климатические и погодные условия и т. п. Однако на данном этапе работ мы не имели возможности учесть это влияние.

Приведенный перечень вопросов исследования показывает, что успешно оно может быть выполнено лишь силами целого коллектива. Настоящее исследование не составляет в этом отношении исключения — появление его оказалось возможным благодаря использованию автором результатов изысканий коллектива научных сотрудников и практикантов Окского государственного заповедника, возглавляемого В. П. Тепловым. Это касается, в первую очередь, материалов по численности жертв большого подорлика, почерпнутых из опубликованных и рукописных работ Я. В. Сапетина, В. Н. Карповича, Н. В. Кокшайского, А. Ф. Алексеева, А. П. Шкатуловой, Т. Н. Соловьевой-Волынской и других, а также некоторых данных, главным образом по численности и отчасти по питанию большого подорлика, любезно предоставленных в наше распоряжение С. Г. Приклонским и Ф. В. Ивановым. В процессе обработки и осмысливания материала ценные советы были получены от заведующего кафедрой Московского государственного пединститута им. В. И. Ленина профессора С. П. Наумова и профессора кафедры Ф. Н. Правдина. За большую помощь в работе автор просит всех названных лиц принять его самую искреннюю благодарность.

Исследование, основные результаты которого изложены ниже, проводилось на территории Окского заповедника (Рязанская обл.) площадью ~ 22600 га, его охранный зоны ~ 7500 га и примыкающих к западной части южной границы заповедника пойменных участков р. Пры ~ 4900 га, из которых ~ 2500 га приходится на луга*. Общая площадь всего этого района составляет примерно 35000 га, из которых покрыто лесом ~ 20000 га, занято пойменными лугами ~ 8700 га, лесными болотами ~ 2800 га, водоемами ~ 1000 га. Остальные 2500 га составляют лесные поляны, гари, пустыри, населенные пункты и т. п. Леса заповедника представлены, главным образом, сырыми березняками и сосновыми борами; по южной и особенно восточной границам заповедника встречаются дубняки. Другими породами занято лишь около 20% всей лесной площади. Пойменные угодья носят типичный облик заливных лугов: для них характерно обилие небольших озер, стариц, осоковых болот и зарослей кустарников. Обширные пространства лесных болот, которыми особенно богата западная часть заповедника, почти не имеют чистого зеркала воды и заросли осоками, различными вересковыми, карликовой березой, мелкими ивами и другой болотной растительностью. Водоемы обычно имеют небольшие акватории и берега их заросли густым кустарником или травянистыми растениями. Исключение составляют несколько крупных озер в северной части заповедника и большая старица р. Оки — оз. Лопата. Для северо-западной и восточной частей заповедника и для лесных угодий на территории охранный зоны (лес Березовый Рог) характерно наличие больших полян среди лесных массивов. Такова, в самых общих чертах, характеристика района, в пределах которого проводились наши исследования.

В основу настоящей работы положены материалы, полученные в период летних полевых работ 1956—57 гг. Используются также данные по численности большого подорлика в 1954—55 и 1958—59 гг. и по его питанию за 1954 г.

Численность большого подорлика

Анализ шестилетних (1954—1959 гг.) материалов по картированию отдельных встреч хищных птиц и их гнезд позволил выявить количество гнездовых территорий большого подорлика и их распределение в пределах Окского заповедника и его окрестностях (рис. 1). Однако ежегодно обнаруживать все жилые гнезда, как правило, не удаётся. Например, в 1956 г. было найдено всего 3, а в 1957 г. — 6 занятых подорликами гнезд. Достоверность существования остальных гнезд

* В дальнейшем последний участок для краткости будет именоваться «западными лугами».

довых территорий, определенных путем картирования встреч, подтверждается нахождением обитаемых и покинутых гнезд этого хищника в зарегистрированных участках за последующие годы*. Всего в 1956—1957 гг. в описываемом районе выявлено ежегодное гнездование 9 пар большого подорлика. Следовательно, в среднем на 1 пару приходится около 4000 га общей площади, в т. ч. ~ 2200 га леса и ~ 1500 открытых угодий (пойменных лугов, болот, лесных полей). Сравнение с аналогичными данными из Тульских заповедников (Лихачев Г. Н., 1957), где в лесном массиве площадью 3800 га ежегодно гнездились по 4—5 пар подорлика, показывает, что плотность последнего в островных лесах лесостепи примерно в 2—3 раза превышает полученные нами показатели для смешанных лесов Окской поймы. Причина заключается, видимо, в общем обилии животных в лесостепных районах по сравнению с лесными (Odum E., 1954; Новиков Г. А., 1960) и связанной с этим большей доступностью пищи.

Для наших исследований небезынтересно, каким образом распределяются охотничьи участки большого подорлика в пределах Окского заповедника и его окрестностей. Наблюдения показывают, что 6 пар охотятся, в основном, на пойменных лугах рек Оки и Пры (рис. 1), а остальные — либо на лесных болотах и полянах (пары № 165 и № 105), либо, кроме того, на лугах севернее заповедника (пара № 28)**. Поскольку мы не располагаем данными по численности всех видов жертв большого подорлика во всех охотничьих участках его, в заключительном разделе работы будет рассмотрена деятельность только тех 6 пар хищника, которые охотятся в пределах ~ 8700 га площади опытного участка пойменных лугов. Последний складывается из ~ 620 га лугов в охранный зоне*** и ~ 2500 га «западных лугов».

Питание большого подорлика

Основным методом изучения этого вопроса был анализ остатков пищи и погадок, собранных на двух гнездах в 1956 г. и на четырех гнездах в 1957 г. Кроме того, небольшое количество объектов добычи (17 экз.) было отобрано с применением метода маски. Наконец, для сравнения использованы данные С. Г. Приклонского (1960) за 1954 г., полученные им в заповеднике такими же методами (с помощью маски отоб-

*) Сказанное предостерегает от характеристики численности пернатых хищников только путем подсчета найденных жилых гнезд, т. к. почти во всех случаях это ведет к заведомо заниженным результатам.

** Нумерация пар соответствует номеру квартала, в котором впервые было найдено жилое гнездо данной пары или предполагается наличие его.

*** Остальные 1300 га охранный зоны заняты лесом (~ 800 га) и водоемами (~ 500 га).

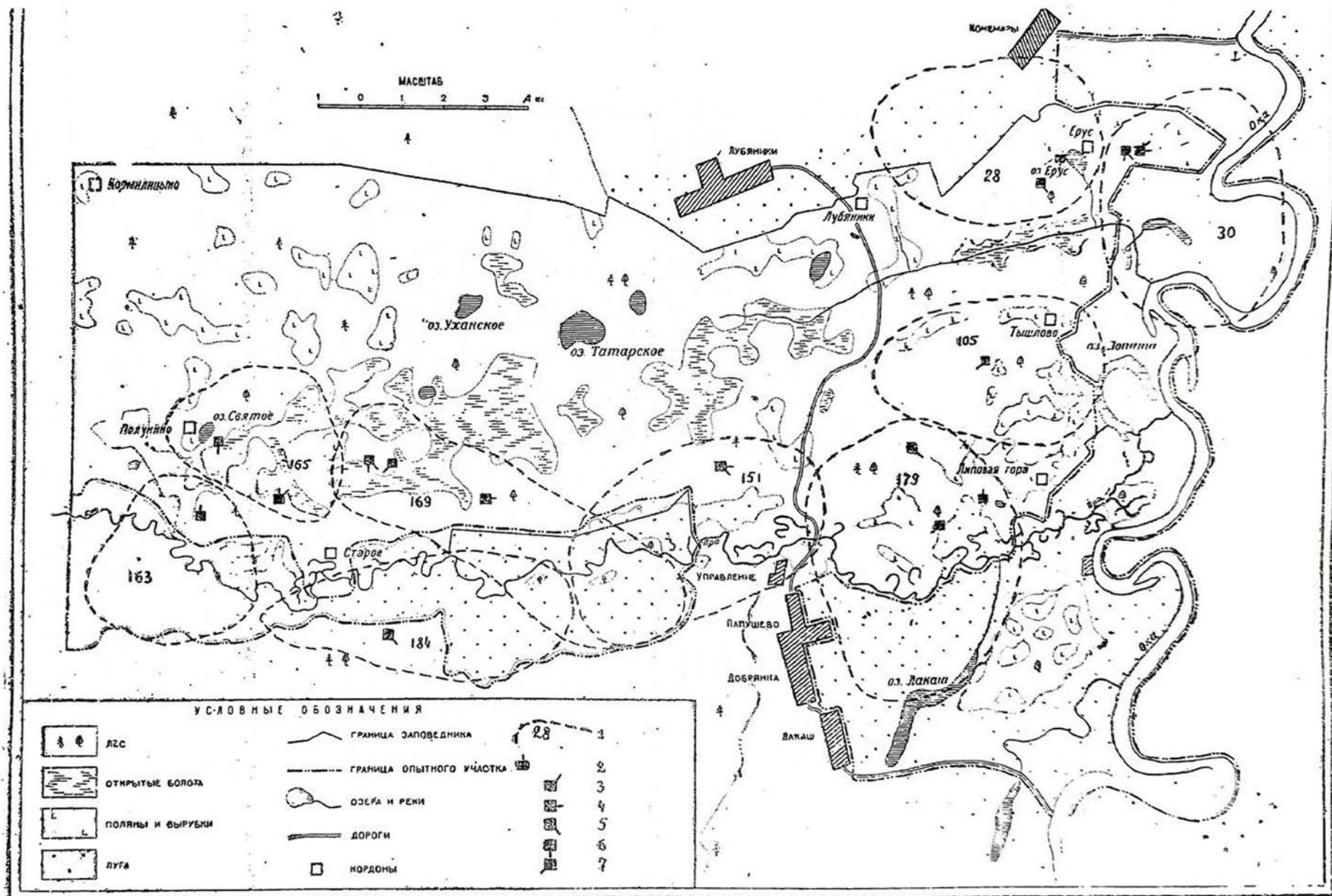


Рис. 1. Распределение большого подорлика в районе исследования.
 1. Примерная граница гнездовой территории и ее номер.
 2. Жилое гнездо подорлика, обнаруженное в 1954 г.
 3. То же в 1955 г. 4. В 1956 г. 5. В 1957 г. 6. В 1958 г. 7. В 1959 г.

рано 23 объекта). Все эти материалы позволяют установить общий характер питания большого подорлика и его изменчивость в разные годы (табл. 1).

Анализируя таблицу, можно видеть, что основу питания подорлика в р-не Окского заповедника составляют млекопитающие (52,7%) и птицы (45,6%). Представители других классов животных (рептилии, амфибии) поедаются случайно. Среди остатков пищи и особенно в погадках было обнаружено значительное количество беспозвоночных. Например, в 1954 г. С. Г. Приклонским (1960) найдено 92 экземпляра насекомых; нами в 1957 г., кроме того, обнаружены мелкие двустворчатые моллюски. Однако трудно предположить, что указанные беспозвоночные являются добычей этого крупного хищника. Вероятнее всего, они попадают на гнезда случайно — или прилипнув к жертве или, чаще, из желудков добытых животных. Учитывая приведенные соображения, мы исключили беспозвоночных животных из списков кормов большого подорлика.

Обращает на себя внимание довольно широкий набор видов, поедаемых подорликом. Достаточно указать, что за три года в его добыче зарегистрированы особи 45 видов, причем более половины из них — 24 вида — таковы, что каждый из них представлен в спектре питания* единичными экземплярами. Вместе с тем насчитывается всего 12 видов, составляющих каждый не менее 1% общей добычи подорлика. Такое разнообразие жертв подтверждает мнение большинства исследователей (Жарков И. В., Теплов В. П., 1932; Формозов А. Н., 1934; Ушаков С. Л., 1949; Дементьев Г. П., 1951; Balis M., 1956; Кучин А., 1959, Приклонский С. Г., 1960 и др.) о полифагии большого подорлика, позволяющей ему избегать резкого ухудшения условий питания, например, в результате падения численности какого-либо из основных добываемых им видов.

Наряду с этим, данные табл. 1 свидетельствуют об отчетливой специализации подорлика в добывании водяной крысы (28,5%) и водоплавающих птиц (20,7%). Названные животные являются обычными, а зачастую и многочисленными в местах охоты подорлика. Кроме того, вероятно, определенную роль играют относительно крупные размеры и малая подвижность этих животных: водяной крысы — во время кормежки на довольно открытых столиках**, а птенцов водоплаваю-

* Этот термин, заимствованный нами из ихтиологической литературы, на наш взгляд, удачно выражает существо таблицы, где производятся процентные отношения количества особей каждого вида пищи к общему числу экземпляров добычи. Видимо, в таком же значении данное определение используется для характеристики питания хищных птиц также В. С. Лобачевым (1960) и Б. З. Голодушко (1960).

** В пользу этого предположения свидетельствуют неоднократные факты нахождения на гнездах подорлика зверьков, рот которых был заполнен зеленой массой.

Вид добычи	1957 г.					Итого			
	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)
	Всего	В т. ч.				Всего	В т. ч.		
		ad	juv				ad	juv	
ПОЗВОНОЧНЫЕ	167	—	—	100,0	650	421	—	—	100
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ	94	—	—	56,3	366	222	—	—	52,7
Отр. насекомоядные	3	—	—	1,8	12	9	—	—	2,1
Крот	3	—	—	1,8	12	9	—	—	2,1
Отр. Грызуны	91	—	—	54,5	354	213	—	—	50,6
полевка-экономка	6	—	—	3,6	24	27	—	—	6,4
обыкновен. полевка	—	—	—	—	—	2	—	—	0,5
пашенная полевка	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
серая полевка (неопр.)	8	—	—	4,8	31	21	—	—	5,0
водяная полевка	57	—	—	34,1	222	120	—	—	28,5
рыжая полевка	14	—	—	8,4	55	19	—	—	4,5
мышь (неопр.)	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
мышовка северная	—	—	—	—	—	3	—	—	0,7
мышевидн. (неопр.)	5	—	—	3,0	20	19	—	—	4,5
ПТИЦЫ	68	18	31	40,7	265	192	32	69	45,6
Отр. Куриные	6	2	1	3,6	24	6	2	1	1,4
тетерев	1	—	1	0,6	4	1	—	1	0,2
рябчик	2	2	—	1,2	8	2	2	—	0,5
перепел	3	—	—	1,8	12	3	—	—	0,7

Вид добычи	1954 г.				1956 г.				
	Проанализировано экземпляров		Спектр питания (в % %)	Проанализировано экземпляров		Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8		
	Всего	В т. ч. ad juv		Всего	В т. ч. ad juv				
Отр. Пастушки	12	—	1	6,8	6	—	1	7,7	39
погоныш	6	—	—	3,4	1	—	1	1,3	6
коростель	1	—	—	0,6	5	—	—	6,4	32
камышница	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
пастушковые (неопр.)	4	—	1	2,3	—	—	—	—	—
Отр. Кулики	4	—	—	2,3	1	—	—	1,3	6
чибис	—	—	—	—	—	—	—	—	—
перевозчик	—	—	—	—	—	—	—	—	—
бекас	3	—	—	1,7	—	—	—	—	—
дупель	—	—	—	—	1	—	—	1,3	6
гаршнеп	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
Отр. Чайки	5	—	—	2,8	1	—	—	1,3	6
черная крачка	—	—	—	—	—	—	—	—	—
белокрылая крачка	4	—	—	2,3	1	—	—	1,3	6
болотная крачка (неопр.)	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
Отр. Гусеобразные	59	3	24	33,5	11	4	7	14,1	70
кряква	5	—	—	2,8	3	1	2	3,8	19
серая утка	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
шилохвость	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—

Вид добычи	1957 г.					Итого			
	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)
	Всего	В т. ч.				Всего	В т. ч.		
		ad	juv				ad	juv	
Отр. Пастушки	10	3	2	6,0	39	28	3	4	6,6
погоныш	3	1	2	1,8	12	10	1	3	2,4
коростель	7	2	—	4,2	27	13	2	—	3,1
камышница	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
пастушковые (неопр.) . .	—	—	—	—	—	4	—	1	1,0
Отр. Кулики	2	—	—	1,2	8	7	—	—	1,6
чибис	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
перевозчик	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
бекас	—	—	—	—	—	3	—	—	0,7
дупель	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
гаршнеп	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
Отр. Чайки	13	3	9	7,8	50	19	3	9	4,5
черная крачка	8	2	5	4,8	31	8	2	5	1,9
белокрылая крачка	4	1	2	2,4	16	9	1	2	2,1
болотная крачка (неопр.) .	1	—	1	0,6	4	2	—	2	0,5
Отр. Гусеобразные	17	4	12	10,2	66	87	11	43	20,7
кряква	2	1	1	1,2	8	10	2	3	2,4
серая утка	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
шилохвость	1	1	—	0,6	4	2	1	—	0,5

Вид добычи	1954 г.				1956 г.				
	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8
	Всего	В т. ч.			Всего	В т. ч.			
		ad	juv			ad	juv		
утка (неопр.)	19	—	19	10,8	—	—	—	—	—
чирок-свистунок	3	—	—	1,7	1	1	—	1,3	6
чирок-трескунок	8	3	5	4,5	2	2	—	2,6	13
чирок, неопр.	22	—	—	12,5	5	—	5	6,4	32
Отр. Совы	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
сова болотная	—	—	—	—	—	—	—	—	—
сыч мохноногий	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
Отр. Воробьиные	15	6	4	8,5	6	1	1	7,7	39
ворона серая	—	—	—	—	1	1	—	1,3	6
сойка	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
скворец	—	—	—	—	1	—	1	1,3	6
зяблик	1	—	—	0,6	—	—	—	—	—
желтая трясогузка	—	—	—	—	—	—	—	—	—
конек лесной	—	—	—	—	—	—	—	—	—
камышевка (неопр)	—	—	—	—	—	—	—	—	—
дрозд-рябинник	—	—	—	—	2	—	—	2,6	13
черный дрозд	—	—	—	—	1	—	—	1,3	6
дрозд (неопр.)	3	—	—	1,7	—	—	—	—	—
соловей	—	—	—	—	—	—	—	—	—
воробьиные (неопр.)	10	6	4	5,7	1	—	—	1,3	6

Продолжение

Продолжение

Вид добычи	1957 г.					Итого				
	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	
	Всего	В т. ч.				Всего	В т. ч.			
		ad	juv				ad	juv		
утка (неопр.)	6	—	5	3,6	24	25	—	24	5,9	
чирик-свистунок	2	1	1	1,2	8	6	2	1	1,4	
чирик-трескунок	1	1	—	0,6	4	11	6	5	2,6	
чирик неопр.	5	—	5	3,0	20	32	—	10	7,6	
Отр. Совы	1	—	—	0,6	4	2	—	—	0,5	
сова болотная	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2	
сыч мохноногий	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2	
Отр. Воробьиные	10	2	4	6,0	39	31	9	9	7,4	
ворона серая	1	1	—	0,6	4	2	2	—	0,5	
сойка	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2	
скворец	—	—	—	—	—	1	—	1	0,2	
зяблик	—	—	—	—	—	1	—	—	0,5	
желтая трясогузка	2	—	—	1,2	8	2	—	—	0,5	
конек лесной	2	1	1	1,2	8	2	1	1	0,5	
камышевка (неопр)	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2	
дрозд-рябинник	—	—	—	—	—	2	—	—	0,5	
черный дрозд	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2	
дрозд (неопр.)	2	—	2	1,2	8	5	—	2	1,2	
соловей	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2	
воробьиные (неопр.)	1	—	1	0,6	4	12	6	5	2,9	

Вид добычи	1954 г.				1956 г.				
	Проанализировано экземпляров		Спектр питания (в % %)	Проанализировано экземпляров		Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8		
	Всего	В т. ч.		Всего	В т. ч.				
ad		juv	ad		juv				
Птицы (неопр.)	—	—	—	—	—	—	—	—	
Яйца уток	3	—	—	1,7	—	—	—	—	
РЕПТИЛИИ	1	—	—	0,6	—	—	—	—	
ящерица (неопр.)	1	—	—	0,6	—	—	—	—	
уж обыкновенный	—	—	—	—	—	—	—	—	
АМФИБИИ	—	—	—	—	—	—	—	—	
лягушка (неопр.)	—	—	—	—	—	—	—	—	
РЫБЫ	1	—	—	0,6	—	—	—	—	
карась	—	—	—	—	—	—	—	—	
язь	—	—	—	—	—	—	—	—	
щука	—	—	—	—	—	—	—	—	
рыбы (неопр.)	1	—	—	0,6	—	—	—	—	
Падалъ или отбросы	—	—	—	—	—	—	—	—	

Вид добычи	1957 г.					Итого			
	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)	Всего съедено с 10.6 по 10.8	Проанализировано экземпляров			Спектр питания (в % %)
	Всего	В т. ч.				Всего	В т. ч.		
		ad	juv				ad	juv	
Птицы (неопр.)	9	4	3	5,4	35	9	4	3	2,1
Яйца уток	—	—	—	—	—	3	—	—	0,7
РЕПТИЛИИ	1	—	—	0,6	4	2	—	—	0,5
ящерица (неопр.)	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
уж обыкновенный	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
АМФИБИИ	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
лягушка (неопр.)	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
РЫБЫ	3	—	—	1,8	12	4	—	—	1,0
карась	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
язь	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
щука	1	—	—	0,6	4	1	—	—	0,2
рыбы (неопр.)	—	—	—	—	—	1	—	—	0,2
Падаль или отбросы	1	—	—	—	—	1	—	—	—

щих — во время пребывания на открытой воде. Обращает внимание ничтожно малая частота добывания коростелей и перепелов, которые в питании коршуна, охотящегося в сходных условиях, служат основой рациона (Галушин В. М., 1960). Объяснение этому надо искать в особенностях поведения и экологии названных хищников.

Выявленная трофическая специализация подорлика, по нашему мнению, отнюдь не противоречит изложенному выше тезису о его полифагии. Во-первых, об этом свидетельствует само преобладание в пище подорлика таких весьма далеких во всех отношениях животных как водяная крыса и утки. Во-вторых, сравнение наших данных с соответствующими материалами других исследователей показывает значительную географическую изменчивость в составе пищи орла-крикуна. В-третьих, анализ годовых изменений питания этого хищника в исследуемом районе показывает ее значительную вариабильность. Достаточно сравнить, например, кормовое значение птиц и млекопитающих в 1954 и 1956 гг. В 1954 г. главную роль играли утиные (33,5%), а в 1957 г. — водяная крыса (34,1%). Численность водоплавающих птиц за годы исследований, как показывают учеты, не подвергалась резким изменениям; остается предположить, что заметные различия в питании подорлика за эти годы обусловлены колебаниями численности водяной крысы, хотя мы не располагаем на этот счет никакими фактическими данными.

Наконец, следует указать на преобладание среди добытых большим подорликом птиц молодых нелетных особей, составляющих около 70% экземпляров, возраст которых был установлен. Для утиных соответствующий показатель возрастает до 80%, т. е., иными словами, подорлик добывает фактически почти исключительно пуховиков этих птиц.

Изложенное выше позволяет заключить, что основу питания большого подорлика в районе Окского заповедника составляет водяная крыса и птенцы водоплавающих птиц. К дополнительным кормам можно отнести полевку-экономку, а из птиц — коростеля, погоныша и болотных крачек. Остальные из перечисленных в табл. 1 видов являются случайными элементами в пище этого хищника.

В предыдущем изложении мы оперировали только относительными показателями, позволяющими дать общую картину трофических связей этого хищника. Для характеристики же воздействия хищника на численность каждого из видов добычи необходимо знать, сколько особей их поедает один выводок орла за определенный промежуток времени. Полученные данные позволяют, в свою очередь, определить общее количество экземпляров рассматриваемых видов, добываемое за этот период всеми обитающими в исследуемом районе подорликами.

Очевидно, что наиболее точные данные могут быть получены при учете всей добычи на каждом гнезде с последующим суммированием полученных данных. При этом условии будет должным образом учтена возможная специфика питания каждой пары хищников. Однако огромная трудоемкость и отсутствие хорошо разработанных приемов учета всей добычи хищников заставили нас отказаться от такого способа получения нужных материалов. Нами использован другой метод, примененный в работе Л. Тинбергена (Tinbergen L., 1946), который заключается в определении спектра питания хищника и количества объектов добычи, поедаемых выводком в течение суток. Методика определения спектра питания описана выше, а дневная норма добычи выводков большого подорлика определялась путем непосредственных наблюдений у пяти гнезд, для чего нами было проведено в 1956—57 гг. 9 суточных дежурств, в течение которых зарегистрировано 20 прилетов с кормом: от 1 до 4 в день. Таким образом, добыча одного выводка* подорлика составила в среднем 2,2 экземпляра в день.

Время выкармливания птенцов (в дальнейшем для краткости будем называть его «птенцовым периодом») продолжается два месяца — с конца первой декады июня до десятых чисел августа. Переход молодых к самостоятельной жизни совпадает с началом отлета чирков, а также с открытием осенней охоты, которая вносит весьма существенные, не поддающиеся учету изменения в естественные взаимоотношения хищников и их жертв. Таким образом, материалы, наиболее реально отражающие эти отношения, могут быть получены в течение 60 дней птенцового периода — с 10 июня по 10 августа. За это время один выводок подорликов, охотящихся в лугах опытного участка, съедает примерно 130 животных.

Весьма сложным является вопрос о питании взрослых птиц. При наблюдении за гнездами неоднократно отмечалось, что взрослые подорлики частично поедали приносимую на гнездо пищу, но не исключена возможность, что иногда добыча поедается ими вне гнезда. В результате сопоставления наблюдений у гнезд и на местах охоты, нам представляется, что по крайней мере в первой половине периода выкармливания большая часть добычи взрослых подорликов поедается ими на гнездах, т. е. ее можно учесть путем анализа остатков пищи и в процессе суточных наблюдений.

Выше отмечалось, что в лугах опытного участка охотятся «владельцы» шести гнездовых территорий. В действитель-

* Как правило, в выводке через 10—15 дней после вылупления остается лишь один птенец. Два готовых к вылету молодых в одном гнезде отмечены единственный раз.

ности из-за гибели некоторой части кладок и птенцов выкармливает молодых всегда меньшее количество пар. В 1956 г. у пары № 30 погибла кладка, а в районе участка № 185 подорлики в течение лета ни разу не были отмечены, что позволяет предполагать там отсутствие выкармливаемых птенцов. В 1957 г. кладка была оставлена парой № 151. В эти годы не удалось обнаружить гнезда пары № 163, но регулярная регистрация в этом районе охотящихся подорликов позволяет считать, что оба года это гнездо было обитаемо в период выкармливания молодых. После гибели кладки взрослые особи в пределах гнездовой территории не отмечались, видимо, откочевывая в районы, менее населенные пернатыми хищниками. На рассматриваемой территории охотилось в 1956 г. четыре, а в 1957 г. — пять выводков подорликов.

Принимая во внимание приведенные выше расчеты и соображения, было установлено, что за два летних месяца (с 10 июля по 10 августа) «луговая» популяция * больших подорликов в 1956 г. (4 выводка) уничтожила ~500, а в 1957 г. (5 выводков) — ~650 особей различных животных.

Суммарное количество добычи подорликов и спектр их питания ** позволяют, в свою очередь, определить примерный двухмесячный рацион рассматриваемой популяции, т. е. количество особей каждого вида, съеденное подорликом в течение птенцового периода (табл. 1). Полученные данные уже можно непосредственно использовать, путем их сравнения с численностью жертв в природе, для определения роли большого подорлика в изменениях численности поедаемых им животных.

Численность некоторых жерв большого подорлика

Список животных, поедаемых подорликом в исследованном районе, насчитывает более 40 видов. Очевидно, что нет возможности определить численность каждого из них. Кроме того, при наших исследованиях, имевших основной целью выявление воздействия подорлика именно на популяции пернатых, мы сочли возможным ограничиться рассмотрением численности лишь некоторых птиц. При выборе объектов для такого анализа в первую очередь учитывалась приуроченность

* Термин «луговая популяция» применяется здесь исключительно для краткости изложения и ни в коей мере не свидетельствует о стремлении автора выделить соответствующую популяцию в общепринятом смысле этого слова.

** Мы считаем полученный нами спектр питания в достаточной мере достоверным, поскольку он определен путем анализа материала, составляющего от 10% (1956 г.) до 18% (1957 г.) всей добычи подорлика исследуемого района.

того или иного вида к летнему обитанию в лугах, поскольку выше определялся рацион именно «луговой» популяции подорликов. Далее, мы стремились проанализировать численность видов, в разной степени предпочитаемых подорликом, с целью установить, насколько деление кормов на основные, дополнительные и случайные сравнимо с соответствующими показателями воздействия на них хищника. Исходя из этих соображений в настоящем разделе рассматривается численность следующих птиц: кряквы (*Anas platyrhynchos* L.), крачки черной (*Chlidonias nigra* L.), крачки белокрылой (*Chlidonias leucoptera* Temm.), перепела (*Coturnix coturnix* L.), коростеля (*Sorexorex* L.), чибиса (*Vanellus vanellus* L.) и серой вороны (*Corvus corone* L.). Кроме того, определялась общая численность двух видов чирков — трескунка и свистунка (*Anas querquedula* L. + *Anas crecca* L.), а также суммарное количество всех утиных (*Anatinae*), обитающих в пределах опытного участка. Поскольку в дальнейшем степень воздействия подорлика будет рассчитываться по максимальной численности жертв, мы во всех случаях определяли количество птиц в момент вылупления птенцов, т. е. в период пика численности каждого из рассматриваемых видов, который для большинства из них приходится на начало июня. Исходными данными для наших расчетов служили материалы абсолютных количественных учетов, результаты большинства из которых уже опубликованы (Сапетин Я. В., 1958, 1959; Карпович В. Н., Соловьева-Волынская Т. Н., Шехт И. Н., 1958; Теплов В. П., Туров И. С., 1956; Шкатулова А. П., 1958). Однако далеко не всегда эти учеты проводились в период максимальной численности вида: иногда это было количество кричащих самцов — перепел и коростель, а для утиных — суммарное число птиц в середине августа (перед началом осенней охоты). В этих случаях на основе полученных данных производились соответствующие перерасчеты с учетом других необходимых показателей (табл. 2), взятых из указанных выше источников, картотеки и рукописных фондов заповедника, а также из других специальных работ и сводок («Птицы Советского Союза», т. 3 и 4, 1951, 1953; Слудский А. А., 1935; Янушевич А. И., Золотарева О. С., 1947; Исаков Ю. А., Распопов М. П., 1949; Ларионов В. Ф., 1953; Немцев В. В., 1956; Лэк Д., 1957; Ястребов К., 1959; Дучиц В. Н., 1960 и др.). Некоторые показатели (отмечены в таблице знаком ~ (получены путем сопоставления отдельных наблюдений и литературных данных. Показатели, определенные непосредственно в заповеднике, представляют собой средние данные за ряд лет,* кроме величин пятой строки (С), определяемых ежегодно.

* Именно этим объясняется некоторое расхождение с показателями (например, по смертности белокрылой крачки), определенными только для 1956 г. (Галушин В. М., 1960).

Для определения максимальной численности утиных сначала высчитывалось количество гнездящихся пар (n) по формуле:

$$C = n(I - L - K)(2 + B) + 2n(L + K), \quad (I)$$

а затем уже рассчитывалась численность птиц в июне, т. е. в момент вылупления птенцов, по формуле:

$$D = n(I - L)(2 + A) + 2nL, \quad (II)$$

где A — число молодых в гнезде после вылупления; B — число молодых в выводке к середине августа, C — число птиц (утиных) в середине августа; D — число птиц в июне; K — количество полностью погибших кладок в % к общему их числу; L — количество полностью погибших выводков в % к первоначальному числу кладок.

Данные по уткам, имеющиеся в нашем распоряжении (C), относятся к лугам охранной зоны заповедника (~ 6200 га), а для «западных» лугов (~ 2500 га) аналогичные величины не известны. Результаты относительных учетов показывают лишь весьма незначительное уменьшение количества уток к западу от пос. Брыкин бор, что позволило нам при пересчете данных из охранной зоны на всю территорию опытного участка (8700 га) не вводить каких-либо поправок на разницу в плотности уток в двух частях участка. Следовательно, поскольку территория лугов охранной зоны составляет около 70% площади опытного участка, примерная численность утиных, обитающих летом в его пределах, будет выражаться величиной $\frac{D}{70} \cdot 100$. Численность всех остальных видов определялась по формуле II, причем исходными данными в отношении чибиса, болотных крачек и серой вороны было количество гнездящихся пар на единицу площади, а для коростеля и перепела — количество кричащих самцов, приравниваемых к одному выводку.

Конечные результаты, характеризующие максимальную численность рассматриваемых видов птиц в 1956—57 гг. в пределах пойменных лугов опытного участка, приводятся в табл. 3.

В заключение необходимо отметить, что мы далеки от мысли придавать абсолютно точное значение приведенным в таблице показателям численности, что подчеркивается некоторым округлением последних. К этому обязывают возможные погрешности учетов и ряд допущений, сделанных при расчетах. Полагаем, что вполне реальное значение имеют цифры, показывающие число сотен птиц каждого вида, обитающих в исследуемом участке, а последующие цифры лишь показывают тенденцию данной величины к увеличению или

уменьшению. Забегая несколько вперед, заметим, что из этих же соображений в табл. 3 несколько округлены по сравнению с табл. 1 числа, указывающие общее количество съеденных подорликами особей каждого из рассматриваемых видов.

Таблица 2

**ПОКАЗАТЕЛИ РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПТИЦ,
ОБИТАЮЩИХ В ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ рр. ОКИ И ПРЫ**

Показатели	Виды птиц								
	Кряква	Чирки	Утиные	Кряква бе- локрылая	Кряква черная	Перепел	Коростель	Чибис	Серая ворона
Число молодых в гнезде после вылупления (А)	8,2	8,0	8,0	2,7	2,5	~ 8	~ 8	~ 4	4,1
Число молодых в выводке в середине августа (В)	4,9	2,1	3,0	—	—	—	—	—	—
Количество полностью погибших кладок в % к общему их числу (К)	~ 20	~ 20	~ 20	10	15	~ 20	~ 20	~ 20	5
Количество полностью погибших выводков в % к первоначальному числу кладок (L)	~ 10	~ 10	~ 10	—	—	—	—	—	—
Общее число птиц в середине августа (С)									
1956 г.	195	314	573	—	—	—	—	—	—
1957 г.	221	327	563	—	—	—	—	—	—

Примечание. Показатели размножения серой вороны приводятся лишь для 1956 г., поскольку в 1957 г. все яйца и птенцы погибли, главным образом, в результате нападения мокреца. Таким образом, воздействие подорлика в этом году осуществлялось лишь на взрослых птиц.

**Воздействие большого подорлика на
численность некоторых жертв**

Значение хищника в изменениях численности добываемых им животных в большой мере характеризуется степенью воздействия, т. е. обусловленным им размером изъятия из популяции жертв за определенный отрезок времени:

$$f = \frac{R}{P} 100\%,$$

где f — степень воздействия хищника, P — число особей данного вида жертв в июне, R — общее число особей данного вида жертв, уничтоженное всеми подорликами за исследуемый отрезок времени.

Прежде всего попытаемся выяснить, каково соотношение размера изъятия в исследованный нами отрезок времени с общим размером изъятия за весь период совместного пребывания хищника и его жертв в исследуемом районе. Время с 10 июня по 10 августа представляет собой период наиболее интенсивного хищничества большого подорлика, поскольку необходимость обеспечения потребностей растущего птенца в пище требует, по сравнению с другими периодами сезонного цикла, более усиленной охоты взрослых птиц. Хотя ни нами, ни другими исследователями специально не изучалось питание большого подорлика на разных этапах летнего сезона, соответствующие сравнительные материалы по питанию ястребов (Brüll H., 1956; Sulkava S., 1956) позволяют предположить, что на период выкармливания птенцов приходится 70—75% всей добычи, отлавливаемой хищниками за время пребывания их в наших широтах. К сожалению, мы не можем сказать ничего определенного о качественном составе пищи подорлика с момента прилета до вылупления птенцов*.

После вылета птенцов пищевая активность подорликов вряд ли существенно изменяется, чего нельзя сказать о других сторонах взаимоотношений этих хищников с их жертвами. Открытие осенней охоты в первой декаде августа вносит в эти отношения весьма существенные коррективы, оценить которые полностью не представляется возможным. Прежде всего, с началом охоты появляется большое количество подранков, которые становятся легкой добычей хищников, что, несомненно, влечет за собой ослабление воздействия со стороны подорликов на здоровую часть популяции. Вместе с тем беспрерывная

* Результаты визуальных наблюдений показывают, что из семи зарегистрированных за этот период успешных охот большого подорлика лишь в одном случае добычей явился самец чирка-трескунка, в двух — рыба и в остальных — мелкие млекопитающие, вероятнее всего — водяные крысы. Несмотря на малочисленность данных, возможно, что они достаточно близки к действительным соотношениям кормов подорлика в весенний период, т. к. во время половодья наиболее доступной и обильной добычей являются, безусловно, скапливающиеся на островах грызуны, а при спаде воды — обсыхающая в мелких озерах и лужах рыба. Конечно, нельзя сбрасывать со счетов и то обстоятельство, что уничтожение весной одной взрослой самки наносит больший ущерб популяции, чем истребление нескольких птенцов летом; однако хорошо известна меньшая осторожность и большая заметность именно самцов в течение брачного сезона, что ведет к избирательному их вылову хищниками.

Все сказанное выше в какой-то мере подтверждает предположение о незначительном, сравнительно с птенцовым периодом, воздействии подорлика на популяцию птиц весной и в начале лета.

стрельба, во-первых, делает птиц более осторожными, и, во-вторых, отпугивает самих пернатых хищников из их охотничьих участков. Наблюдения показывают, что во второй половине августа выводки подорликов начинают покидать районы гнездования, откочевывая к югу. Таким образом, контакт их с местными популяциями птиц нарушается. Выяснение же роли подорликов в жизни рассматриваемых видов во время пролета и на зимовках представляет вполне самостоятельное исследование, которое не входило в круг стоящих перед нами задач.

Итак, в свете сказанного становится очевидным, что реальное воздействие обитающих в районе исследования больших подорликов на местные популяции птиц в значительной степени сосредоточено в рамках птенцового периода. Следовательно, количественные значения этого воздействия, определенные для птенцового периода (табл. 3), будут, видимо, близки к соответствующим показателям за все время пребывания большого подорлика в районе наших исследований.

Первое, что обращает на себя внимание при просмотре последней графы табл. 3, это значительная разница в показателях степени воздействия подорлика на численность отдельных видов птиц. Эта величина колеблется от 4—5% для уток, белокрылой крачки и вороны до 0,3% для коростеля, т. е. размах колебаний превышает пятнадцать крат. В целом же, как видно из показателей последних двух строк таблицы, подорликами за весь птенцовый период уничтожается около одной сотой части поголовья всех рассматриваемых видов.

Каких-либо существенных различий в воздействии хищника на один и тот же вид в разные годы установить не удалось. Исключение составила серая ворона (см. примечание к табл. 2).

Выше были рассмотрены показатели, непосредственно определяющие степень воздействия хищника на численность жертв (см. табл. 2). Однако получение фактических данных по всем этим показателям не всегда возможно. Например, количественная характеристика питания хищника или абсолютная численность жертв могут быть получены только при длительных стационарных работах. Чаще в распоряжении исследователя имеются материалы лишь по некоторым из этих основных показателей. В этой связи представляется небезынтересным выяснить, в какой степени наличие лишь некоторых из рассмотренных ранее показателей позволяет охарактеризовать размер урона, наносимого хищником какому-либо виду жертв.

В некоторых исследованиях для характеристики вероятного воздействия хищника на численность жертв привлекаются соотношения их численности, которые могут быть получены путем относительных учетов в природе. Графическое сравнение (рис. 2) одного из подобных показателей — числа гнездящихся

Таблица 3

**ЧИСЛЕННОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПТИЦ ОПЫТНОГО УЧАСТКА
И СТЕПЕНЬ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА НИХ БОЛЬШОГО ПОДОРЛИКА
ЗА ПЕРИОД ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ (10.6—10.8)**

в 1956—57 гг.

Вид добычи	Год	Число гнездя- щихся пар		Число особей в июне		Из них уничто- жено б. подорл.	
		всего	на 1 выводок б. подор- лика	всего (Р)	на 1 подор- лика	всего (R)	в % от чис- ленности в июне — сте- пень воздей- ствия (f)
Кряква . .	1956	50	12	430	35	20	5
	1957	60	12	500	30	10	2
Чирки . .	1956	130	32	1100	90	50	4
	1957	135	27	1150	70	35	3
Утиные .	1956	200	50	1700	140	70	4
	1957	200	40	1700	100	65	4
Крачка бе- локрылая	1956	40	10	180	15	5	3
	1957	90	18	400	20	15	4
Крачка чер- ная . . .	1956	180	45	720	60	—	—
	1957	250	50	1000	60	30	3
Перепел .	1956	260	52	2100	180	—	—
	1957	220	36	1800	110	10	0,5
Коростель	1956	1200	300	8500	700	30	0,3
	1957	1200	240	8500	550	25	0,3
Чибис . .	1956	120	30	620	50	—	—
	1957	120	24	620	40	5	1
Серая воро- на	1956	100	25	600	50	5	1
	1957	60	12	120	8	5	4
Итого	1956	2100	560	14400	1300	100	0,7
	1957	2140	460	14100	1000	155	1,1

пар жертв, приходящихся на одну пару хищника (табл. 3, графа 2) — с величинами степени воздействия последнего на те же виды жертв свидетельствует об отсутствии четкой линей-

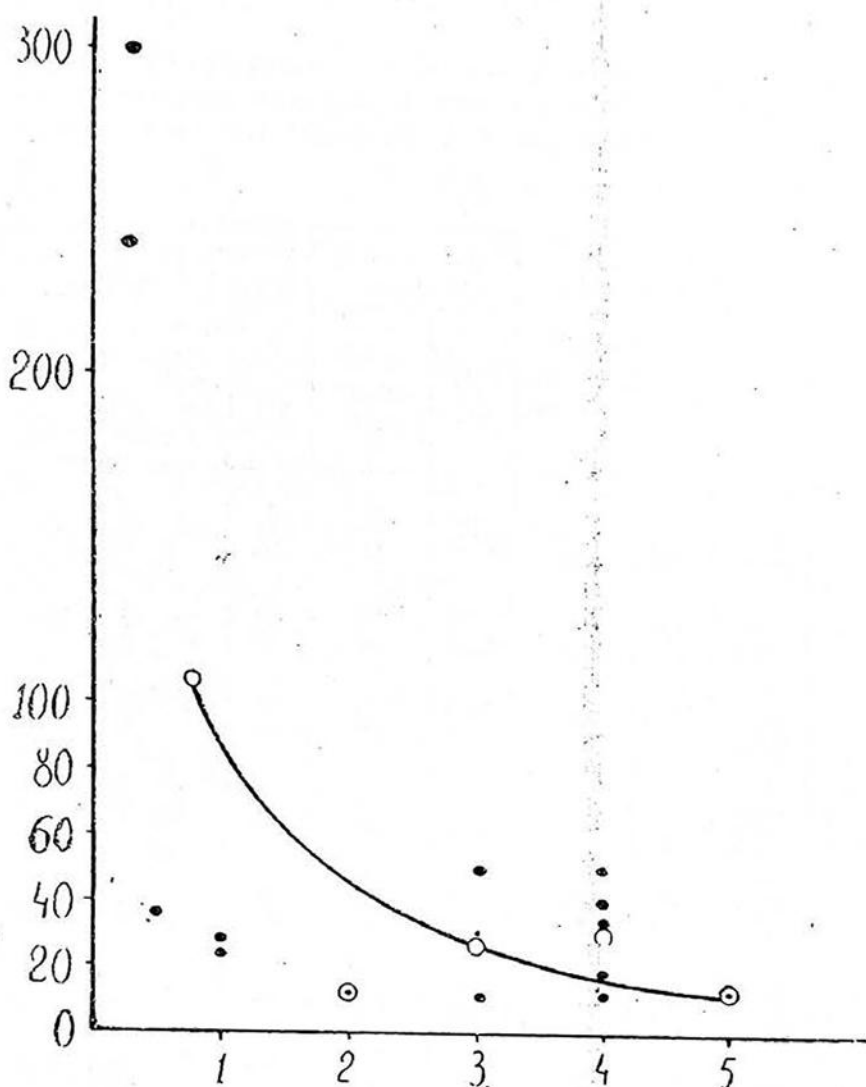


Рис. 2. Кривая зависимости степени воздействия большого подорлика на численность некоторых жертв от соотношения числа гнездящихся пар хищника и жертв.

По вертикали — число гнездящихся пар птиц-жертв, приходящиеся на одну пару хищника. По горизонтали — показатели степени воздействия подорлика на численность тех же видов жертв.

ной зависимости между ними. Полученная усредненная кривая выражает лишь в самой общей форме тенденцию величины f к уменьшению при увеличении числа гнездящихся пар жертв, приходящихся на одну пару хищников.

Сходная картина наблюдается при сравнении соотношения числа не только гнездящихся пар, но также и особей хищников и жертв (табл. 3, графа 4) с показателями степени воздействия.

Результаты проведенного анализа не позволяют нам считать соотношение численности хищников и жертв достаточно надежным показателем для характеристики не только абсолютной, но даже сравнительной степени «давления» хищника на разные виды животных. Априори можно полагать, что существенную роль в изменениях рассматриваемой величины будет также играть наличие или отсутствие избирательности хищника по отношению к отдельным видам жертв. Тогда теоретически есть все основания считать, что при условии, когда избирательность хищника по отношению к одному какому либо виду выражается во всех случаях (например, в разные годы на одном участке или в различных районах исследования) более или менее постоянной величиной, сравнение соотношений численности подобной пары хищник — жертва будет в какой-то мере отражать степень хищничества первого в популяциях рассматриваемого вида. Случай с серой вороной (табл. 3) иллюстрирует сказанное, хотя, конечно, для подтверждения выдвинутого положения необходимо дальнейшее накопление материала.

Предполагаемое значение избирательности хищника в изменениях численности жертв заставляет нас более внимательно рассмотреть этот показатель. Под избирательностью или выборочностью питания хищника в биологической, главным образом ихтиологической, литературе (Шорыгин А. А., 1939, 1952; Гаевская Н. С., 1948; Ивлев В. С., 1955) понимается способность хищника к поеданию животных в иной пропорции, чем они представлены в природе. В свою очередь, величина выборочности определяется индексом избирательной способности, т. е. отношением процентного значения особей того или иного вида в добыче хищника к процентному значению его в окружающей среде. Отсутствие избирательности свидетельствует о том, что данный вид поедается хищником пропорционально его численности в природе. Положительная избирательность указывает на предпочтение соответствующего вида, что обусловлено либо его большей доступностью, либо высокими пищевыми достоинствами «с точки зрения» хищника. Наконец, отрицательная избирательность говорит о том, что хищник в какой-то мере избегает вылавливать особей данного вида или последний достаточно хорошо от него защищен.

В наших предыдущих работах для вычисления индекса избирательной способности мы пользовались формулой Шорыгина ($E = \frac{r}{p}$). Недостатком такого метода исчисления является несравнимость величин предпочтительности (положи-

тельная избирательность) и избегания (отрицательная избирательность), поскольку они имеют разные масштабы абсолютных значений: первая выражается числами от 1 до $+\infty$, а вторая — от 1 до 0. Более наглядные числа получаются при использовании примененной в настоящей статье формулы Ивлева:

$$E = \frac{r - p}{r + p} \quad (IV)$$

где E — индекс избирательной способности, p — относительное значение данного вида птиц в природе (в % от общего числа рассматриваемых видов), r — относительное значение данного вида птиц в питании хищника. В этом случае отсутствие избирательности характеризуется числом 0, предпочитаемость положительными (от 0 до +1), а сходная степень избегания — отрицательными (от 0 до -1) величинами одинакового масштаба их абсолютных значений. Так, избирательность подорлика по отношению к коростелю и крякве в 1956 г., рассчитанная по формуле Шорыгина, будет равна 4,1 и 0,3, а по формуле Ивлева — +0,6 и -0,5. На наш взгляд, последняя пара показателей более сравнима, чем первая, отражает действительное отношение хищника к двум видам жертв.

Из определения понятия избирательности видно, что последняя может быть вычислена без использования абсолютных данных по численности жертв в природе и в рационе хищника; для этого достаточно знания относительных значений указанных показателей. Становится очевидной меньшая трудоемкость получения исходных данных для определения избирательности, чем для вычисления степени воздействия хищника, поскольку методы относительных учетов животных разработаны лучше, чем абсолютных, да и спектр питания хищника вычислить значительно проще, чем определить количественный состав его пищи.

Из формулы IV видно, что величина избирательности будет зависеть, кроме всего прочего, и от числа видов, по отношению к которым она определялась. В большинстве известных нам гидробиологических работ выборочность определяется по отношению ко всем видам, добываемым исследуемым хищником, хотя, вероятно, правильнее было бы учитывать при этом также численность животных, по своим размерам могущих стать жертвами данного хищника, но по каким-то причинам не поедаемых им. Однако неизбежный элемент субъективности при определении круга вероятных жертв хищника, видимо, исключает возможность сравнения результатов, полученных разными исследователями. В некоторых экспериментальных работах (Грезе Б. С., 1939; Ивлев В. С., 1955) избирательность определяется лишь в пределах какой-то группы

искусственно выбранных видов, а не для всех жертв данного хищника.

Двойное понимание выборочности разными исследователями вынудило нас разграничить понятия общей избирательности, характеризующей отношения хищника со всеми его жертвами в определенном районе, и частной избирательности, освещающей отношения его лишь с какой-то произвольно, по некоторым признакам* выбранной группой видов — жертв. Как в наших предыдущих работах по черному коршуну (Галушин В. М., 1960, 1960а), так и в настоящей статье рассматривается именно частная избирательность, так как в нашем распоряжении не имелось материалов по численности всех добываемых подорликом или коршуном животных. Однако следует отметить, что рассматриваемые виды играют, видимо, существенную роль в питании подорлика, составляя около четверти его общего и 60—70% «птичьего» рациона.

Так же как при рассмотрении величин степени воздействия, в табл. 4 обращает на себя внимание различный характер выборочности, колеблющейся в широких пределах. Для объяснения причин этого явления в каждом конкретном случае мы не располагаем достаточными материалами. Можно лишь предположить, что в основе его лежат те же причины, которые выдвигались при обсуждении вопроса о специализации большого подорлика, т. е. главным образом большая доступность таких жертв, как птенцы водоплавающих птиц и возможная недостаточная приспособленность к охоте на перепела и коростеля в густой траве.

Здесь уместно поставить вопрос о различиях между понятиями специализации в питании и избирательности, которые в некоторых работах употребляются как синонимы. Под специализацией, на наш взгляд, совершенно справедливо понимается преимущественное потребление хищником каких-либо групп кормов независимо от количества их в природе**. Выявление специализации хищника к добыванию каких-либо кормов возможно путем анализа спектра питания.

Избирательность же представляет более глубокий критерий, который позволяет уточнить: является ли подмеченное преобладание того или иного корма в пище хищника результатом сложившейся адаптированности последнего к добыванию именно этого корма

* Например, по признаку хозяйственного значения.

** Следовательно, понятие так называемой «ложной или видимой выборочности» (Осмоловская В. И., 1948, Белопольский Л. О., 1957) также целиком подходит под эту категорию.

**ЧАСТНАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ БОЛЬШОГО ПОДОРЛИКА
В РАЙОНЕ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ЗА 1956—57 гг.
ПО ОТНОШЕНИЮ К НЕКОТОРЫМ ВИДАМ ЖЕРТВ**

	Год	Соотношение количества птиц (в % %)			Индекс избира- тельной способ- ности (Е)	Степень воздей- ствия (f)
		в природе (от общего числа особей 6 видов в июне) (р)	в питании б. под- орлика			
			от числа всех особей позвоноч- ных в добыче (спектр питания)	от числа добытых особей 6 видов (г)		
Кряква . .	1956	3,0	3,8	18,1	+0,7	5
	1957	3,5	1,2	6,5	+0,3	2
Чирки . .	1956	7,6	10,3	45,6	+0,6	4
	1957	8,0	4,8	22,6	+0,4	3
Утиные . .	1956	11,8	14,1	63,7	+0,7	4
	1957	12,0	10,2	42,0	+0,6	4
Крчка бе- локрылая	1956	1,2	1,3	4,5	+0,6	3
	1957	2,8	2,4	9,7	+0,5	4
Крчка чер- ная . .	1956	5,0	—	—	—1,0	—
	1957	7,1	4,8	19,3	+0,5	3
Перепел .	1956	14,5	—	—	—1,0	—
	1957	12,7	1,8	6,5	—0,3	0,5
Коростель	1956	59,0	6,4	27,3	—0,3	0,3
	1957	60,2	4,2	16,1	—0,5	0,3
Чибис . .	1956	4,3	—	—	—1,0	—
	1957	4,4	0,6	3,2	—0,2	1
Серая воро- на . . .	1956	4,2	1,3	4,5	0,0	1
	1957	0,8	0,6	3,2	+0,6	4
Итого	1956		23,1			0,7
	1957		24,6			1,1

или, — лишь результатом обилия его в окружающей среде. То же самое можно сказать и о малой роли какого-то компонента в питании хищника.

Таким образом, специализация хищника в отношении какого-нибудь вида жертв или ее отсутствие объясняются либо численностью жертв в природе, либо избирательной способностью хищника. Отсюда очевидно, что далеко не всегда степень специализаций хищника соответствует степени его избирательности к тем же самым кормам. Сказанное можно проиллюстрировать сравнением показателей спектра питания и избирательности большого подорлика в лугах Окской поймы (табл. 4, графы 2 и 4). Статистическая обработка рассматриваемых рядов чисел * дала следующие коэффициенты корреляции: в 1956 — $+0,66$, в 1957 — $+0,24$. Полученные показатели не свидетельствуют о наличии ясно выраженной закономерной связи между рассматриваемыми рядами чисел.

К этому можно возразить, что трудно ожидать положительных результатов при сравнении показателей общего спектра питания и частной избирательности. Предвидя это, мы ввели в табл. 4 специальную графу 3, где приводятся процентные отношения рассматриваемых видов в пище подорлика, принимая общее количество особей только этих видов в рационе за 100%. В итоге получаем, если можно так выразиться, «частный спектр» питания для шерсти рассматриваемых видов жертв и сравниваем его с частной же избирательностью орла к этим видам. Результаты сравнения опять-таки свидетельствуют об отсутствии какой бы то ни было корреляции между этими двумя рядами величин: коэффициент корреляции на 1956 — $+0,68$, для 1957 г. — $+0,28$. Таким образом, приведенные данные еще раз предостерегают от применения одних только данных по питанию хищника для характеристики его избирательности.

Из сказанного видно, что продолжает стоять вопрос о том, в какой мере избирательность хищника по отношению к какому-либо животным характеризует степень его воздействия на численность этих видов. Чтобы ответить на поставленный вопрос, прежде всего сравним между собой показатели избирательности и степени воздействия (две последние колонки табл. 4). Сравнение показывает, что увеличение индекса избирательной способности всегда соответствует увеличению показателя степени воздействия. Еще четче эта зависимость выявляется после статистической обработки данных; между двумя рассматриваемыми рядами обнаруживается полная прямая корреляция (коэффициенты ее за каждый год равны $+1$). Следовательно, зная показатели выборочности, можно

* Расчеты, естественно, производились отдельно для каждого года.

с полной уверенностью сказать: какие из видов жертв испытывают большую, а какие меньшую степень давления со стороны хищника. Если же все виды жертв расположить в порядке ослабления избирательности по отношению к ним, то можно со всей определенностью утверждать, что степень воздействия хищника на эти виды будет уменьшаться в точно таком же порядке. Само собой разумеется, что располагая только значениями избирательности, невозможно ничего сказать об абсолютных размерах степени воздействия рассматриваемого хищника на популяции его жертв.

Как видно, полнота характеристики воздействия хищника на жертв зависит от объема и трудоемкости выполненных исследований. Действительно, сравнительно легко получаемые даже в экспедиционных условиях данные по соотношению численности хищников и жертв, так же как и определение спектра питания хищника, могут лишь в самой общей форме отразить различия в воздействии последнего на популяции животных. Довольно точное относительное значение давления хищника на разные виды можно получить уже путем относительных учетов численности жертв в природе и в рационе хищника. Наконец, процент, изымаемый хищником из популяции того или иного вида, может быть определен на основе наиболее трудоемких учетов абсолютной численности жертв и хищников в природе и сбора полных количественных материалов по питанию последних.

Выше рассматривались вопросы определения количественных показателей воздействия большого подорлика на численность некоторых видов птиц. Еще сложнее дать оценку биологической значимости полученных результатов, т. е. установить, как влияет та или иная степень воздействия хищника на состояние популяции подвергающегося нападению животного, на его динамику численности и т. д. Для получения ответов на поставленные вопросы, видимо, недостаточно располагать приведенными выше показателями. Последние можно рассматривать лишь как один из важнейших компонентов в сложной цепи факторов, характеризующих взаимоотношения хищника и жертв и их изменения во времени и пространстве. Причем главнейшим, по нашему мнению, условием успешности подобного глубокого исследования будет являться именно количественная оценка влияния любых факторов, воздействующих на популяции жертв. Мы не располагаем в настоящее время материалами, вполне достаточными для разрешения этой задачи, поэтому ниже приводятся лишь предварительные соображения по существу вопроса о биологическом и, в какой-то мере, хозяйственном значении показателей степени воздействия большого подорлика на численность некоторых птиц.

В уже опубликованных итогах наших исследований по черному коршуну (Галушин В. М., 1960а) приведена система

балльной оценки степени воздействия хищников на численность их жертв. Очевидно, что эта система (табл. 5) в известной мере субъективна. Но и в настоящем своем виде она позволяет классифицировать объем урона, наносимого хищником отдельным группам жертв, что, в свою очередь, облегчает сравнимость полученных показателей с результатом других сходных исследований.

Таблица 5

**БАЛЛЬНАЯ ШКАЛА ОЦЕНКИ СТЕПЕНИ ВОЗДЕЙСТВИЯ
ХИЩНИКОВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ИХ ЖЕРТВ**

Балл	Оценка воздействия	Численный показатель степени воздействия
I	Ничтожное	менее 1%
II	Слабое	1—10%
III	Незначительное	11—20%
IV	Сильное	21—50%
V	Очень сильное	Свыше 50 %

Исходя из шкалы, большинство рассматриваемых видов животных испытывает со стороны подорлика слабое, — а такие многочисленные в пойме виды, как перепел и коростель, даже ничтожное воздействие.

Одним из путей выяснения роли какого-либо хищника в жизни популяции животных является определение его значения в ряду других факторов, воздействующих на численность этих популяций. Поскольку рассмотрение влияния всего сложнейшего комплекса биотических и абиотических факторов не входит в нашу задачу, ограничимся некоторыми суждениями, правда весьма ориентировочными, о роли хищничества со стороны других врагов рассматриваемых птиц, а также и деятельности человека.

Из сопоставления показателей воздействия на популяции птиц, оказываемого большим подорликом и коршуном (табл. 6), явствует, что первый оказывает на численность данных видов птиц вдвое меньшее давление, чем значительно более многочисленный в этом районе коршун. Вместе с тем следует учесть существенные различия в характере питания и, особенно, в способах добычи корма этих двух видов хищников. Есть все основания предполагать, что значительную часть добычи коршуна составляли мертвые или больные и сильно травмированные животные. С учетом высказанных соображений можно думать, что реальные размеры ущерба, наносимого популяциям рассматриваемых видов коршуном, не будет существенно отличаться от результатов воздействия большого подорлика.

Таблица 6

**ПОКАЗАТЕЛИ ВОЗДЕЙСТВИЯ КОРШУНА И БОЛЬШОГО ПОД-
ОРЛИКА НА ЧИСЛЕННОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ ПОЙМЫ РЕК
ОКИ И ПРЫ В 1956 г. ***

(в процентах изъятия из популяций жертв)

Хищники	Ж е р т в ы						
	Утиные	Кряква	Цирки	Крячка бе- локрылая	Перепел	Коростель	Серая ворона
Коршун Большой подорлик	10 4	8 5	10 4	5 3	4 —	2 0,3	2 1

* В предшествующей нашей работе (Галушин В. М., 1960) рассматривалось воздействие коршуна на луговых птиц только в пределах охранной зоны; поэтому в таблице произведен, с учетом численности хищника, соответствующий перерасчет на весь опытный участок.

Кроме подорлика и коршуна, в лугах опытного участка охотилась пара орланов-белохвостов и пара луговых луней. Охотничий же участок гнездящегося в западной части заповедника ястреба-тетеревятника, как показали визуальные наблюдения, большей своей частью располагается в пределах леса. Детальный анализ степени воздействия этих немногочисленных хищников еще не выполнен, но предварительные подсчеты показывают, что оно в сумме не превышает 2%, т. е. почти ничтожно.

В этом аспекте гораздо более пристального внимания заслуживает деятельность серой вороны. Специальными исследованиями в районе Окского заповедника (Теплов В. П., Туров И. С., 1956; Туров И. С., 1958; Шкатулова А. П., 1958а) было установлено, что интенсивное уничтожение серой вороной яиц промысловых птиц не менее чем на 20% сокращает численность их возможного приплода. Таким образом, ворона в условиях заповедника более существенно воздействует на численность утиных, чем коршун и подорлик вместе взятые. Немалую «помощь» вороне оказывает и человек, намеренно или случайно вспугивая насиживающих уток и куликов с их гнезд и тем самым указывая воронам местоположение последних. Особенно большой вред наносит пасущийся домашний скот и охраняющие его собаки *. В последние годы пребыва-

* Г. А. Михельсон и Г. Т. Леиниш (1959) указывают, что после прекращения сенокоса и выпаса скота на одном из островов оз. Энгуре (Латвия) численность гнездящихся там уток увеличилась в 5—8 раз.

ние собак в пределах охранной зоны запрещено, что, как указывает Я. В. Сапетин (1959), явилось одним из факторов стабилизации поголовья утиных. Тот же автор указывает ряд других причин снижения численности утиных (а следовательно и гнездящихся в сходных условиях других луговых птиц) в гнездовой период. Из них наиболее существенное значение имеют браконьерство, ранние сенокосы, а также уничтожение утят лисицей, численность которой в районе заповедника весьма высока (Теплов В. П., 1957), и енотовидной собакой.

Таковы важнейшие биотические факторы смертности луговых птиц. Следует еще иметь в виду, что мы совсем не касаемся роли эпидемиологического, а также абиотических факторов среды, хотя имеются указания (Карташев Н. Н., Теплов В. П., 1958) о влиянии на численность уток в районе заповедника такого фактора, как высота весеннего паводка.

Достаточно полно учесть значение всех перечисленных факторов в настоящее время не представляется возможным, однако воздействие серой вороны и обилие других причин сокращения количества луговых птиц и, в первую очередь, их птенцов, подтверждает предположение о несущественной роли охотничьей деятельности пернатых хищников в изменениях численности рассматриваемых видов.

В заключение остановимся еще на одном моменте, весьма важном для понимания биологической значимости воздействия хищника на численность жертв. Вот уже на протяжении более полувека высказываются (Кожевников Г. А., 1911; Brinkmann A., 1926; Бутурлин С. А., 1928; Северцов С. А., 1940; Errington P. L., 1946; Дементьев Г. П., 1948; Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954; Groves H., 1956; Schimenz H., 1959 и мн. др.) и подтверждаются рядом исследователей (Тарасов П. П., 1944; Безрукова М. И., Линник Т. Г., 1944; Фолитарек С. С., 1948; Rudebeck G., 1950—51; Лаврова М. Я., Карасева Е. В., 1956; Карасева Е. В., Герман А. Л., Коренберг Э. И., 1957) соображения о наличии у пернатых хищников избирательности не только в отношении видов жертв, но и в отношении отдельных их особей. Было доказано, особенно на примере взаимоотношений хищных птиц и грызунов, что добычей хищников чаще всего становятся больные, ослабленные или имеющие физические недостатки особи, которые, естественно, менее подвижны, а следовательно, более уязвимы для хищников, чем вполне здоровые полноценные животные. Логично предположить, что и при поимке хищником здоровых особей они были либо менее осторожны, чем их соседи, либо их реакция на внешние раздражители была слишком медленной. Следовательно, в этих случаях уничтожались особи, обладающие признаками, закрепление которых вряд ли целесообразно для процветания вида.

Вместе с тем очевидно, что именно пернатые хищники, охотясь в условиях открытого ландшафта, имеют при облете наибольшее возможности для такой селективной деятельности. В этом отношении охота наземных хищников, руководствующихся главным образом обонянием, создает более равномерную угрозу как для здоровых, так и для больных птиц, в частности птенцов. Еще меньше избирательности в хищничестве серой вороны, с одинаковым успехом уничтожающей и будущие «болтуны» и яйца, из которых вывелись бы впоследствии как жизнеспособные, так и ослабленные птенцы. Примерно то же самое можно сказать о влиянии сенокоса и выпаса скота.

Подводя итог сказанному выше, следует отметить, что, исходя из особенностей экологии, можно считать вполне реальной, хотя еще не доказанной в наших условиях, положительную избирательность пернатых хищников в отношении нежизнеспособных, а зачастую даже вредных для популяции (например, носителей болезнетворного начала) особей добываемых животных.

Все сказанное заставляет более внимательно подходить к оценке биологического значения показателей смертности рассматриваемых видов, обусловленной деятельностью пернатых хищников и, в частности, большого подорлика. В целом, сопоставив все изложенные факты и соображения, мы склонны считать, что деятельность большого подорлика в районе наших исследований не только не наносит существенного ущерба численности интересующих нас видов птиц, но, возможно, является фактором, способствующим формированию их наиболее жизнеспособных популяций.

Выводы

1. Одним из наиболее объективных показателей, характеризующих количественную сторону взаимоотношений хищников и жертв, является степень воздействия, выраженная частью популяции видов-жертв, уничтоженной данными хищниками в каком-либо районе за определенный отрезок времени.

2. За время наших исследований (1956—1957 гг.) в районе Окского заповедника на площади ~ 32600 га зарегистрировано 9 ежегодно гнездящихся пар большого подорлика. Из них в ближайших окрестностях опытного участка (~ 8700 га пойменных лугов поймы р.р. Оки и Пры) начинало гнездиться по 6 пар, но, из-за частичной гибели гнезд, в течение птенцового периода на лугах охотилось лишь 4 (1956 г.) и 5 (1957 г.) пар подорликов.

3. При общей довольно широкой полифагии подорлика выявлено очевидное предпочтение им водяной крысы и птенцов водоплавающих птиц. Анализ остатков пищи, сопоставленный с частотой приноса пищи к гнезду, позволил установить, что

один выводок подорликов в течение 60 дней птенцового периода (10.6—10.8) съедает примерно 130 животных. Всеми подорликами, получающими корм с опытного участка лугов, в 1956 г. было добыто 500, а в 1957 — 600 особей позвоночных. При этом около 30% добычи составляли рассматриваемые виды птиц, в том числе более 10% (70 и 65 особей за годы исследований) — утиные и около 5% (30 и 25 особей) — коростель.

4. Максимальная (июньская) численность рассматриваемых птиц в пределах опытного участка за эти годы составила примерно 14000 экземпляров, из которых около 1700 приходится на утиных и ~ 8500 — на коростеля. Численность остальных видов: перепела, болотных крачек, чибиса, серой вороны — колебалась от 2000 до 120 экземпляров.

5. За время выкармливания птенцов, т. е. за период наиболее интенсивного хищничества, популяция подорликов, охотящихся на лугах опытного участка, снижает численность каждого из обитающих там видов птиц не более чем на 5%. Для рассматриваемых видов от 5 до 0,3%, в среднем около 1%. Наибольшее воздействие оказывается на уток — 4% и крачек — 3%; наименьшее на коростеля — 0,3% и перепела — 0,5%. Заметные различия в показателях степени воздействия за разные годы почти отсутствуют; исключение составляет лишь серая ворона, численность которой резко упала в 1957 г.

6. Избирательность подорлика, хотя и не свидетельствует об абсолютных размерах урона, наносимого хищником разным видам жертв, но совершенно точно отражает относительные значения его для этих видов.

7. Специализация хищника, определенная только на основе показателей спектра его питания, отнюдь не всегда определяет истинные размеры ущерба, наносимого хищником отдельным видам животных.

8. Соотношение численности хищников и их жертв, видимо, характеризует в самой общей форме избирательную деятельность первых по отношению к одним и тем же видам животных в разных районах.

9. Сравнение роли большого подорлика со значением других факторов смертности и вероятная селективная деятельность его в отношении больных и неполноценных особей позволяют полагать, что этот хищник в районе наших исследований не оказывает сколько-нибудь существенного влияния на изменения численности рассматриваемых видов птиц.

ЛИТЕРАТУРА

Безрукова М. И., Линник Т. Г. Гнезда хищных птиц как места концентрации чумного вируса в природе. Известия Иркутского противочумного института Сибири и Дальнего Востока, т. 5, 1944.

Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. Изд. АН СССР. 1957.

Бутурлин С. А. Охрана природы и охота. Охрана природы, № 1. 1928.

Гаевская Н. С. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. Сборник «Памяти акад. С. А. Зернова». 1948.

Галушин В. М. Количественная оценка воздействия черного коршуна на численности чирка-трескунка и коростеля в Окском заповеднике. Вторая Всесоюзная орнитол. конф., Тезисы докладов, 2, 1959.

Галушин В. М. Показатели воздействия пернатых хищников на численность их жертв. Доклады АН СССР, т. 132, № 4, 1960.

Галушин В. М. Количественная оценка воздействия коршуна на численность птиц Окской поймы. Орнитология, вып. 3, 1960а.

Голодушко Б. З. О роли хищных птиц в лесах Беловежской пуши. Вторая Всесоюзная орнитол. конф., Тезисы докладов, 2, 1959.

Голодушко Б. З. Значение «территории» в жизни хищных птиц Беловежской пуши. Четвертая Прибалтийская орнитол. конф., Тезисы докладов, Рига. 1960.

Грезе Б. С. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком. Известия ВНИИОРХ, т. 21. 1939.

Дементьев Г. П. Практическое значение хищных птиц. Охрана природы, № 2. 1948.

Дементьев Г. П. Отряд хищные птицы. Птицы Советского Союза, т. II. 1951.

Дучиц В. Н. К изучению орнитофауны верховых и низинных болот Белорусской ССР. Четвертая Прибалтийская орнитол. конф., Тезисы докладов, Рига. 1960.

Жарков И. В., Теплов В. П. Материалы по питанию хищных птиц Татарской республики. Работы Волжско-Камской зональной охотн.-промысл. биол. станции, вып. 2. 1932.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. 1955.

Исаков Ю. А., Раслопов М. П. Материалы по экологии водоплавающих птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища. Труды Дарвинского заповедника, вып. 1. 1949.

Карасева Е. В., Герман А. Л., Коренберг Э. И. Питание полевого луна и его роль в течении безжелтушного лептоспироза на популяции полевки-экономки. Бюллетень МОИП, отд. биолог., т. 62, вып. 1. 1957.

Карлович В. Н., Соловьева-Волынская Т. Н., Шехт И. Н. К экологии болотных крачек поймы среднего течения реки Оки. Труды Окского заповедника, вып. 2, Работы Окской орнитол. станции, 1. 1958.

Карташев Н. Н., Теплов В. П. К вопросу о роли весеннего паводка в экологии водоплавающих птиц. Труды Окского заповедника, вып. 2, Работы Окской орнитол. станции, II. 1958.

Кожевников Г. А. О заповедных участках. Труды 2-го Всероссийского съезда охотников, ч. 2. 1911.

Кучин А. К биологии большого подорлика в Бийской лесостепи. Вторая Всесоюзная орнитол. конференция, Тезисы докладов, 3. 1959.

Лаврова М. Я., Карасева Е. В. Деятельность хищных птиц и население обыкновенной полевки на сельскохозяйственных угодьях юга Московской области. Бюллетень МОИП, отд. биолог., т. 61, вып. 3. 1956.

Ларионов В. Ф. Особенности размножения и миграции краквы в связи с местообитанием. Зоол. журн., т. 32, вып. 1. 1953.

Лихачев Г. Н. Очерк гнездования крупных дневных хищных птиц в широколиственном лесу. Труды второй Прибалтийской орнитол. конф. 1957.

Лобачев В. С. Опыт использования хищных птиц для изучения фауны мелких наземных позвоночных. Научная конф. молодых ученых биолого-почвен. ф-та Московского ун-та, Тезисы докладов. 1960.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. 1957.
Михельсон Г. А., Ленинш Г. Т. О некоторых причинах гибели утиных гнезд на оз. Энгуре. Вторая Всесоюзная орнитол. конф., Тезисы докладов, 2. 1959.

Немцев В. В. Охотничье-промысловые водоплавающие птицы Рыбинского водохранилища и пути их хозяйственного освоения. Труды Дарвинского заповедника, вып. 3. 1956.

Новиков Г. А. Географическая изменчивость плотности населения лесных птиц в Европейской части СССР и сопредельных странах. Зоол. журн., т. 39, вып. 3. 1960.

Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. Труды ин-та географии АН СССР, т. 41. 1948.

Приклонский С. Г. Численность и питание дневных хищных птиц в Окском заповеднике. Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 9, II-я Всесоюз. орнитол. конф. 1960.

Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, тт. 3 и 4. 1951, 1953.

Сапетин Я. В. Опыт учета запасов и добычи водоплавающих птиц в охранной зоне Окского заповедника. Труды Окского заповедника, вып. 2, Работы Окской орнитол. станции, 1. 1958.

Сапетин Я. В. Материалы по численности и биологии водоплавающих птиц, как основа рационализации охотничьего хозяйства в центральных областях. Орнитология, вып. 2. 1959.

Северцов С. А. Хищник и жертва. Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», т. 2, ч. 1. 1940.

Слудский А. А. Смертность у водоплавающей дичи. Боец-охотник, № 11. 1935.

Тарасов П. П. Биологические наблюдения над хищными птицами в юго-восточной части Забайкалья. Известия Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. 5. 1944.

Теплов В. П. О значении хищных млекопитающих в различных ландшафтных зонах. Вопросы экологии, т. 2. Киев. 1957.

Тейлов В. П., Туров И. С. О значении серой вороны в пойменных охотничьих угодьях среднего течения реки Оки. Зоол. журн., т. 35, вып. 5. 1956.

Туров И. С. Наземные позвоночные поймы Волжского бассейна. Ученые записки Московского гор. педагогического ин-та им. Потемкина, т. 84, каф. зоологии, вып. 7. 1958.

Ушков С. Л. Материалы по изучению роли пернатых хищников в условиях заповедности. Труды Ильменского заповедника, вып. 4. 1949.

Фолитарек С. С. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов. Журнал общей биологии, т. 9, вып. 1. 1948.

Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. Зоол. журн., т. 13, вып. 4. 1934.

Шкатулова А. П. Сезонные и годовые изменения численности серой вороны в Окской пойме. Труды Окского заповедника, вып. 2, Работы Окской орнитол. станции, 1. 1958.

Шкатулова А. П. Состав кормов и хозяйственное значение серой вороны в Окском заповеднике. Ученые записки Московского гор. педагогического ин-та им. Потемкина, т. 84, каф. зоологии, вып. 7. 1958а.

Шорыгин А. А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. Зоол. журн., т. 18, вып. 1. 1939.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат. 1952.

Янушевич А. И., Золотарева О. С. Водоплавающая дичь Барабы. Новосибирск. 1947.

Ястребов К. К. вопросу о снижении численности водоплавающей дичи. Охота и охотничье хозяйство, № 11. 1959.

- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. 1957.
- Михельсон Г. А., Ленинский Г. Т. О некоторых причинах гибели утиных гнезд на оз. Энгуре. Вторая Всесоюзная орнитол. конф., Тезисы докладов, 2. 1959.
- Немцев В. В. Охотничье-промысловые водоплавающие птицы Рыбинского водохранилища и пути их хозяйственного освоения. Труды Дарвинского заповедника, вып. 3. 1956.
- Новиков Г. А. Географическая изменчивость плотности населения лесных птиц в Европейской части СССР и сопредельных странах. Зоол. журн., т. 39, вып. 3. 1960.
- Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. Труды ин-та географии АН СССР, т. 41. 1948.
- Приклонский С. Г. Численность и питание дневных хищных птиц в Окском заповеднике. Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 9, II-я Всесоюз. орнитол. конф. 1960.
- Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Деметьева и Н. А. Гладкова, тт. 3 и 4. 1951, 1953.
- Сапетин Я. В. Опыт учета запасов и добычи водоплавающих птиц в охранной зоне Окского заповедника. Труды Окского заповедника, вып. 2, Работы Окской орнитол. станции, 1. 1958.
- Сапетин Я. В. Материалы по численности и биологии водоплавающих птиц, как основа рационализации охотничьего хозяйства в центральных областях. Орнитология, вып. 2. 1959.
- Северцов С. А. Хищник и жертва. Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова», т. 2, ч. 1. 1940.
- Слудский А. А. Смертность у водоплавающей дичи. Боец-охотник, № 11. 1935.
- Тарасов П. П. Биологические наблюдения над хищными птицами в юго-восточной части Забайкалья. Известия Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, т. 5. 1944.
- Теплов В. П. О значении хищных млекопитающих в различных ландшафтных зонах. Вопросы экологии, т. 2. Киев. 1957.
- Тейлов В. П., Туров И. С. О значении серой вороны в пойменных охотничьих угодьях среднего течения реки Оки. Зоол. журн., т. 35, вып. 5. 1956.
- Туров И. С. Наземные позвоночные поймы Волжского бассейна. Ученые записки Московского гор. педагогического ин-та им. Потемкина, т. 84, каф. зоологии, вып. 7. 1958.
- Ушков С. Л. Материалы по изучению роли пернатых хищников в условиях заповедности. Труды Ильменского заповедника, вып. 4. 1949.
- Фолитарек С. С. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов. Журнал общей биологии, т. 9, вып. 1. 1948.
- Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. Зоол. журн., т. 13, вып. 4. 1934.
- Шкатулова А. П. Сезонные и годовые изменения численности серой вороны в Окской пойме. Труды Окского заповедника, вып. 2, Работы Окской орнитол. станции, 1. 1958.
- Шкатулова А. П. Состав кормов и хозяйственное значение серой вороны в Окском заповеднике. Ученые записки Московского гор. педагогического ин-та им. Потемкина, т. 84, каф. зоологии, вып. 7. 1958а.
- Шорыгин А. А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. Зоол. журн., т. 18, вып. 1. 1939.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат. 1952.
- Янушевский А. И., Золотарева О. С. Водоплавающая дичь Барабы. Новосибирск. 1947.
- Ястребов К. К вопросу о снижении численности водоплавающей дичи. Охота и охотничье хозяйство, № 11. 1959.

- Andrewartha H. G., Birch L. C. The distribution and abundances of animals. Univ. Chicago. 1954.
- Brinkmann A. Coccidiosen hos liripen. Bergens Museum Aarbok, Balis M. Drava perinata zver. Bratislava. 1956.
- Naturvid raekk, N 9. 1926.
- Brüll H. Studien über die Bedeutung des Habichts im Niederwildrevier. Zeitschrift f. Jagdwissenschaft, 2, N 3. 1956.
- Craighead J. J., Craighead F. C. Hawks, owls and wildlife. Washington. 1956.
- Errington P. L. Predation and vertebrate populations. Quart. rev. biol., 21. 1946.
- Errington P. L., Hamerstrom F., Hamerstrom F. N. The great horned owl and its prey in North-Central United States. Iowa. 1940.
- Groves H. No need for extinction. Canadian Nature, 18, N 2. 1956.
- Hamerstrom F. The influence of a hawk's appetite on mobbing. Condor, 59. 1957.
- Odum E. Fundamentals of ecology. Philadelphia—London. 1954.
- Rudebeck G. The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. Oikos, vv. 2, 3. 1950—1951.
- Sciemenz H. Schutz den Greivögeln und Eulen. Falke, N 3. 1959.
- Southern H. N. Birds of prey in Britain. Georg. Mag., 27, N 1. 1954.
- Sulkava S. Kanahaukan pesimisaikaisesta ravinnosta. Suomen riista, N 10. 1956.
- Tinbergen L. De Sperwer als roofvijand van zangvogels. Ardea, 34, N 1—3, 1946.
-