

УДК 574.34;574.91

БАЛТИЙСКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ БЕЛОЩЕКОЙ КАЗАРКИ (*BRANTA LEUCOPSIS* (BECHSTEIN 1803)) В БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЕ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2022 г. С. А. Коузов^{а, *}, Э. М. Зайнагутдинова^а, А. В. Кравчук^а

^аСанкт-Петербургский государственный университет,
С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: skouзов@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2022 г.

После доработки 18.02.2022 г.

Принята к публикации 12.03.2022 г.

Белошекая казарка в середине прошлого столетия испытывала значительную депрессию численности. Усиление мер по охране вида на западноевропейских зимовках и потепление климата в Арктике вызвали в последние десятилетия 20-го века рост численности вида и расширение ареала в южном направлении от арктических островов в материковые приморские тундры. Изолированные очаги размножения белошекой казарки образовались в местах миграционных скоплений на побережьях Балтийского моря и в местах зимовки на побережьях Северного моря. Начиная с последнего десятилетия прошлого века, вид стал расселяться в бореальной зоне российского Северо-Запада. В статье на основании собственных данных авторов и анализа научной литературы подробно рассмотрены процесс появления вида на территории Ленинградской области, республики Карелия и Мурманской области, а также изменение его статуса от редкого залетного до мигрирующего и обычного, но локально распространенного гнездящегося вида. Рассматриваются особенности фенологии вида, ландшафтного и биотопического распределения и биологии размножения. Экспоненциальный рост численности вида происходит синхронно как в Арктике, так и в новых местах гнездования в бореальной и умеренной климатических зонах Европы. Предположительно на фоне воздействия изменения климата и улучшения охраны вида имеет место и активный микроэволюционный процесс, что позволяет рассматривать белошекую казарку как интересный модельный вид для различных популяционных исследований.

Ключевые слова: белошекая казарка, *Branta leucopsis*, расселение, пространственное распределение, ландшафтное предпочтение, биотопическое распределение, биология размножения, Финский залив, Ладожское озеро, Северо-Запад России

DOI: 10.31857/S0044513422120066

В последние десятилетия существенно активизировался процесс изменения природной среды. Это связано как с циклическими изменениями климата, так и с последствиями деятельности человека. Среди разных типов биотопов одними из наиболее восприимчивых к изменениям являются побережья крупных водоемов бореальной, субарктической и арктической зон. В связи с этим особый интерес вызывает изучение адаптаций водоплавающих птиц к изменениям их жизненной среды. К таким адаптациям относятся, в частности, изменения ареалов и переселения птиц в совершенно новые для них типы гнездовых ландшафтов.

Белошекая казарка на протяжении большей части 20-го века гнездилась исключительно на арктических островах: на северо-западном побережье Гренландии, на Шпицбергене, Лофотенских о-вах, Вайгаче и на южном острове архипелага

Новая Земля (Птушенко, 1952; Alsos et al., 1998; Cramp, Simmons, 1977). При этом чаще всего птицы гнездились на береговых скальных уступах (Мензбир, 1895; Птушенко, 1952).

В середине прошлого века наблюдалась очень сильная депрессия численности этого вида — в начале 50-х годов численность российской популяции белошекой казарки оценивалась всего в 10000 особей (Boyd, 1961). Затем в течение 80-х годов прошлого века произошло многократное расширение гнездовой области вида в российской части Арктики, когда поселения белошекой казарки появились в полосе континентальных морских побережий на Югорском п-ове (Минеев, 1984), в Малоземельских тундрах (Минеев, Минеев, 2004), на Тиманском берегу (Сыроечковский, 1995), п-ове Канин (Filchagov, Leonovich, 1992), а также на о-ве Колгуев (Гаврило, 1991; По-

номарева, 1991, 1992) и архипелаге Земля Франца-Иосифа (Сыроечковский, 1995). В последние десятилетия отмечены находки гнездящихся пар на Таймыре (Головнюк и др., 2015; Харитонов, 2018), а также на баренцевоморском побережье Кольского п-ова (Мельников, 2005), где теперь размножается до 100 пар казарок (Мельников, Плотников, 2017). При этом происходил экспоненциальный рост численности вида (Сыроечковский, 1995; Filchagov, Leonovich, 1992; Fox, Madsen, 2017; Ganter et al., 1999), характерный не только для популяции в целом, но и для динамики большинства новых колоний, взятых по отдельности (Мельников, Плотников, 2017; Минеев, Минеев, 2004; Glazov et al., 2021).

С начала 70-х годов прошлого века отмечается интенсивный рост численности зимующих и мигрирующих белошеких казарок в западном секторе Балтики, небольшие группы птиц стали задерживаться на побережьях Балтийского моря в летний период (Feige et al., 2008). Первый случай гнездования в регионе отмечен на небольшом острове у о-ва Готланд в 1971 г. (Larsson et al., 1988). В дальнейшем белошекая казарка появилась на гнездовании на морских островах западной Эстонии и южной Финляндии (Leito, 1996), Датского архипелага (Mortensen, Hansen, 1999; Olsen, 1992). В начале 1980-х годов гнездовые колонии казарок были обнаружены в Голландии (Meinger, van Swelm, 1994; Ouweneel, 2001; Voslamber et al., 2007), а в конце 1980-х годов — на морском побережье Германии (Кооп, 1998; Kruckenberg, Hasse, 2004). Численность колоний вида быстро росла, и в начале XXI века гнездящаяся популяция белошеких казарок в Западной Европе насчитывала 42000–55000 птиц (Voslamber et al., 2007).

Несмотря на ряд опубликованных статей по гнездованию и миграциям белошекой казарки в русской части Финского залива и на других территориях Северо-Запада России, мы полагаем, что этот вопрос освещен в литературе крайне фрагментарно. Цель данного сообщения — проследить процесс расселения вида на территории бореальной зоны Северо-Запада России, выявить основные особенности миграций, распределения и биологии размножающихся птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Данные, представленные в статье, получены в результате многолетних исследований морских птиц восточной части Финского залива, проводившихся авторами и другими сотрудниками Санкт-Петербургского университета, Зоологического института РАН и Балтийского Фонда Природы в период с 1987 по 2021 г. Исследовательскими экспедициями были охвачены Сойкинский и Кургальский полуострова, архипелага Сескар, Виргины, Долгий Риф, Долгий Камень, Большой

Фискар, острова Мощный, Малый, Вигрунд, Готланд, Родшер, Малый и Большой Тютерс, Сомерс, Нерва, Рябинник, Малый Фискар, Гусиный, Стоглаз, банки Хитоматала, Кургальский риф, Тисколовский риф, Вигрунд, Вестгрунд и Виккала (рис. 1).

Следует отметить, что до конца 80-х годов прошлого века на всех этих территориях существовал строгий пограничный режим, препятствовавший проведению орнитологических исследований. Благодаря этому режиму, местные экосистемы не подвергались негативному антропогенному воздействию (отсутствовали фактор беспокойства и прямое преследование), т.е. условия гнездования птиц были близки к заповедным.

На Кургальском п-ове исследования проводились в 1987–1999 и 2005–2021 гг. В летнее время здесь велись подробные учеты гнездящихся птиц и выводков на прибрежных островах и модельных участках побережья (обычно не менее трех учетов за сезон). В периоды весенних и осенних миграций проводились наблюдения за пролетом: в 1994–1996 и 2007–2008 гг. — стационарно в апреле–мае и в сентябре–октябре, в остальные годы — на кратких 3–5-дневных выездах 3–4 раза в месяц.

Первые сведения о птицах островов Финского залива получены в результате кратковременных экспедиций БИНИИ в 1991–1992 и 1994–1995 гг. (Бузун, 1997; Носков и др., 1993; Иовченко и др., 2002). В 2005–2008 гг. стационарные обследования гнездящихся и мигрирующих птиц проводились Рычковой (2010) на о-ве Сескар и на о-ве Большой Фискар (Kouzov et al., 2018).

На остальных участках акватории Финского залива исследования продолжались в рамках судовых экспедиций с кратковременными высадками на острова. В 2005–2006 гг. эти исследования проводились экспедициями БИНИИ. В 2010–2014 гг. судовые учеты гнездящихся птиц осуществлялись двумя экспедиционными отрядами, организованными Балтийским Фондом Природы и СПбГУ. В эти годы обычно проводилось по 3 экспедиционных учета. Каждый такой учет продолжался в течение 6–12 дней в период с конца мая до конца июля, при этом учетом были охвачены все островные районы восточной части Финского залива. В 2015 г. в период с 19 мая по 25 июня осуществлено 3 экспедиции длительностью от 3 до 14 дней, охватывавших острова у северного побережья Финского залива, о. Большой Тютерс и арх. Сескар. В 2016 г. в период с 28 мая по 31 июня осуществлено 2 экспедиции на острова Мощный, Вигрунд, Малый Тютерс, архипелаг Виргины, Родшер. В 2017–2021 гг. судовые учеты осуществлялись по аналогичной схеме. В репродуктивный сезон совершалось 2 повторных судовых учета длительностью 10–12 дней. Один из них

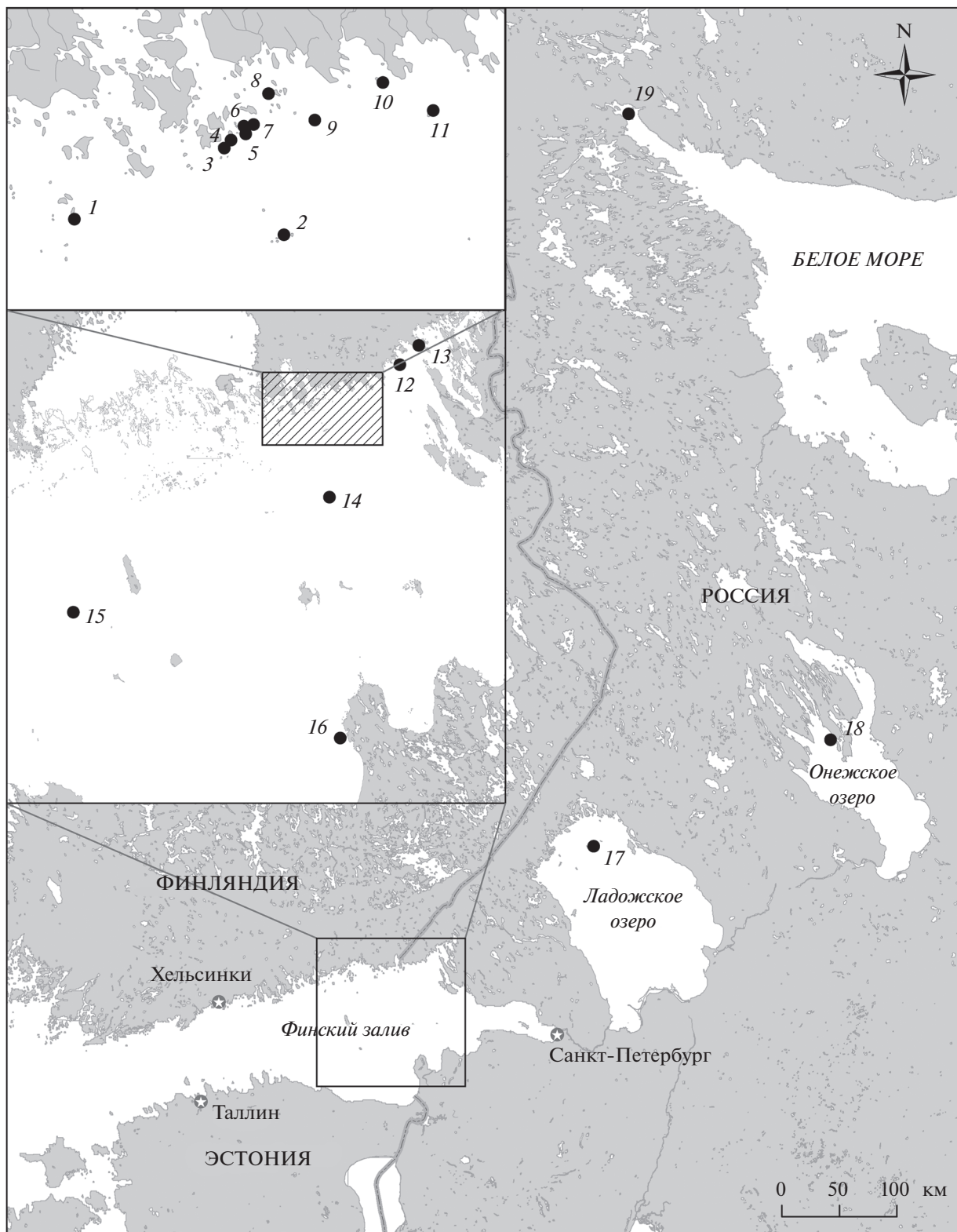


Рис. 1. Карта района исследований с указанием мест гнездования белошеких казарок в регионе (черные кружки): 1 – о-в Долгий Риф, 2 – арх. Большой Фискар, 3 – о-в Западный Гребень, 4 – о-в Восточный Гребень, 5 – о-в Каменная Земля, 6 – о-в Галочий, 7 – Малая Отмель, 8 – арх. Толскери, 9 – о-в Рябинник, 10 – о-в Туман, 11 – о-в Малый Фискар, 12 – о-в Гусиный, 13 – о-в Стоглаз, 14 – о-в Нерва, 15 – о-в Родшер, 16 – о-в Реймосар, 17 – Валаамский арх., 18 – о-в Дедова Плешь в Кижских шхерах, 19 – луда Центральная Северного архипелага Кандалакшского залива Белого моря.

проводился в конце мая—начале июня, второй — в конце июня—начале июля.

Во время высадок на острова проводили учеты гнезд, выводков и не размножающихся птиц. На небольших островах площадью от 1 до 12 га осуществляли тотальный учет при движении плотным зигзагом, на крупных островах (Большой и Малый Тютерс, Мощный, Малый) подробно обследовали только береговую полосу. Найденные гнезда с кладками описывали по стандартным методикам, производили замеры яиц, сроки откладки яиц определяли по результатам водного теста.

На открытой акватории и около островов миграции изучали во время 4–8-дневных судовых учетов в сентябре–октябре в 2010 и в 2012–2016 гг. Всего проведено 17 таких учетов. Весенние миграции над открытым морем изучали на маршрутах во второй половине мая одновременно с учетами гнездящихся птиц на островах.

В работе использованы 25-кратный бинокль, 100-кратная подзорная труба, фотоаппараты Nikon D90 и Nikon D7200 с объективами Nikkor 300:4 AF-S и Sigma 170-500:5.6-6.4.

Для сравнения величин кладок и яиц казарок, гнездящихся в восточной части Финского залива (поздние и ранние кладки), использовался *t*-критерий Стьюдента, вычисленный в программе Statsoft Statistica (Statsoft Statistica, 2011). Для сравнения величин кладок, обследованных нами, и кладок казарок в Арктике (литературные данные) использовался *t*-критерий, вычисленный не на основе выборок, а по формуле (Лакин, 1990) на основе средних и стандартных отклонений (поскольку более подробные данные по Арктике нам недоступны).

РЕЗУЛЬТАТЫ

История расселения и динамика численности вида в регионе

На протяжении всего периода орнитологических исследований вплоть до конца 80-х годов прошлого века белошекая казарка была крайне редким пролетным видом на территории Ленинградской обл. и Карелии (Мальчевский, Пукинский, 1983; Нейфельдт, 1970; Putkonen, 1940). В Архангельской обл. в середине 20-го века белошекая казарка на пролете также почти не наблюдалась (Белопольский, 1956). Однако уже с 1960-х годов интенсивные осенние миграции вида стали отмечать на различных участках у побережья Белого моря: в горле Белого моря, на восточном берегу Онежского п-ова (Кишинский, 1979) и на юго-западном берегу Онежского залива (Кумари, 1963).

Значительное увеличение численности белошекой казарки на пролете в восточной части

Финского залива началось в конце 80-х годов прошлого века (Бубырева и др., 1993; Коузов, 1995). В следующем десятилетии она стала здесь многочисленным мигрантом (Бунун, 1998; Коузов, 1995; Kontiokorpi, Rusanen, 2014; Васильева, 2001). В эти годы массовые весенние миграционные стоянки белошекой казарки стали образовываться в окрестностях г. Олонец в Южной Карелии (Лапшин и др., 2016; Zimin et al., 2002) и в устье р. Северная Двина на Белом море (Андреев, 2005). В последние годы белошекая казарка стала одним из самых массовых мигрантов в восточной части Финского залива (Коузов, 2009, 2010, 2011; Коузов, Кравчук, 2010; Коузов, Лосева, 2014, 2014а), в Южной Карелии (Артемьев и др., 2009, 2011) и на Онежском п-ове Белого моря (Волков и др., 2015).

22 июня 1995 г. гнездо белошекой казарки с кладкой из 6 яиц было найдено на о-ве Долгий Риф (Гагинская и др., 1997) у северного побережья Финского залива на границе с Финляндией. К 2006 г. численность размножающейся группировки этого вида у северного побережья Финского залива возросла до 31 пары, гнезда найдены на островах Малый Фискар, Долгий Риф (А.Л. Рычкова, личное сообщение) и архипелаге Большой Фискар (табл. 1). Здесь держалось и несколько десятков неразмножающихся особей. В этом же году отмечен случай размножения одной пары белошеких казарок на о-ве Реймосар у западного побережья Кургальского п-ова на южном берегу Финского залива (Коузов, Кравчук, 2008).

К 2010–2012 гг. численность белошеких казарок, гнездящихся в российской части Финского залива, варьировала от 5 до 25 пар. В 2010 г. гнездование этого вида отмечено на о-ве Родшер в центральной части Финского залива в 16 км к западу от о-ва Гогланд, в 2011 г. гнездящиеся пары белошеких казарок впервые найдены на островах Рябинник, Малая Отмель и Галочий у северного побережья Финского залива, в 2012 г. — размножение 2 пар наблюдалось на о-ве Нерва в открытой части Финского залива (табл. 1).

В 2014 и 2015 гг. зарегистрирован взрывной рост численности гнездовой группировки белошеких казарок в восточной части Финского залива — до 42 и 76 найденных гнезд за сезон, соответственно (табл. 1). В эти годы наблюдалось дальнейшее расширение зоны гнездования в северной части Финского залива. В 2014 г. белошекие казарки стали размножаться на островах Восточный Гребень, Каменная земля, в 2015 г. — на островах Западный Гребень, Туман и Стоглаз (Храбрый, Байбекова, 2016; наши данные).

В 2016–2021 гг. отмечена тенденция к снижению численности вида, однако в этот период также зарегистрированы новые места гнездования. Начиная с 2017 г. 1–2 пары белошеких казарок гнездились на о-ве Гусиный в Выборгском зали-

Таблица 1. Динамика находок гнезд белошековой казарки на островах восточной части Финского залива в 1995–2021 гг.

Остров	1995	2005	2006	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	Всего
Родшер	–	–	–	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Долгий Риф	1	–	22	1	5	4	1	5	8	9	7	9	8	6	5	91
Западный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	4
Восточный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	5	6	4	2	3	1	2	1	24
Каменная Земля	0	0	–	–	0	0	0	2	3	2	0	0	0	1	0	8
Галочий	0	0	–	–	3	–	1	3	5	3	0	0	0	1	0	16
Малая Отмель	0	0	–	–	6	–	3	10	14	8	1	3	1	1	2	49
Рябинник	0	0	–	–	4	1	2	6	10	11	8	10	8	7	4	71
арх. Большой Фискаар	Фискаар	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	6
	Кивимаа	0	0	2	0	0	1	1	1	1	2	4	3	4	1	20
	Маннонен	0	0	1	1	1	1	0	2	2	1	0	1	0	0	10
	Большой Западный	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	8
Туман	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	2	1	0	2	1	13
Малый Фискаар	0	3	5	2	6	2	3	4	12	10	10	9	6	8	7	87
Нерва	0	–	–	–	0	2	2	2	3	2	–	1	0	1	1	14
Стоглаз	–	–	–	–	0	0	–	0	3	10	9	12	7	8	6	55
Гусиный	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	1	1	1	2	0	5
арх. Толскери	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
Реймосар	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Всего	1	3	32	5	25	13	15	42	76	67	46	55	36	40	28	484

Прочерк – нет данных.

ве, в 2021 г. гнездо белошековой казарки найдено на небольшом островке на архипелаге Толскери.

Восточнее Финского залива гнездование двух пар белошековой казарки впервые отмечено на островах Валаамского архипелага на Ладожском оз. в 2010 г., в последующие годы число гнездящихся птиц здесь постоянно росло – в 2013 г. уже гнездились 5 пар (Агафонова и др., 2016). В 2015 г. первый случай гнездования одной пары зарегистрирован на Онежском оз. на о-ве Дедова Плешь в юго-западной части Кижских Шхер (Хохлова, Артемьев, 2015). В 2017 г. одна пара белошековых казарок загнездилась на луде Центральная Северного архипелага в шхерах Кандалакшского залива Белого моря (Шутова, Кожин, 2018).

Весенние миграции и предгнездовой период

Появление первых белошековых казарок на Финском заливе в годы с ранним развитием весенних событий отмечается в середине апреля (Коузов, 2010), в годы с поздней весной – в последних числах апреля (Рымкевич и др., 2012).

До середины мая наблюдается пролет отдельных стай, часть из которых делает остановки на низкотравных луговинах островов и побережий. Такие стоянки известны на западном побережье Кургальского п-ова в устье Кирьямо – до 1250 птиц (Коузов, 2010) и на о-ве Реймосар – до 350–400 птиц (Коузов, 2015), на островах Кургальского рифа – до 2000 птиц (Коузов, 2015), о-ве Мощный – до 500 птиц (Коузов, Лосева, 2014), на архипелаге Большой Фискаар – до 250 птиц (Коузов, Лосева, 2014), Большом Тютерсе – 80–100 особей и Малом Тютерсе – 150–200 птиц. Небольшие группы отдыхающих птиц отмечаются на банках Лужской губы (Коузов, Лосева, 2014), на архипелаге Сескар, островах Малый Фискаар и Рябинник, на мысах Конек, Портовый и Крестовый на северном побережье Финского залива.

Однако большая часть птиц в это время наблюдается в восточном Приладожье, где с третьей декады апреля начинают образовываться массовые долговременные стоянки белошековых казарок на полях около города Олонец и пос. Шуя (Артемьев и др., 2009, 2010, 2011, 2013).

Таблица 2. Сроки начала откладки яиц в гнездах белошековой казарки (*Branta leucopsis*) в восточной части Финского залива в 2010–2021 гг.

Год	Май (пятидневки)						Июнь (пятидневки)						Всего
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
2010			2	1			1						4
2011			2	5	4	2	1				2		16
2012		1	2	3	1					1			8
2013		1	2	4	2		1				1		11
2014		3	6	5	3	4	1		1	2	3		28
2015		6	15	14	9	11	4	1	1	6	3		70
2016		4	14	11	10	12	2	2		4	4		63
2017	3	5	5	4	19	2	1						39
2018		2	12	14	9	6	3	1	5	1	2		55
2019		4	9	8	7	4	1		2	1			36
2020	2	8	12	10	5	1		1	1				40
2021		4	11	7	3		2			1			27
Всего	5	38	92	86	72	42	17	5	10	15	15		398

Миграции белошековых казарок продолжают до конца мая. Валовый пролет на Финском заливе происходит в течение нескольких дней в четвертой–пятой пятидневках мая. В это время за сутки через наблюдательный пункт может пролететь от 10000–20000 до 80000 и в некоторых случаях даже до 114000 птиц (Коузов, 2010; Коузов, Кравчук, 2010; Kontiokorpi, Rusanen, 2014). Практически одновременно происходит массовый отлет птиц со стоянок в восточном Приладожье (Артемьев и др., 2009, 2010, 2011, 2013; Лапшин и др., 2016) и валовая миграция на Белом море (Андреев, 2005; Волков, 2013; Волков и др., 2015).

Птицы балтийской популяции в местах гнездования на Финском заливе появляются существенно раньше начала валового пролета арктических популяций. Так, в 2015 г. небольшие группы из 10–15 птиц у островов Стоглаз, Малый Фискар, Туман и Рябинник наблюдались уже 24 апреля. В группах были хорошо заметны пары, которые активно обследовали наиболее возвышенные центральные части островов в поисках мест, подходящих для устройства гнезд. Периодически пары и группы из 2–3 пар делали круговые облеты над акваторией вокруг островов.

Гнездовой период

Сроки размножения. В 2005–2006 гг. откладка яиц в гнездах белошековых казарок в восточной части Финского залива начиналась с 4-й декады мая (Kouzov et al., 2019). По данным 2010–2021 гг., в самые ранние кладки могли начинаться уже в 1–2-й декаде мая (табл. 2). Период начала откладки яиц в эти годы продолжался и в течение июня.

В 6 сезонах из 11 он продолжался до 5-й пятидневки июня, в остальные годы мог заканчиваться в течение первой половины месяца. Основная масса кладок (73%, $n = 398$), была начата в 3–6-й пятидневках мая, с пиком в 3–4-й пятидневках.

Откладка яиц в гнездах белошековых казарок на Валаамском архипелаге Ладожского оз. происходит во 2-й половине мая (Агафонова и др., 2016). Кладка, найденная в северной части Онежского озера в 2015 г., была начата 10 июня (Хохлова, Артемьев, 2015). В гнезде, найденном в Кандалакшском заливе Белого моря в 2017 г., судя по данным авторов, кладка была начата приблизительно 20 июня (Шутова, Кожин, 2018). Столь поздние сроки размножения авторы находки связывают с высокой вероятностью повторного размножения после потери первой кладки (там же).

Пространственное и ландшафтное распространение размножающихся птиц. Все известные к настоящему моменту случаи гнездования балтийской популяции белошековой казарки в бореальной зоне Северо-Запада России приурочены к четырем наиболее крупным водоемам региона. Это – восточная часть Финского залива, Ладожское и Онежское озера, а также Кандалакшский залив Белого моря (Агафонова и др., 2016; Хохлова, Артемьев, 2015; Kouzov et al., 2018). Подавляющее большинство гнезд вида найдено в северных частях этих водоемов на границе Балтийского кристаллического щита. Это районы, где доминирует так называемый сельговый ландшафт, – сложенные ледником гранитные скалы. Для них характерны сильная изрезанность береговой линии и наличие многочисленных прибрежных островов.

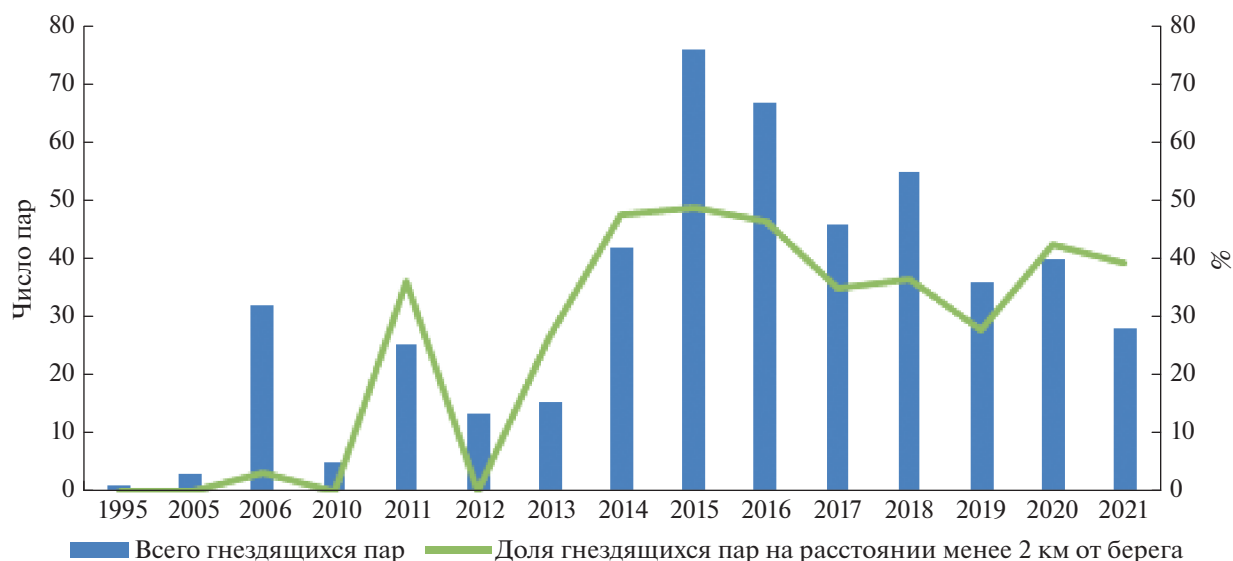


Рис. 2. Динамика численности гнездящейся группировки белошеких казарок в северной части Финского залива и динамика численности казарок, гнездящихся на островах ближе 2 км в 1995–2021 гг.

В этих районах белошекие казарки гнездились исключительно на скалистых островах, площадью от 0.7 до 9.4 га, высотой от 3 до 12 м, и удаленных от берега на расстояние от 0.4 до 28.3 км (табл. 3). Из-за резкого свала глубин мелководная зона вокруг этих островов практически отсутствует. Преобладающие глубины на Финском заливе около этих островов варьировали от 5–10 до 10–40 м (табл. 3).

Наибольшее количество случаев размножения белошеких казарок в восточной части Финского залива отмечено на островах Долгий Риф и Малый Фискар, архипелаге Большой Фискар, а также на островах Рябинник и Стоглаз, где суммарно найдено 71.9% всех гнезд ($n = 484$) (табл. 1 и 3).

За последние 25 лет на Финском заливе известно только два случая гнездования белошекой казарки вне вышеописанной ландшафтной зоны, которые можно трактовать как исключение из правила. Так, в 2006 г. одна пара птиц размножалась на моренном валунно-песчаном о-ве Реймосар у южного побережья Финского залива, а в 2010 г. одна пара птиц гнездилась на моренном галечниково-валунном о-ве Родшер в центре Финского залива в 17.7 км к юго-западу от о-ва Гогланд. В последующие годы птицы здесь достоверно не размножались.

На Валаамском архипелаге Ладожского оз. и Кижском архипелаге Онежского оз. все гнезда белошекой казарки также были найдены на небольших высоких скалистых островах (Агафонова и др., 2016; Хохлова, Артемьев, 2015). При этом на Валаамском архипелаге птицы занимали исключительно луды без древесной растительности (Агафонова и др., 2016), а на о-ве Дедова Плешь

на Онежском оз., где в 2015 г. было отмечено размножение белошекой казарки, росли несколько сосен (Хохлова, Артемьев, 2015). В Кандалакшском заливе Белого моря в 2017 г. птицы также выбрали для размножения безлесный островок с тундроподобной растительностью и отдельными кустами можжевельника (Шутова, Кожин, 2018).

Как видно из табл. 1 и 3, до 2010 г. в восточной части Финского залива белошекие казарки гнездились преимущественно на островах, удаленных от берега на расстояние от 2.4 до 10.1 км, — 97.6% гнезд, $n = 41$. В последующие годы рост численности вида шел в первую очередь за счет птиц, заселявших самые близкие к побережью острова не далее 2 км — в период 2011–2021 гг. здесь гнездилось 39.5% всех пар ($n = 443$), а в сезоны с максимальной численностью гнездящихся пар в 2014–2016 гг. этот показатель возрастал соответственно до 47.6 ($n = 42$), 48.7 ($n = 76$) и 46.3% ($n = 67$) (рис. 2). Отмечена сильная значимая корреляция между долей птиц, гнездящихся на близких к берегу островах (от общего числа найденных в течение сезона гнезд), и общей численностью гнездовой группировки ($r = 0.79$, $p < 0.05$).

О том, что казарки в годы подъемов численности предпочитают гнездиться на самых близких к берегу островах, свидетельствует и более высокая плотность их гнездования здесь по сравнению с более удаленными островами. Так, в 2015, 2016 и 2020 гг. выявлена значимая отрицательная корреляция между удаленностью островов от берега и плотностью гнездования белошеких казарок на этих островах ($r = -0.59$, -0.60 и -0.53 соответственно, $p < 0.05$).

Таблица 3. Характеристика островов в восточной части Финского залива, где отмечено размножение белошеких казарок в 1995–2021

Остров	Всего случаев размножения	Ландшафтно-биотопическая характеристика островов	Площадь, га	Высота, м	Расстояние от берега или от крупного лесного острова, км	Доминирующие глубины около островов	
Родшер	1	Моренный валунно-галечниковый остров	2.1	3.5	17.7	30–40	
Долгий Риф	91	Сельговая скала с низкотравными луговинами и отдельными кустами в центре острова	7.7	6.0	4.8	5–15	
Западный Гребень	4	То же	1.2	3.5	0.8	5–10	
Восточный Гребень	24	То же	2.3	3.5	1	5–10	
Каменная Земля	8	То же	0.9	3.5	1.6	5–10	
Галочий	16	То же	1.6	4.0	1.3	5–10	
Малая Отмель	49	То же	3.7	5.5	1.8	5–10	
Рябинник	71	Высокая сельговая скала с низкотравными луговинами и отдельными кустами в центре острова	4.0	4.5	2.62	5–20	
арх. Большой Фискар	Фискар	6	Сельговая скала с небольшими низкотравными и среднетравными дерновинами в центре острова	1.4	5.5	10.1	10–40
	Кивимаа	20	То же	1.6	5.5	10.1	10–40
	Маннонен	10	Высокая сельговая скала с низкотравными и среднетравными луговинами и отдельными деревьями и кустами в центре острова	3.6	12.0	10.1	10–40
	Западный	8	Сельговая скала с редким травяным покровом в скальных трещинах	2.7	6.0	10.1	10–40
Туман	13	Сельговая скала с редким травяным покровом в скальных трещинах и древесно-кустарниковой растительностью в центре	0.7	6.5	0.7	5–15	
Малый Фискар	87	Сельговая скала с низкотравными и среднетравными луговинами, а также с отдельными кустами и деревьями в центре острова	5.1	6.5	2.43	10–35	
Нерва	14	Сельговая скала с незначительным травяным покровом в скальных трещинах	9.4	7.5	28.3	10–35	
Стоглаз	55	Сельговая скала с незначительным травяным покровом в скальных трещинах и древесно-кустарниковой растительностью в центре	4.9	5.2	0.4	5–10	
Гусиный	5	Высокая сельговая скала с участками низкотравных и среднетравных луговин, а также с валунно-галечниковыми отложениями в понижении в центре острова	0.8	4.1	1.9	8–10	
Безымянный островок на арх. Толскери	1	Сельговая скала с отдельными валунами, поросшая злаково-ландышевым сосново-мелколиственным лесом	0.8	2.3	1.5	4–5	
Реймосар	1	Моренный валунно-песчаный остров с луговинами различного типа и тростниковыми зарослями	12.5	1.5	1.34	1–5	

Микробиотопическое распределение гнезд. Почти все подробно описанные в 2010–2021 гг. гнезда белошеких казарок ($n = 411$) на островах Финского залива находились во внутренних частях островов, далеко от зоны заплеска. В зависимости от величины острова расстояние от гнезда до уреза воды варьировало от 12 до 39 м, в среднем составило 22.62 ± 7.37 м. Высота их расположения над водой варьировала от 1.7 до 11 м, в среднем 3.43 ± 1.94 м.

За все годы исследований в нижнем ярусе у подножия скал найдены всего 11 гнезд (2.7% всех гнезд, $n = 411$). Подавляющее большинство гнезд располагалось в среднем ярусе скал – 65.0% всех находок ($n = 411$), на верхнем ярусе скал – 32.4% всех находок ($n = 411$).

Все гнезда в верхнем ярусе скал (133 гнезда) находились на выровненных плато. Среди гнезд, найденных в среднем ярусе скал (267 гнезд), большинство (79.8%) располагалось на широких уступах или в широких долинах между грядями и только 12.7% гнезд здесь были устроены в глубоких узких скальных расщелинах. Все гнезда, обнаруженные в нижнем ярусе скал (11 гнезд), находились на широких скальных уступах. При этом 6 из них располагались на микроподнятиях рельефа – дерновинах, сформированных на завалах валунов.

Пары белошеких казарок занимали достаточно широкий спектр микробиотопов (9 разновидностей) от полностью лишеной растительности скальной поверхности до кустарников и лесных сосново-мелколиственных участков (табл. 4). Чаще всего мы находили гнезда на высокотравных луговинах (29.7%, $n = 411$) и под прикрытием отдельно стоящих кустарников или низких деревьев (21.7%, $n = 411$). В 10.2% случаев ($n = 411$) гнезда располагались на сосново-мелколиственных лесных участках. При этом в начальные периоды колонизации казарки выбирали для размножения исключительно безлесные острова (Kouzov et al., 2018; Zaynagutdinova et al., 2019), а освоение лесных биотопов началось только с 2015 г. при вселении птиц на острова Стоглаз и Толскери (табл. 1).

При этом чем выше был ярус скал, тем чаще гнезда располагались открыто. Так, в верхнем ярусе доля гнезд, помещенных открыто на голых скалах, среди тонких наносов песка с отдельными куртинками низкой травы или на низкотравных луговинах совокупно составила 63.2% (133 гнезда). На среднем ярусе скал открытое расположение гнезд было отмечено только на низкотравных луговинах – 15.4% (267 гнезд). В отличие от верхнего яруса здесь появляются более закрытые гнезда в высокотравных и среднетравных луговинах – соответственно 30.0 и 12.4% случаев. В ниж-

нем ярусе все гнезда (100% случаев, 11 гнезд) располагались в высокотравных луговинах и куртинах.

Более четверти всех найденных гнезд (26.3%, $n = 411$) располагалось под прикрытием древесно-кустарниковой растительности (на лесных участках или под отдельно стоящими кустами). Но эти биотопы использовались птицами только в верхнем и среднем ярусах скал.

Межвидовые территориальные отношения. Белошекие казарки в восточной части Финского залива гнездились почти исключительно на островах, занятых массовыми колониальными поселениями морских птиц (табл. 5). Всего на этих островах гнездились 16 видов крупных водоплавающих птиц (Kouzov et al., 2019). Самыми массовыми видами были большой баклан и серебристая чайка. Наиболее широкое распространение по островам было у гаги и серебристой чайки (табл. 5). Распространены по большинству островов были также хохлатая чернеть, большой и средний крохали, клуша. Сизая чайка отмечалась на самых близких к побережью островках. Остальные виды встречались только эпизодически.

Наиболее часто белошекие казарки размножались в поселениях серебристой чайки и гаги (табл. 5), дистанции между гнездами белошекой казарки и гнездами этих видов были существенно меньше, чем в случаях с другими видами. Наибольшие дистанции отмечены между гнездами белошекой казарки и гнездами больших бакланов, лебедей-шипунцов, речных крачек, чеграв и чистиковых птиц.

На Валаамском архипелаге Ладожского оз. и в Кижских шхерах все известные гнезда белошеких казарок также были найдены на островах с колониями серебристой, сизой чаек и клуши (Агафонов и др., 2016; Хохлова, Артемьев, 2015).

Среди казарок, гнездящихся в восточной части Финского залива на верхнем ярусе голых и слабозрастающих низкой травянистой растительностью скал ($n = 29$), выявлено 7 случаев занятия казарками гнезд обыкновенных гаг. В двух случаях насиженные яйца гаги оказались впоследствии за бортиком гнезда, в пяти случаях образовались смешанные кладки из одного–двух яиц гаги и 4–6 яиц белошекой казарки. В двух таких случаях удалось наблюдать успешное одновременное вылупление птенцов обоих видов (рис. 3), вероятно, казарки занимали гнезда гаг в период откладки последними яиц или в самом начале инкубации. В остальных случаях, судя по степени насиженности яиц, изгнание гаг с гнезд происходило на 6–10-й день инкубации. Возможно, конкуренция за место гнездования была связана с дефицитом микроуглублений в скальной поверхности, подходящих для размещения кладок.

На Кургальском п-ове в 2005 и 2008 гг. наблюдались одиночные белошекие казарки, которые в

Таблица 4. Микробиотопическое распределение гнезд белошекой казарки на островах восточной части Финского залива в 2010–2021 г. по данным о подробно описанных гнездах ($n = 411$)

Ярус скал	Тип микрорельефа	Биотоп	Число гнезд
Верхний ярус скал	Выровненное плато	Открыто в микропонижении на голой скале	21
		Открыто на тонком наносе песка на скале с редкой низкотравной растительностью	29
		Низкотравная луговина на скальной подложке	34
		Под отдельными кустами ивы, рябины, альпийской смородины или под низкой скальной сосной	26
		Участки злаково-ландышевого сосново-мелколиственного леса с кустарниками	23
Средний ярус скал и широкие долины между валами	Широкие уступы и долины между валами	Низкотравная луговина на скальной подложке	41
		Среднетравная луговина на скальной подложке	33
		Высокотравная луговина в небольшом скальном понижении на плато	80
		Под отдельными кустами ивы, рябины, альпийской смородины или под низкой скальной сосной	40
		Участки злаково-ландышевого сосново-мелколиственного леса с кустарниками	19
	Глубокие узкие скальные расщелины	Высокотравная луговина в глубокой скальной ложбине	31
		Под отдельными кустами ивы, рябины, альпийской смородины или под низкой скальной сосной	23
Нижний ярус скал	Широкие уступы	Высокотравные лугуны и дерновины густых злаков на скоплениях валунов, лежащих на скальной поверхности	11
Всего			411

качестве третьей птицы-няньки находились неподалеку от выводков серых гусей (Коузов, Кравчук, 2008). В таких случаях белошекая казарка держалась либо последней непосредственно за замыкающим выводок одним из родителей (чаще самцом), либо сбоку от выводка. Такие казарки отличались несколько гипертрофированным охранным поведением, чаще родителей поднимая тревоги и демонстрируя агрессию при приближении крупных чаек. В 2006 г. такая птица наблюдалась в составе неразмножающегося трио с серыми гусями (Коузов, Кравчук, 2008). Судя по поведению, это была самка. Во время полетов она все время стремилась оказаться между двумя гусями, сразу за самцом. На воде и суше самец серого гуся обычно “дежурил” на камне, в то время как две другие птицы кормились или отдыхали. В 2014 г. в Кижских шхерах Онежского оз. наблюдали белошекую казарку, державшуюся постоянно в паре с серебристой чайкой (Хохлова, Артемьев, 2015). Подобные поведенческие аномалии, на наш взгляд, связаны с дефицитом партнеров, возникающим при расселении птиц на новые территории.

Внутривидовые территориальные отношения. Подавляющее большинство пар (80.3% всех гнезд, $n = 486$) в восточной части Финского залива гнездились в 1995–2021 гг. в составе моновидовых колоний (табл. 6).

Анализ имеющихся данных выявил значимую корреляцию доли колониальных пар белошеких казарок от общей численности гнездовой группировки ($r = 0.59$, $p < 0.05$). Кроме того, доля колониальных пар увеличивалась по мере уменьшения расстояния от острова до берега или крупного лесного острова. Корреляция между долей (%) колониальных пар на острове от расстояния (км) от острова до берега составила $r = -0.58$, $p < 0.05$. На островах, удаленных от берега на более чем 10 км, гнездились только одиночные пары казарок.

Описание гнезд. Отмечено два типа гнезд. Почти все подробно описанные гнезда (75.9%, $n = 29$), которые располагались в верхнем ярусе скал в микропонижениях субстрата, были примитивными лунками с незначительным слоем подстилки из мелкого растительного мусора с диаметром

Таблица 5. Численность и распространение массовых колониальных птиц на 17 островах, занятых поселениями белошекой казарки, в северной зоне восточной части Финского залива

Вид	Количество островов, занятых поселениями вида	Количество гнездящихся пар вида	Гнезда белошекой казарки по соседству с данным видом		Минимальное расстояние между гнездами	Среднее расстояние между гнездами
			количество	доля гнезд, %		
Большой баклан (<i>Phalacrocorax carbo</i>)	6	1140–2240	71	17.27	12	15.31 ± 1.85
Лебедь-шипун (<i>Cygnus olor</i>)	7	1–8	8	1.95	15	18.43 ± 2.01
Серый гусь (<i>Anser anser</i>)	8	1–9	16	3.89	7	11.55 ± 3.02
Хохлатая черныш (<i>Aythya fuligula</i>)	10	11–37	77	18.73	2.8	3.93 ± 1.11
Большой крохаль (<i>Mergus merganser</i>)	11	11–19	31	7.54	2.5	3.77 ± 1.03
Средний крохаль (<i>Mergus serrator</i>)	11	9–17	40	9.73	1.8	4.94 ± 1.73
Турпан (<i>Melanitta fusca</i>)	3	1–7	1	0.24	11.5	11.5
Обыкновенная гага (<i>Somateria mollissima</i>)	14	101–188	331	80.54	1.2	2.91 ± 1.32
Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i>)	13	1340–2240	399	97.08	1.5	2.74 ± 1.43
Клуша (<i>Larus fuscus</i>)	11	70–150	36	8.76	1.5	3.82 ± 2.12
Морская чайка (<i>Larus marinus</i>)	8	6–10	6	1.46	2.5	4.45 ± 2.75
Сизая чайка (<i>Larus canus</i>)	4	21–32	20	4.87	4.5	6.71 ± 1.68
Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i>)	2	32–105	6	1.46	5.5	7.33 ± 2.68
Чеграва (<i>Hydroprogne caspia</i>)	2	0–37	11	2.68	12	12
Гагарка (<i>Alca torda</i>)	6	44–85	2	0.49	11	11.5
Атлантический чистик (<i>Cephus grylle</i>)	6	2–8	1	0.24	12	12

Примечание. Указано расположение гнезд белошекой казарки ($n = 411$) относительно гнезд других видов птиц.

лотка 21–25 см. Бортики построек состояли исключительно из обильного пуха. Гнезда в среднем и нижнем ярусах скал, помещавшиеся среди высокотравных и низкотравных луговин и под кустами, являлись крупными постройками из измельченных злаков: диаметр 45–55 см, высота

валика над субстратом 5–10 см, диаметр лотка 21–26 см, глубина лотка 5.0–6.5 см.

Величина кладки и размеры яиц. В кладках сохранилось от двух до шести яиц, в среднем 4.79 ± 1.13 ($n = 139$). Размеры яиц $68.6–81.3 \times 47.4–51.9$ мм, в среднем $73.30 \pm 3.12 \times 49.99 \pm 1.57$ мм



Рис. 3. Вылупление в смешанной кладке белошекой казарки и обыкновенной гаги. О-в Рябинник, 6 июня 2019 г.

($n = 655$). Отмечено существенное значимое уменьшение этих величин в кладках, начатых во вторую половину периода откладки яиц (табл. 7).

Поведение выводков. Судя по прямым наблюдениям, а также возрасту встреченных выводков и срокам откладки яиц, вылупление в гнездах белошеких казарок в восточной части Финского залива происходило в период с начала 3-й пятидневки июня до конца 5-й пятидневки июля. Массовое появление птенцов в гнездах отмечалось во второй половине июня. Во время учетов выводки в возрасте до 5 дней встречались только у островов в местах гнездования птиц. Судя по учетам в конце июня и в июле, часть выводков более старшего возраста широко рассредоточивается вдоль побережья и по прибрежным островам. Так, в 2013–2015 гг. отдельные семьи белошеких казарок были встречены у северного побережья Финского залива и крупных прибрежных лесистых островов на расстоянии до 4–5 км от ближайшего известного места гнездования, а около многих прибрежных островов, где, судя по состоянию гнезд, произошло успешное вылупление, выводки стар-

ше пяти дней не отмечались. По нашим наблюдениям, выводки из гнезд на о-ве Стоглаз в возрасте около 5 дней перемещались через узкую протоку шириной 0.4 км к большому лесному о-ву Игривый и далее держались там на узких прибрежных луговинах и небольших островках вдоль берега этого острова. Обычно эти выводки держались группами из 2–5 семей. На островах, удаленных от берега на расстояние более 10 км (архипелаг Большой Фискал и Нерва), выводки держатся до подъема на крыло, что чаще всего происходит в первой декаде августа.

Линька

С 2013 г. стали отмечаться небольшие линочные скопления белошеких казарок у островов Нерва (10–12 особей), Долгий Риф (12–20 особей) и на архипелаге Большой Фискал (8–35 особей). Смена полетного оперения происходит в 3-й декаде июля–начале августа. Птицы держатся на наиболее выступающих в море плоских ска-

Таблица 6. Распределение гнезд белошековой казарки в моновидовых колониях в восточной части Финского залива в 1995–2021 гг.

Остров	1995	2005	2006	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	Всего гнезд в колониях
Родшер	–	–	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Долгий Риф		–	22	0	5	4	0	5	8	7	6	8	7	6	5	83
Западный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Восточный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	5	6	4	2	3	0	2	0	22
Каменная Земля	0	0	–	–	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	0	7
Галочий	0	0	–	–	3	–	0	3	5	3	0	0	0	0	0	14
Малая Отмель	0	0	–	–	6	–	0	10	14	7	0	2	0	0	0	39
Рябинник	0	0	–	–	4	0	0	6	10	11	8	10	8	7	4	68
арх. Большой Фискар	Фискар	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Кивимаа	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	4	0	0	10
	Маннонен	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Большой Западный	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Туман	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	2	0	0	0	0	9
Малый Фискар	0	3	5	0	6	0	3	4	12	10	10	8	6	8	6	81
Нерва	0	–	–	–	0	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0
Стоглаз	–	–	–	–	0	0	–	0	3	9	9	10	9	7	6	53
Гусиный	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	0	0	0	2	0	2
Толскери	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	0
Реймосар	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	0	3	27	0	24	4	3	35	67	56	40	44	34	32	21	390

Прочерк – нет данных.

Таблица 7. Средние величины кладок и яиц белошековой казарки, отложенных в первую (2–5-я пятидневки мая) и вторую (1–5-я пятидневки июня) половины периода откладки яиц и значения *t*-критерия для сравнения этих величин

Показатель	Май	Июнь	Весь период	<i>t</i> -значение
Величина кладки	5.17 ± 0.81 (<i>n</i> = 110)	3.34 ± 1.01 (<i>n</i> = 29)	4.79 ± 1.13 (<i>n</i> = 139)	10.24 (<i>p</i> < 0.001)
Длина яиц	73.64 ± 3.12 (<i>n</i> = 558)	71.35 ± 2.33 (<i>n</i> = 97)	73.30 ± 3.12 (<i>n</i> = 655)	6.89 (<i>p</i> < 0.001)
Ширина яиц	50.05 ± 0.98 (<i>n</i> = 558)	49.68 ± 1.02 (<i>n</i> = 97)	49.99 ± 1.57 (<i>n</i> = 655)	2.15 (<i>p</i> = 0.03)

n – количество измерений в группе.

листных мысах. Здесь же отмечались и отдельные подростские выводки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Расселение белошековых казарок балтийской популяции в бореальной зоне северо-запада России началось значительно позже, чем в западных

частях Балтийского региона. Впервые на Балтике казарки начали гнездиться на о-ве Готланд (Larsson et al., 1988; Black et al., 2014), затем расселение птиц шло в восточном и западном направлениях. В рамках этого процесса появление казарки в российской части Балтики после заселения финских и эстонских территорий кажется вполне закономерным, в то время как дальнейшее появле-

ние гнездящихся птиц на Онежском и Ладожском озерах выглядит продолжением процесса расселения вида. Мы полагаем, что этот процесс еще далек от завершения. Так, обнаружение размножающихся белошековых казарок на севере Ладожского оз. (Агафонова и др., 2016), в шхерах Онежского озера (Хохлова, Артемьев, 2015), в Кандалакшском заливе Белого моря (Шутова, Кожин, 2018) и на баренцевоморском побережье Кольского п-ова (Мельников, 2005; Мельников, Плотников, 2017), вполне возможно, демонстрирует происходящее прямо на наших глазах слияние балтийско-западноевропейского и арктического очагов размножения вида.

Если на Северном море казарки могут гнездиться не только на островах, но и на материке, то на Балтике птицы предпочитают исключительно острова (Feige et al., 2008). Такой выбор характерен и для востока Финского залива и связан с тем, что острова – это территории, как правило, свободные от наземных хищников. В России казарки гнездятся на небольших островках площадью 0.7–12.5 га. Сходного размера острова казарки заселяют и в других районах Балтики. Так, в Эстонии казарки гнездятся на островах площадью 2–5.5 га (Leito, 1996). В Германии казарки заселяют особенно маленькие острова площадью менее 0.02 га (Feige et al., 2008). В Швеции колонии располагаются на относительно плоских островах площадью не более 300 га (Ganter et al., 1999).

Примечательна особенность гнездования белошековых казарок в бореальной зоне Северо-Запада России почти исключительно в ландшафте сглаженных скал. Почти все известные случаи гнездования были на скалистых шхерных островах у северных побережий Финского залива, Ладожского и Онежского озер в местах выхода Балтийского кристаллического щита. Большинство птиц заселяло выровненные площадки и ложбины среднего яруса скал в локальных участках с хорошо развитой травянистой растительностью или под кустами. Ландшафты районов гнездования на Онежском и Ладожском озерах также весьма схожи с этими ландшафтами. Подобный тип гнездования белошековых казарок был доминирующим в Арктике в период сильного сокращения численности и гнездового ареала в середине 20-го века (Сыроечковский, 1995; Успенский, 1951; Bauer, Glutz, 1968; Cramp, Simmons, 1977), выровненные приморские тундры и плоские прибрежные острова вид стал заселять лишь по мере роста популяции в течение последних сорока лет (Волков, Чуприн, 1995; Гаврило, 1991; Калякин, 1986; Сыроечковский, 1995; Filchagov, Leonovich, 1992; Kondratyev et al., 2013).

Предпочтение скального ландшафта находится в существенном противоречии с распределением кормовых ресурсов. На скальных островах

травянистая растительность представлена небольшими пятнами в понижениях субстрата и скальных трещинах. Из-за резкого свала глубин обильные водорослевые обрастания присутствуют обычно в полосе 2–5 м вокруг островов. Из водоплавающих птиц здесь предпочитают гнездиться преимущественно глубоководные ныряльщики: большой баклан, гага, гагарка и чистик (Коузов, Кравчук, 2020; Коузов, Шилин, 2016; Cherenkov et al., 2016; Shilin et al., 2014). В то же время у южного побережья Финского залива и в его центральной части присутствует большое количество небольших плоских моренных островов с обильной травянистой растительностью и примыкающими к ним обширными мелководными зонами с богатой водной растительностью (Kouzov et al., 2021; Zaynagutdinova et al., 2019). Эти острова активно используются для гнездования другими растительностными гусеобразными птицами – лебедешипуном (Коузов, 2005, 2016; Коузов, Кравчук, 2014), серым гусем (Коузов, 2005а; Коузов, Кравчук, 2013) и серой уткой (Коузов, Кравчук, 2010а, 2012), однако казарки на таких островах не встречаются.

Сходная картина наблюдается и в более западных частях Финского залива, и у его горла. Так, на шхерных скалистых архипелагах вдоль побережья Финляндии в настоящее время размножается около 3000–3500 пар белошековых казарок (Valkama et al., 2011), а на низких моренных островах в прибрежной зоне Эстонии – только 113 пар (Feige et al., 2008). Возможно, выбор скальных островов для гнездования является результатом предпочтений вида, а не дефицита других гнездопригодных территорий.

При этом белошековые казарки демонстрируют большую пластичность в выборе микробиотопов на скальных островах. В последние годы казарки заселяют даже лесные участки, что на ранних этапах колонизации восточной части Финского залива не отмечалось, и птицы гнездились только на безлесных скальных уступах и в расщелинах (Kouzov et al., 2018; Zaynagutdinova et al., 2019). Подобные ландшафтные предпочтения можно объяснить тем, что островной скальный ландшафт был изначальным местом существования вида (Птушенко, 1952; Сыроечковский, 1995; Успенский, 1951; Bauer, Glutz, 1968; Cramp, Simmons, 1977), наиболее безопасным для сохранения кладок и птенцов от наземных хищников. Вероятно, при заселении новых территорий птицы сперва стремятся использовать именно этот наиболее безопасный для них ландшафт.

Из адаптаций белошековой казарки, позволяющих размножаться в условиях малой кормовой емкости скальных биотопов в восточной части Финского залива, можно указать явное предпочтение казарками при заселении наиболее близ-

ких к берегу островков. При этом выводки после вылупления широко распределяются вдоль побережья, что снижает кормовую конкуренцию. Казарки явно тяготеют к островам, наиболее приближенным к берегу, чтобы выводки перемещались на небольшие расстояния. В России половина гнезд казарок расположена на островах, находящихся на расстоянии не более 2 км от берега. Похожее расстояние до берега преодолевают казарки в Голландии — 70–1500 м (Feige et al., 2008). В Германии это расстояние еще меньше — 10–400 м до побережья (Feige et al., 2008). При этом в некоторых районах на Балтике половина выводков удаляется на расстояние более 3000 м от колонии (Feige et al., 2008).

Казарки, гнездящиеся на Северном и Балтийском море, покидая гнездовые территории после вылупления птенцов, в течение выводкового периода, как правило, кормятся в сельскохозяйственных ландшафтах или в городских парках (Feige et al., 2008; Väänänen et al., 2011). В России казарки с выводками после вылупления также покидают гнездовые территории и перемещаются на побережье, однако вынуждены проводить послегнездовой период на естественных приморских лугах (с ограниченным количеством кормовых участков), поскольку сельское хозяйство на северном берегу Финского залива развито очень слабо. Поэтому, вероятно, рост численности казарок на российской территории балтийского побережья незначителен. Так как сельскохозяйственные луга и пастбища с высококалорийными кормовыми ресурсами казаркам недоступны на территории Ленинградской обл., то и рост численности гнездовой популяции в восточной части Финского залива должен быть менее существенным, чем в более западных районах.

Средняя величина кладки в восточной части Финского залива была достоверно больше этого показателя в 9 из 10 выборок из различных районов Русской Арктики, полученных в разные годы (табл. 8). Существенное увеличение величин кладок у птиц Финского залива по сравнению с птицами, гнездящимися в Арктике, вероятно, связано с многократным сокращением весеннего миграционного пути и, соответственно, с сокращением энергетических затрат на перелет, величина которых оказывает ключевое влияние на репродуктивные кондиции арктических гусей (Drent et al., 2007; Hahn, 2011).

Динамические изменения в популяциях белошекой казарки, происходящие в последние десятилетия, свидетельствуют о том, что, несмотря на экспоненциальный рост численности вида и многократное расширение его гнездовой области, вышедшей далеко за пределы Арктики и Субарктики, процесс этот не является инвазивным, т.е. он не связан напрямую с непреднамеренной

или преднамеренной интродукцией со стороны человека. Прямым доказательством тому является хорошо задокументированный естественный процесс вселения этого вида на о-в Готланд. Схема такова: задержка молодых птиц на весенней миграции — летование и линька неполовозрелых птиц в регионе — появление первых гнездящихся пар — рост гнездящейся группировки на островках восточного Готланда — расселение и появление новых колоний на других участках балтийских побережий (Forsslund, Larsson, 1991; Larsson et al., 1988). Все случаи выпуска белошеких казарок из зоопарков Финляндии происходили гораздо позже начала этого естественного процесса и послужили “приятным дополнением” к нему, а не точкой его инициации (Väsänen et al., 1998; Väänänen et al., 2011).

Таким образом, появление на Балтике и на побережьях Северного моря вида, характерного для Субарктики, экстраординарным событием не является. На побережьях Балтийского моря известны места размножения морской чернети, синьги, турпана, морянки, камнешарки, белохвостого песочника, полярной крачки и короткохвостого поморника (Cramp, Simmons, 1977, 1983; Curry-Lindahl, 1964; Hilden, 1987; Rutschke, 1989). Ареалы обыкновенной гаги, гагарки, чистика и тонкоклювой кайры от Балтики доходят до Ла-Манша и Бретани (Cramp, Simmons, 1977, 1983; Rutschke, 1989). А такие тундровые виды как галстучник, золотистая ржанка и чернозобик в регионе Балтики образуют даже устойчивые обособленные “южные подвиды” (Cramp, Simmons, 1983). Все эти случаи также являются следствиями не только смягчающего действия приморского климата и наличия большого количества прибрежных азональных и интразональных местообитаний, имеющих довольно сходный облик в различных климатических зонах, но и следствием долговременной динамики климата, обуславливавшей существенную пульсацию ареалов этих видов птиц в Голоцене (Кривенко, 1991). И единственным отличием в ситуации с белошекой казаркой является то обстоятельство, что процесс происходит прямо на наших глазах. А это, в свою очередь, и представляет огромный интерес для науки как живая модель для изучения механизмов расселения (Guo, 2014).

В настоящее время процесс расселения и популяционного роста белошекой казарки вызывает многочисленные вопросы, на которые пока нет однозначных ответов. Несомненно, драйверами этого процесса послужили развитие теплой фазы климата и усиление мер по охране вида на зимовках, а также увеличение использования удобрений в сельском хозяйстве (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995; Madsen et al., 1999; Prop, de Vries, 1993). Однако расширение ареала вида при развитии

Таблица 8. Средние величины кладок по данным из разных районов русской Арктики и величины t -критерия при их сравнении со средней величиной кладки в восточной части Финского залива (4.79 ± 1.13 , $n = 137$)

Район исследований	Источник данных	Годы	Величина кладки	Число кладок	Значения t -критерия при сравнении с нашими данными	Критическое значение t ($p = 0.05$)
п-ов Канин	Filchagov, Leonovich, 1992	1990–1991	4.61 ± 0.25	30	1.69	1.96
о. Колгуев	Пономарева, 1992	1989–1990	3.99 ± 0.09	195	8.27	1.96
о. Колгуев	Кондратьев и др., 2009	2006	3.61 ± 0.03	893	12.22	1.96
о. Колгуев	Кондратьев и др., 2009	2007	3.36 ± 0.21	87	14.43	1.96
о. Колгуев	Кондратьев и др., 2009	2008	3.42 ± 0.22	54	13.55	1.96
Югорский п-ов	Filchagov, Leonovich, 1992 (Morozov B.B., устное сообщение)	1990	4.08 ± 0.26	38	6.74	1.96
о. Вайгач	Filchagov, Leonovich, 1992 (Morozov B.B., устное сообщение)	1991	4.32 ± 0.12	109	4.83	1.96
о. Вайгач	Filchagov, Leonovich, 1992 (Syroechkovsky E.E., устное сообщение)	1988	4.02 ± 0.2	20	7.24	1.96
о. Вайгач	Гуртовая, 1997	1995–1996	3.93 ± 0.19	59	8.63	1.96
Колоколковская губа	Van der Jeugd et al., 2009	2002	2.77 ± 0.10	252	20.88	1.96

Примечание. t -критерий в данной таблице рассчитывался по формуле на основе средних значений и стандартных отклонений (Лакин, 1990).

теплой фазы климата шло преимущественно с северо-востока на юго-запад, т.е. в направлении, противоположном направлению изменений основных климатических факторов (сроков наступления весны, средних летних температур и длительности безморозного периода) (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995; Madsen et al., 1999). Так, в конце многовекового холодного периода – в первой половине 20-го века – рефугиум российской популяции белошековой казарки находился в самом холодном восточном углу Баренцевоморского бассейна на островах Вайгач и Новая Земля (Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995). Отсюда птицы стали расселяться на более западные участки прибрежной зоны Баренцева моря, где даже при климатическом пессимуме условия были существенно лучше благодаря действию Гольфстрима (по данным исследований тех же авторов). При этом появление новых мест гнездования в районах весенних миграционных остановок на Балтике началось практически одновременно с событиями в Арктике (Сыроечковский, 1995; Filchagov, Leonovich, 1992; Forslund, Larsson, 1991; Larsson et al., 1988).

Рядом авторов высказывается вполне обоснованная гипотеза, что подобный странный рефу-

гиум образовался в результате прямого преследования вида со стороны человека на морских побережьях и островах более западных частей Баренцева моря и что нынешнее расселение птиц является лишь восстановлением старого ареала в результате усиления мер по охране вида (Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995). Однако появление балтийско-западноевропейского очага размножения вида эта гипотеза не объясняет. Кроме того, в таком случае непонятно, почему в первой половине и в середине 20-го века не было даже попыток гнездования вида на островах заповедников восточного и северного побережья Кольского п-ова (Гавриловские острова, архипелаг Семь Островов и Айновы о-ва), где климатические условия еще мягче, чем на п-ове Канин и о-ве Колгуев. Заселять Восточный Мурман белошековые казарки стали в самую последнюю очередь, и до сих пор численность их здесь относительно невысока (Мельников, 2005; Мельников, Плотников, 2017).

Не меньший интерес представляет масштабная смена биотопических предпочтений белошековой казарки при расселении в новые районы гнездования – вместо скальных уступов и речных обрывов Вайгача и Новой Земли (Калякин, 1986; Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Cramp, Sim-

mons, 1977; Prop et al., 1984) вид стал активно заселять низменные островки, приморские косы и лайды, а также участки сырых тундр (Гаврило, 1991; Карагичева, 2011; Минеев, Минеев, 2004; Пономарева, 1992; Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995; Фильчагов, 1997; Filchagov, Leonovich, 1992; Glazov et al., 2021; Gurtovaya, Litvin, 2001; Karagicheva et al., 2011). Ранее считалось, что скальное гнездование является изначальной характерной чертой вида, связанной с адаптациями к сохранению кладок от наземных разорителей (Гуртовая, 1997; Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Сыроечковский, 1995; Cramp, Simmons, 1977). В рамках гипотезы об образовании рефугиума в восточном секторе Баренцева моря в результате антропогенного преследования высказывается обоснованное предположение, что гнездование на скалах и речных обрывах было вынужденным. Такой выбор происходил из-за того, что в условиях очень позднего развития весенних событий именно эти участки освобождаются из-под снега первыми, и что при потеплении климата и восстановлении прежнего западно-баренцевоморского участка ареала этот лимит был снят (Розенфельд и др., 2021).

При вселении белошекой казарки на побережья Балтийского моря мы видим, что первые ее поселения на Готланде и на островах Западно-Эстонского архипелага также появились в сходных биотопах — на низменных выровненных островках с низкотравной растительностью (Сыроечковский, 1995; Black et al., 2014; Forslund, Larsson, 1991; Larsson et al., 1988; Leito, 1996; van der Graaf et al., 2007). При дальнейшем расселении на юг и юго-запад в Северной Германии и Голландии птицы продолжали гнездиться в низменных приморских местообитаниях (Сыроечковский, 1995; Feige et al., 2008). Однако при распространении на северо-восток, достигнув краев Балтийского кристаллического щита на Финском заливе, птицы начинают размножаться почти исключительно в скальном возвышенном ландшафте, избегая низких выровненных моренных островов (Kouzov et al., 2018; Väänänen et al., 2011). Исходя из вышесказанного видно, что выходы скал остаются предпочтительным для вида гнездовым биотопом, но бурный популяционный рост как бы выталкивает избыток птиц в новые, более распространенные местообитания.

Потепление климата в Арктике привело к более раннему прилету на места гнездования белошеких казарок и более позднему отлету с зимовок (Eichhorn et al., 2006; Lameris et al., 2018). Таким образом значительно сократилось время пребывания на промежуточных остановках (Розенфельд и др., 2021; Eichhorn et al., 2006). Однако на Северо-Западе России изменения миграционных стратегий белошеких казарок имеют противоположную направленность. Миграции птиц начи-

наются приблизительно на месяц раньше, чем 30 лет назад (Мальчевский, Пукинский, 1983). При этом идет образование новых миграционных стоянок на островах Финского залива (Коузов, 2010, 2015; Коузов, Лосева, 2014), на полях восточного Приладожья в районе г. Олонец (Артемьев и др., 2009, 2011, 2013; Лапшин и др., 2016), Прионежья у г. Шуя (Артемьев и др., 2010) и в дельте Северной Двины (Андреев, 2005).

Изменения миграционного поведения птиц можно объяснить тем, что емкость старых миграционных стоянок уже недостаточна для вмещения растущей популяции, и часть птиц вынуждена искать новые места остановок вдоль миграционного пути (Eichhorn et al., 2009). В результате миграционная стратегия вида меняется: часть птиц по-прежнему совершает дальний поздний безостановочный бросок на п-ов Канин после длительной стоянки в Западной Эстонии (Leito, 2008; Van der Graaf et al., 2006), в то время как другая часть перемещается короткими бросками после непродолжительных остановок, двигаясь “за зеленой волной” (Najafabadi et al., 2014, 2015), подобно гусям рода *Anser* (Drent et al., 1978; Van der Graaf et al., 2006). Этому способствует переход белошеких казарок на кормление на полях совместно с гусями (Артемьев и др., 2009, 2011, 2013; Лапшин и др., 2016; Розенфельд и др., 2021). Для сравнения, черная казарка, на зимовках и миграционных остановках питающаяся преимущественно морским растением зостерой *Zostera marina* (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Cramp, Simmons, 1977; Hassall et al., 2001), до настоящего времени вынуждена мигрировать одним дальним броском из Западной Эстонии в дельту Северной Двины в конце мая — начале июня (Мальчевский, Пукинский, 1983; Коузов, 2010; Андреев, 2005) во многом потому, что зостера между данными местами стоянок нигде более не произрастает.

На наш взгляд, вышеуказанные особенности экспансии белошекой казарки из арктических районов в места с более мягким климатом, практически синхронное с расселением в Арктике ее расселение в регионе Балтийского и Северного морей, а также существенная смена биотопического распределения и миграционной стратегии не могут быть объяснены только воздействием на птиц динамики климата и усиления мер по ее охране на местах зимовки и миграционных остановок. Подобные события, возможно, связаны с проявлением активно идущего микроэволюционного процесса (Бигон и др., 1989; Guo, 2014). Так, в конце 19-го века—первой половине 20-го столетия, под воздействием климатического песенума и усиления антропогенного пресса вид, вероятно, проходил через эволюционное “бутылочное горлышко”. В результате в популяции накопилось определенное количество особей с широкой нормой реакции на фотопериодические

и ландшафтно-климатические условия среды. И именно за счет этих птиц, при улучшении жизненных условий началась взрывной рост численности вида и практически синхронное расселение его в местах прежних миграционных остановок с весьма различными условиями обитания.

Следует обратить внимание, что большинство районов размножения казарок на Балтийском и Северном море являются ООПТ (Feige et al., 2008). В Швеции половина мест гнездования казарок представляет собой ООПТ, другая половина расположена в районах, которые использовались ранее в военных целях, и фактор беспокойства здесь до сих пор невысок (Feige et al., 2008), в Финляндии половина гнезд также находится на ООПТ (Valkama et al., 2011; Väänänen et al., 2011).

В российской части Финского залива казарки также гнездятся преимущественно в местах, которые до недавнего времени были закрыты для посещения (приграничная зона) и где уровень беспокойства был невысок. Однако после снятия ряда ограничений пограничного режима в 2017 г. здесь значительно чаще появляются туристы и возрастает уровень беспокойства для птиц.

В настоящее время существуют серьезные проблемы с охраной мест гнездования белошей казарки в регионе, несмотря на то что большая часть из них формально входит в состав ООПТ. Вне состава ООПТ находятся только острова Нерва, Гусиный, Малый Фискал и Туман. Остров Стоглаз входит в состав регионального природного парка “Кивипарк”, однако штата охраны здесь нет. Большая часть других островов у северного побережья Финского залива входит в состав организованного в 2017 г. федерального заповедника “Восток Финского залива”, однако до сих пор у заповедника отсутствуют штат охраны и инфраструктура. Таким образом, первостепенными задачами сохранения вида в регионе являются организация реального режима охраны на всех уже существующих ООПТ и организация региональных ООПТ на островах Нерва, Гусиный, Малый Фискал и Туман.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Все исследования и обработка данных производились авторами за собственный счет.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонова Е.В., Михалёва Е.В., Соколовская М.В., 2016. Гнездование канадской *Branta canadensis* и белошей казарки *B. leucopsis* казарок на островах Валаамского архипелага Ладожского озера // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1257. С. 801–802.
- Андреев В.А., 2005. Экологические особенности миграций гусеобразных в устьевой части Северной Двины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Симонов С.А., 2009. Особенности динамики весенних скоплений гусеобразных птиц *Anseriformes* на Олонецких полях Карелии в 2009 году // Русский орнитологический журнал. Т. 18. Экспресс-выпуск 522. С. 1891–1899.
- Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Симонов С.А., Логинов И.И., 2011. Особенности динамики весенних скоплений гусеобразных птиц *Anseriformes* на Олонецких полях Карелии в 2010 и 2011 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 20. Экспресс-выпуск 706. С. 2293–2300.
- Артемов А.В., Симонов С.А., Лапшин Н.В., Логинов И.И., 2013. Особенности динамики весенних скоплений гусеобразных птиц *Anseriformes* на Олонецких полях Карелии в 2013 году // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 933. С. 2948–2953.
- Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., 2010. Весенняя орнитофауна агроценозов поселка Шуя // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. СПб: Тускарора. Вып. 8. С. 30–38.
- Белопольский Л.О., 1956. Некоторые данные о полете птиц осенью 1954 года на побережье Белого моря и перспективах организации наблюдений за миграциями птиц в Карело-Финской ССР. Ежегодник Общества естествоиспытателей при Академии наук Эстонской ССР. Т. 49. С. 65–73.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 450 с.
- Бубырева В.А., Бузун В.А., Волкович Н.М., Коузов С.А., Шаповалова О.В., Шукин А.К., 1993. Отчет Кургальской экспедиции Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей в полевой сезон 1992 г. // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 2(10). С. 111–117.
- Бузун В.А., 1997. Остров Сескар (восточная часть Финского залива). Материалы первого семинара по программе “Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России”. СПб.: Тускарора. С. 42–49.
- Бузун В.А., 1998. Данные о миграции птиц на острове Сескар (Финский залив, Балтийское море) весной 1997 г. // Материалы второго семинара по программе “Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России” (18–20 февраля 1998 г., Москва). М.: ГУП ВТИИ. С. 47–69.
- Волков А.Е., 2013. Наблюдения за весенним пролетом птиц на Онежском полуострове в 2013 году // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 931. С. 2875–2892.
- Волков А.Е., Брагин А.В., Покровская И.В., Волкова Е.В., 2015. Весенний пролет гусей и лебедя-кликун на Онежском полуострове в 2014 г. // Казарка — Бюл-

- летень Рабочей Группы по Гусеобразным Северной Евразии. Вып. 18. С. 91–103.
- Волков А.Е., Чуприн И.И., 1995. Новые сведения о гнездовании белошейной казарки (*Branta leucopsis*) на острове Колгуев // Бюллетень РГГ. № 1. С. 47–50.
- Гаврило М.В., 1991. Белошекая казарка на острове Колгуеве // Материалы 10-й всесоюз. орнитологической конференции. Минск. Ч. 2. С. 128.
- Гуртовик В.В., Поповкина А.Б., Соловьёв М.Ю., 2015. Первый случай гнездования белошейной казарки на Таймыре // Казарка. Вып. 18. С. 25–29.
- Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П., 1997. О находке гнезда белошейной казарки на Финском заливе // Казарка. Вып. 3. С. 111–112.
- Гуртовик Е.Н., 1997. Условия гнездования белошеких казарок на острове Вайгач в 1996 году // Казарка. Вып. 3. С. 109–110.
- Иовченко Н.П., Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П., 2002. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 годах // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России. Труды Биологического НИИ. Т. 48. С. 100–120.
- Калякин В.Н., 1986. О распространении и экологии белошейной казарки на Острове Вайгач и Югорском полуострове // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука. С. 93–103.
- Карагичева Ю.В., 2011. Особенности экологии белошейной казарки (*Branta leucopsis*) при освоении новых местообитаний в Субарктике. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Кишинский А.А., 1979. Миграции белошейной казарки – *Branta leucopsis* (Bechst) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Аистообразные – Пластинчатоклювые). М.: Наука. 229 с.
- Кондратьев А.В., Зайнагутинова Э.М., Крукенберг Х., 2009. Современный статус и биология гусей на острове Колгуеве // Казарка. Т. 15. Вып. 2. С. 31–70.
- Коузов С.А., 1995. Новые сведения о некоторых видах казарок в Восточной части Финского залива // Бюллетень рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. № 1. С. 174–177.
- Коузов С.А., 2005. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипун, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива). Материалы 111 Междунар. симпозиума “Гусеобразные Северной Евразии”. Санкт-Петербург. С. 160–162.
- Коузов С.А., 2005а. Адаптации к открытым морским мелководьям у серых гусей, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива). Материалы 111 Междунар. симпозиума “Гусеобразные Северной Евразии”. Санкт-Петербург. С. 162–163.
- Коузов С.А., 2009. Летне-осенние скопления и транзитные миграции водно-болотных птиц на Кургальском полуострове в 2007 г. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. Вып. 6. С. 71–87.
- Коузов С.А., 2010. Весенняя миграция водно-болотных птиц на Кургальском полуострове в 2008 г. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-западе России. Вып. 7. С. 42–59.
- Коузов С.А., 2011. Миграции белошейной и черной казарок через Кургальский полуостров и сопредельные участки восточной части Финского залива. Тезисы 4-го совещания рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии “Гусеобразные Северной Евразии”. Элиста 24–29 марта 2011 г.
- Коузов С.А., 2015. О массовых стоянках белошейной казарки *Branta leucopsis* на Кургальском полуострове весной 2008 и 2015 годов // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1194. С. 3463–3467.
- Коузов С.А., 2016. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. № 2. С. 38–69.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2008. Первый случай гнездования белошейной казарки *Branta leucopsis* на Кургальском полуострове // Русский орнитологический журнал. Т. 17. № 423. С. 908–910.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2010. Наблюдения за миграциями водно-болотных птиц и миграционными стоянками 16.05–04.06.2009 г. на Березовых островах // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-западе России. Вып. 8. С. 83–88.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2010а. Гнездование серой утки в Ленинградской области // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. V Международный симпозиум 1–5 сентября 2010 г. Рабочеостровск, Карелия, Россия. Петрозаводск. С. 134–135.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2012. Серая утка в восточной части Финского залива: история заселения, биология и миграции // Бюллетень РГГ “Казарка”. Вып. 15. № 2. С. 106–139.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2013. Серый гусь (*Anser anser*) в Ленинградской области: основные тенденции многолетних изменений численности, экология, миграции и перспективы реинтродукции // Вестник охотоведения. Т. 10. № 1. С. 5–16.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2014. Биология лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. Т. 11. № 2. С. 199–203.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2020. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* в восточной части Финского залива: долговременная динамика численности, распределение и роль в местных экосистемах // Русский орнитологический журнал. Т. 29. № 2014. С. 6037–6038.
- Коузов С.А., Лосева А.В., 2014. О локальных путях пролета и миграционных стоянках морских птиц в восточной части Финского залива по результатам судовых учетов 2010–2013 гг. // Вестник охотоведения. Т. 11. № 2. С. 204–210.
- Коузов С.А., Лосева А.В., 2014а. О локальных путях пролета и миграционных стоянках морских птиц в восточной части Финского залива по результатам судовых учетов 2010–2013 гг. // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Тезисы докладов VI Международного симпозиума. 31 марта–4 апреля 2014 г. Черные камни, Карелия, Россия, Петрозаводск. С. 55–56.
- Коузов С.А., Шилин М.В., 2016. Основные тенденции многолетней динамики сообществ гидрофильных птиц островной зоны восточной части Финского

- залива // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1257. С. 799–801.
- Кривенко В.Г., 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 270 с.
- Кумари Э., 1963. Динамика численности некоторых мигрирующих морских птиц на Белом море и в восточной части Балтийского моря. Сообщения Прибалтийской Комиссии по изучению миграции птиц. Т. 2. С. 67–80.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая Школа. 350 с.
- Лапшин Н.В., Артемьев А.В., Симонов С.А., 2016. Численность белошейной казарки *Branta leucopsis* (Bechst) на весенних стоянках и ее статус в южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. № 7. С. 85–92.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 1. Л.: Изд. ЛГУ. 480 с.
- Мельников М.В., 2005. Первый случай гнездования белошейных казарок *Branta leucopsis* на Восточном Мурмане // Русский орнитологический журнал. Т. 14. № 304. С. 1022–1023.
- Мельников М.В., Плотников Р.В., 2017. Летопись природы по району архипелага Семь островов, Баренцево море, за 2016 год // Летопись природы Канда-лакшского заповедника. Кн. 62. С. 7–161.
- Мензбир М.А., 1895. Птицы России, 1. М. 836 с.
- Минеев Ю.Н., 1984. О гнездовании белошейной казарки на Югорском полуострове // Орнитология. Вып. 19. С. 183.
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю., 2004. Современное состояние малоземельской популяции белошейной казарки *Branta leucopsis* // Русский орнитологический журнал. Т. 13. Экспресс-выпуск 267. С. 655–661.
- Нейфельдт И.А., 1970. Обзор орнитологических исследований в Карелии. Труды Зоологического института Академии Наук СССР. Т. 47. С. 67–110.
- Носков Г.А., Федоров В.А., Гаинская А.Р., Сагитов Р.А., Бузун В.А., 1993. Орнитофауна островов восточной части Финского залива. Русский орнитологический журнал. Вып. 2 (2). С. 163–173.
- Пономарева Т.С., 1991. Белошейная казарка в окрестностях острова Колгуева // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Минск: Наука и техника. Ч. 2, кн. 2. С. 157–158.
- Пономарева Т.С., 1992. Гнездование белошейной казарки в районе острова Колгуев // Бюллетень московского общества испытателей природы. Вып. 98. № 2. С. 39–44.
- Птушенко Е.С., 1952. Отряд Гусеобразные. Подсемейство Гусиные. В кн.: Деметьев Г.П., Гладков Н.А. Птицы Советского Союза. М.: Советская Наука. С. 247–344.
- Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С., 2016. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // Журнал общей биологии. Т. 77. № 1. С. 16–37.
- Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В., Киртаев Г.В., Соловьев М.Ю., 2021. Влияние изменений условий гнездования в Арктике на экспансию российской популяции белошейной казарки (*Branta leucopsis*) // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 510–523.
- Рымкевич Т.А., Носков Г.А., Коузов С.А., Уфимцева А.А., Зайнагутдинова Э.М., Стариков С.А., Рычкова А.Л., Иовченко Н.П., 2012. Результаты синхронных учетов мигрирующих птиц в Невской губе и на прилегающих акваториях весной 2012 года // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. Вып. 9. С. 68–79.
- Сыроечковский Е.Е. мл., 1995. Новое в гнездовом распространении белошейных казарок в России // Казарка. Бюллетень РГГ. № 1. С. 39–45.
- Успенский С.М., 1951. Гнездовья белошейной казарки на Новой Земле // Охрана природы. М. С. 124–127.
- Фильчагов А.В., 1997. Массовое повторное гнездование белошейных казарок *Branta leucopsis* на полуострове Канин, Россия // Казарка. № 3. С. 101–197.
- Харитонов С.П., 2018. Материалы мониторинга орнитофауны участка “Бухта Медуза” // Летопись природы ФГБУ “Заповедники Таймыра”, 2018 г. Кн. 6. Норильск. С. 187–213.
- Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., 2015. Первая регистрация гнездования белошейной казарки *Branta leucopsis* на Онежском озере // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1152. С. 2021–2024.
- Храбрый В.М., Байбекова С.А., 2016. Гнездование белошейной казарки *Branta leucopsis* в Выборгском заливе (Ленинградская область) // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1235. С. 80–81.
- Шутова Е.В., Кожин М.Н., 2018. Белошейная казарка в Кандалакшском заливе Белого моря // Казарка. № 20. С. 127–129.
- Alsos I.G., Elvebakk A., Gabrielsen G.W., 1998. Vegetation exploitation by barnacle geese *Branta leucopsis* during incubation on Svalbard // Polar Research. V. 17. P. 1–14.
- Black J., Prop J., Larsson K., 2014. The Barnacle Goose. London: T & AD Poyser. 287 p.
- Bauer K., Glutz U.-N., 1968. Handbuch der Vogel Mittel Europas. Hrsg. Von G. Neuhammer. 2. Anseriformes. Frankfurt/Main: Akad. Verl.-Ges. P. 5–356.
- Boyd H., 1961. The number of Barnacle geese in Europe in 1959–60 // Wildfowl Trust Ann. Rep. 12. P. 116–124.
- Cherenkov A.E., Kouzov S.A., Semashko V.Y., Tertitski G.M., Semashko E.V., 2016. Present status of Razorbills *Alca torda* in Russia: occurrence, population and migrations // Marine Ornithology. V. 44. № 2. P. 207–213.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1977. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Oxford–London–New York: Oxford University Press. P. 1–722.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1983. Birds of Western Palearctic. Vol. 3. Oxford–London–New York: Oxford University Press. 913 p.
- Curry-Lindahl K., 1964. The situation of ducks, geese and swans in Norway, Sweden and Finland. Proc. Est. Europ. Meet. Wildfowl Conservat., St. Andrews, 1963. London: Nature Conservancy. P. 62–73.
- Drent R., Ebging B., Weijand B., 1978. Balancing the energy budget of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report // Verhandlungen der Ornithologische Gesellschaft in Bayern. V. 23. P. 239–264.
- Drent R.H., Eichhorn G., Flagstad A., Van der Graaf A.J., Litvin K.E., Stahl J., 2007. Migratory connectivity in Arctic geese: spring stopovers are the weak links in meeting targets for breeding // Journal of Ornithology. V. 148. № 2. P. 501–514.
- Eichhorn G., Afanasyev V., Drent R.H., van der Jeugd H.P., 2006. Spring stopover routines in Russian Barnacle Geese *Branta leucopsis* tracked by resightings and geolocation // Ardea. Vol. 94. P. 667–678.
- Ganter B., Larsson K., Syroechkovsky E.V., Litvin K.E., Leito A., Madsen J., 1999. Barnacle Goose *Branta leu-*

- copsis*: Russia // Baltic. In: Madsen J., Cracknell G., Fox A.D. (eds) Goose populations of Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publishing. Vol. 48. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands. National Environmental Research Institute, Rönne, Denmark. P. 270–283.
- Glazov P.M., Loshchagina J.A., Kondratyev A.V., Zaynagutdinova E.M., Kruckenberg H., Pokrovsky I.G., 2021. The long-term monitoring of bird populations on Kolguev island in the Barents sea // Arctic. V. 74 (Suppl. 1). P. 23–40.
- van der Graaf S.A.J., Stahl J., Klimkowska A., Bakker J.P., Drent R.H., 2006. Surfing on a green wave – how plant growth drives spring migration in the Barnacle goose *Branta leucopsis* // Ardea. V. 94. P. 567–577.
- van der Graaf S.A.J., Stahl J., Veeneklaas R.M.A., Bakker J.P., 2007. Vegetation characteristic of brackish marsh on Gotland and foraging choices of migrating and brood rearing geese // Ann. Bot Fennici. V. 44. P. 33–41.
- Gurtovaya E.N., Litvin K.E., 2001. Changes in Barnacle Goose nest distribution on Vaygach Island (1986–1997). Proc. 6th Annual Meeting of the Goose Specialist Group of Wetlands International. P. 28–29.
- van der Jeugd H.P., Eichhorn G., Litvin K.E., Stahl J., Larsson K., van der Graaf S.A.J., Drent R.H., 2009. Keeping up with early springs: rapid range expansion in an avian herbivore incurs a mismatch between reproductive timing and food supply // Global Change Biology. V. 15. Issue 5. P. 1057–1071.
- Feige N., van der Jeugd H.P., van der Graaf S.A.J., Larsson K., Leito A., Stahl J., 2008. Newly established breeding sites of the Barnacle Goose *Branta leucopsis* in North-western Europe – an overview of breeding habitats and colony development // Vogelwelt. № 129. P. 244–252.
- Filchagov A.V., Leonovich V.V., 1992. Breeding range expansion of Barnacle and Brent Geese in the Russian European North // Polar Research. V. 11. № 2. P. 41–46.
- Forslund P., Larsson K., 1991. Breeding range expansion of the Barnacle Goose *Branta leucopsis* in the Baltic area // Ardea. V. 79. P. 343–346.
- Fox A.D., Madsen J., 2017. Threatened species to superabundance: The unexpected international implications of successful goose conservation // Ambio. V. 46 (Suppl. 2). P. 179–187.
- Hahn S., Loonen M.J.J.E., Klaassen M., 2011. The reliance on distant resources for egg formation in high Arctic breeding barnacle geese *Branta leucopsis* // J. Avian Biol. V. 42. P. 159–168.
- Hassall M., Riddington R., Helden A., 2001. Foraging behaviour of brent geese, *Branta b. bernicla*, on grasslands: effects of sward length and nitrogen content // Oecologia. V. 127. P. 97–104.
- Hilden O., 1987. Recent changes in the sea-bird populations of Finland // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Таллин. С. 74–83.
- Karagicheva J., Rozenfeld S., van der Jeugd H., Rakhimberdiev E., 2011. A pilot analysis of diet composition of Barnacle Geese *Branta leucopsis* at a sub-arctic salt marsh on the Kanin peninsula, Russia // Goose Bulletin. V. 13. P. 3–7.
- Kondratyev A., Zaynagutdinova E., Kruckenberg H., 2013. Barnacle Goose *Branta leucopsis* abundance on Kolguev Island – current status and history of population growth // Wildfowl. V. 63. P. 56–71
- Kontiotkorpil J., Rusanen P., 2014. Survey of springtime arctic bird migration in Vyborg in 1988–2008 and in Kurortny District in 1992–2001 // Reports of the Finnish Environment institute. P. 39.
- Koop B., 1998. Die Brutansiedlung und Bestandentwicklung der Weißwangengans *Branta leucopsis* in Schleswig-Holstein // Limicola. V. 12. P. 72–76.
- Kouzov S., Zaynagutdinova E., Sagitov R., Rychkova A., 2018. Nesting of Barnacle Goose (*Branta leucopsis*) in the Russian part of the Gulf of Finland // Arctic. V. 71. № 1. P. 76–88.
- Kouzov S., Zaynagutdinova E., Kravchuk A., 2019. Late nesting makes Barnacle Geese *Branta leucopsis* sensitive to anthropogenic disturbance in the Russian part of the Baltic Sea // Wildfowl. V. 69. P. 160–175.
- Kouzov S.A., Gubelit, Y.I., Kravchuk A.V., Koptseva E.M., Zaynagutdinova E.M., Nikitina V.N., 2021. Seasonal changes in the diet of Mute Swans *Cygnus olor* in the recently colonised eastern Gulf of Finland // Wildfowl. V. 71. P. 83–107.
- Kruckenberg H., Hasse T., 2004. Nonnenganse (*Branta leucopsis*) als Brutvogel an der Unterems // Vogelkdl. Ber. Niedersachsen. V. 36. P. 83–88 [In German].
- Lameris T.K., van der Jeugd H.P., Eichhorn G., Dokter A.M., Bouten W., Boom M.P., Litvin K.E., Ens B.J., Nolet B.A., 2018. Arctic geese tune migration to a warming climate but still suffer from a phenological mismatch // Current Biology. V. 28. P. 1–7.
- Larsson K., Forslund P., Gustafsson L., Ebbinge B., 1988. From the high Arctic to the Baltic: the successful establishment of a Barnacle Goose *Branta leucopsis* population on Gotland, Sweden // Ornithologica Scandinavica. V. 19. P. 182–189.
- Leito A., 1996. The Barnacle Goose in Estonia // Estonia Maritime. V. 1. P. 1–103.
- Leito A., 2008. Internationally important staging areas for geese in Estonia // Vogelwelt. V. 129. P. 191–194.
- Madsen J., Cracknell G., Fox A.D., 1999. Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution // Wetlands International Publication. V. 48. P. 1–344.
- Meinger P.L., van Swelm N.D., 1994. Brandganzen *Branta leucopsis* als broedvogel in het Deltagebied // Limosa. V. 67. P. 1–5.
- Mortensen E., Hansen M., 1999. Ynglefugle på Saltholm 1998–1999. In: Københavns Amt og Københavns Lufthavn: Natur for waltnings rapport nr. 32, København. P. 49.
- Najafabadi S.M., Wang T., Skidmore A.K., Toxopeus A.G., Kölzsch A., et al., 2014. Migratory Herbivorous Waterfowl Track Satellite-Derived Green Wave Index // PLoS ONE. V. 9(9). P. e108331.
- Najafabadi S.M., Darvishzadeh R., Skidmore A.K., Kölzsch A., Vrieling A., Nolet B.A., Exo K.-M., Meratnia N., Havinga P.J.M., Stahl J., Toxopeus A.G., 2015. Satellite-versus temperature-derived green wave indices for predicting the timing of spring migration of avian herbivores // Ecological Indicators. V. 58. P. 322–331.
- Olsen K.M., 1992. Danmarks fugle – en oversigt. Dansk Ornitolog. Forening, København.
- Ouweneel G.L., 2001. Snelle groei van de broedpopulatie Brandganzen *Branta leucopsis* in het deltagebied // Limosa. V. 74. P. 137–146.
- Putkonen T.A., 1940. Tiedonantoja (*Chlidonias n. nigra*, *Locustella naevia*, *Branta leucopsis*, *Tadorna tadorna*) // Ornithologica Fennica. V. 17 (1). P. 8–9.
- Prop J., de Vries J., 1993. Impact of snow and food conditions on the reproductive performance of barnacle geese

- Branta leucopsis* // *Ornis Scandinavica*. V. 24. P. 110–121.
- Prop J., van Eerden M.R., Drent R.H., 1984. Reproductive success of the barnacle goose in relation to food exploitation on the breeding grounds, western Spitsbergen // *Norsk Polarinstittutt Skrifter*. V. 181. P. 87–117.
- Guo Q., 2014. Central-marginal population dynamics in species invasions // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 2. № 23. 17 p. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00023>
- Rutschke E., 1989. *Die Wildenten Europas: Biologie, Ökologie, Verhalten*. Berlin. 368 p.
- Shilin M., Chusov A., Lednova J., Kouzov S., 2014. Variety and vulnerability of waterbird community in the eastern part of the Gulf of Finland in the zone of “Nordstream” marine gas pipeline // *Baltic International Symposium (BALTIC)*. IEEE/OESDOI: 10.1109/BALTIC.2014.6887863. P. 1–6.
- Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A., 2011. 3rd Finnish Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and The Ministry of the Environment. URL: <http://atlas3.lintu-atlas> (Дата обращения: 20.09.2015).
- Väänänen V.-M., Nummi P., Lehtiniemi T., Luostarinen V.-M., Mikkola-Roos M., 2011. Habitat complementation in urban barnacle geese: from safe nesting islands to productive foraging lawns // *Boreal Environment Research*. V. 16 (suppl. B). P. 26–34.
- Väsänen R.A., Lammi E., Koskimies P., 1998. *Muuttuva pesimälinnusto*. Otava, Keuruu. 567 p.
- Voslamber B., van der Jeugd H.P., Koffijberg K., 2007. Numbers, trends and distribution of breeding goose populations in the Netherlands // *Limosa*. V. 80. P. 1–17.
- Zaynagutdinova E., Kouzov S., Batova P.R., Michailov Y.M., Kravchuk A.V., 2019. Spring migration stopovers of swans *Cygnus* sp. in the Russian part of the Gulf of Finland. *Wildfowl. Special Issue 5*. P. 123–138.
- Zimin V.B., Artemyev A.V., Lapshin N.V., 2002. Survey of spring bird migrations and stopovers in the Olonits fields in Karelia // *Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia*. 4-rd issue. St.-Petersburg. P. 18–28.

THE BALTIC POPULATION OF THE BARNACLE GOOSE (*BRANTA LEUCOPSIS* (BECHSTEIN1803)) IN THE BOREAL ZONE OF RUSSIA'S NORTHWEST

S. A. Kouzov^{1, *}, E. M. Zaynagutdinova¹, A. V. Kravchuk¹

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: skouzov@mail.ru

The Barnacle goose experienced a powerful numbers depression in the middle of the last century. The improvement of measures to protect the species in Western European wintering grounds and the climate warming in the Arctic caused an increase in the numbers of the species and a southward expansion of the range from the Arctic islands to the mainland coastal tundras over the last decades of the 20th century. Isolated breeding centers of the Barnacle goose were formed in places of migration stopovers on the coasts of the Baltic Sea and in wintering areas on the coasts of the North Sea. Since the last decade of the last century, the species has begun to settle in the boreal zone of Russia's Northwest. Based on the authors' original data and an analysis of pertinent literature, the process of Barnacle goose dispersal in the Leningrad Region, the Republic of Karelia and the Murmansk Region, the change in its status from a rare visitor to a mass migrant and common, but locally spread breeding species are examined in detail. The main features of the species' phenology, landscape and habitat distribution, and breeding biology are considered. The exponential growth of the abundance of the species occurring synchronously both in the Subarctic and in new nesting sites in the boreal and temperate climatic zones of Europe suggests that an active microevolutionary process takes place against the background of the impact of climate change and an improved protection of the species, thus makes it possible to consider the White-cheeked barrack as an interesting model species for various populational studies.

Keywords: dispersal, spatial distribution, landscape preference, habitat distribution, breeding biology, Gulf of Finland, Lake Ladoga