RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 3 (1), 2018

УДК 574.42 DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-1 REVIEW Open Access

СОЙКА (*GARRULUS GLANDARIUS*) И ЗООХОРИЯ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ (НА ПРИМЕРЕ НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ)

О. И. Евстигнеев

Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»,
Россия, 242180, Брянская область, станция Нерусса
E-mail: quercus_eo@mail.ru

И. А. Мурашев

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М. В. Ломоносова,
Россия, 125009, Москва, ул. Большая Никитская, 2
E-mail: ilyamurashev@gmail.com

М. С. Романов

Институт математических проблем биологии РАН, Институт прикладной математики имени М. В. Келдыша РАН,
Россия, 142290, Московская область, Пущино, ул. Проф. Виткевича, 1
E-mail: michael_romanov@inbox.ru

JAY (*GARRULUS GLANDARIUS*) AND ZOOCHORY IN FOREST COMMUNITIES (A CASE STUDY OF THE NERUSSA-DESNA POLESIE)

O. I. Evstigneev

State Nature Reserve "Bryanskii Les",
Nerussa Station, Bryansk Oblast, 242180, Russia
E-mail: quercus_eo@mail.ru

I. A. Murashev

Scientific and Research Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University,
2 Bolshaya Nikitskaya, Moscow, 125009, Russia
E-mail: ilyamurashev@gmail.com

M. S. Romanov

Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences,
Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences,
1 Prof. Vitkevich street, Puschino, 142290, Russia
E-mail: michael_romanov@inbox.ru

Аннотация. Сойка (*Garrulus glandarius*) – важный агент зоохории и участник сукцессионных процессов в лесах Евразии. Для выяснения ценотической роли сойки в работе поставлены следующие задачи: 1) определить дальность разноса диаспор растений этими птицами; 2) описать характер запасания сойками желудей дуба (*Quercus robur*); 3) выявить биотопические предпочтения соек при создании кладовых в растительном покрове. Для этого в основных типах сообществ Нерусcо-Деснянского полесья (Брянская область, Россия) закладывали площадки от 2,3 до 33,1 га. На них картографировали расположение биотопов (парцелл), а также фиксировали размещение кладовых, которые делали сойки. Предпочтения в выборе сообществ для создания кладовых выявляли, используя индекс избирательности Ивлева – Джекобса. Анализ литературы показал, что сойки участвуют в распространении диаспор более полусотни видов сосудистых растений, значительная часть которых относится к лесным, а меньшая – к луговым и болотным. Семена растений, которые созревают летом (*Malus sylvestris, Padus avium, Rubus idaeus* и др.), сойки перемещают эндозоохорным способом на расстояние до 900–1100 м. Это соответствует радиусу летнего участка обитания птиц. Семена, которые поспевают осенью (*Quercus robur, Corylus avellana, Sorbus aucuparia* и др.), переносятся сойками на расстояние до 200–480 м. Это радиус осеннего участка обитания птиц. За один полет птицы переносят от одного до девяти желудей. Большую часть кладовых они создают у основания стволов деревьев и кустарников, меньшую – на дереве в местах отхождения крупных ветвей и под валежником. Такое распределение кладовых неслучайно. Зимой, когда поверхность земли покрыта толстым и плотным снегом, темные стволы нагреваются солнечными лучами до положительных температур и формируют вокруг себя проталины, из которых легче извлекать запасенные желуди. Сойки в тайниках прячут обычно по одному желудю, редко – по два.

© 2018 Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Романов М. С. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

На водоразделе птицы предпочитают запасать желуди в старом елово-широколиственном лесу, меньше кладовых делают в молодых и средневозрастных березняках и сосняках. Это связано с тем, что в старом сообществе больше подходящих мест для создания тайников. В елово-широколиственном лесу сойки стараются прятать желуди в окнах и на небольших полянках с виргинильным подростом березы. В пойме реки при закладке кладовых птицы избегают больших открытых лугов, предпочитая прятать желуди в зарослях ивняка на прирусловом аллювии и на заболоченной старице, а также в разреженной дубраве паркового типа с луговым травяным покровом. Известно, что сообщества, где сойки предпочитают прятать желуди – начальные этапы формирования сомкнутой пойменной дубравы неморального состава. Сойка как единственный транспортировщик большого числа желудей на сотни метров – главный участник этих сукцессионных процессов.

Ключевые слова: сойка, *Garrulus glandarius*, *Quercus robur*, зоохория, желуди, сукцессия, хвойно-широколиственный лес.

Abstract. The Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*) is an important agent of zoochory and participant of the succession processes in European forests. To clarify the cenotic role of the Jay, we 1) determined the distance of plant diaspora dispersal; 2) described features of the stocking of oak acorns (*Quercus robur*); 3) identified biotopic preferences of jays for seed stock in vegetation cover. Studies were performed on sample plots of different size (from 2.3 to 33.1 ha) located in different vegetation types of the Nerussa-Desna Polesie (Bryansk region, Russia). Locations of biotopes (parcels) and of jays' storerooms were mapped on sample plots. Biotopic preferences at acorn hiding were estimated using Ivlev-Jacobs electivity index. Analysis of the data showed that Jays participate in the diaspora dispersal of fifty species of vascular plants; among these are many forest-dwelling species and a smaller number of meadow and marsh species. Jays transfer seeds of the summer-ripening species (*Malus sylvestris*, *Padus avium*, *Rubus idaeus* and others) endozoochorically over a distance of up to 900–1100 m that corresponds to the radius of summer home range of a jay. Seeds of the autumn-ripening species (*Quercus robur, Corylus avellana, Sorbus aucuparia* and other) are carried over a distance up to 200–480 m. It corresponds to the radius of a jay's autumn home range. One jay carries between 1 and 9 acorns per flight. Jays create most of their pantry at the bases of tree trunks and shrubs, sometimes – in the trees at the base of branches and under the fallen trees. This distribution of pantries is not random. In winter, when the ground is covered with thick, dense snow, the dark trunks are heated by the sun rays, forming thawed patches around their base, from where it is easier to retrieve stored acorns. Jays usually bury one acorn, rarely two, in their hiding place. At the watershed, jays prefer to hide acorns in the old spruce/broad-leaved forest, less so in the young and middle-aged birch or pine forest. This is due to the greater availability of suitable burial places in the old forest. In the spruce/broad-leaved forest, jays tend to hide acorns in treefall gaps and on small glades with virginile undergrowth of birch. In the floodplain jays completely avoid using large open meadows for hiding places; they prefer to hide acorns in the thickets of willow on the riverine alluvium and on marshy oxbows as well as in the sparse park-type oak forest with meadow grass cover. It is known that the vegetation communities, preferred by jays for acorn hiding, are the initial stages in the formation of the closed floodplain oak forest dominated by nemoral herbs. Jay is the main participant of these succession processes as it is only one transporter of large numbers of acorns for hundreds of meters.

Key words: Eurasian Jay, *Garrulus glandarius*, *Quercus robur*, zoochory, acorns, succession, coniferous-broadleaf forest.

Введение

Для изучения сукцессий и прогнозов развития лесных сообществ необходимы сведения о дальности и характере перемещения диаспор растений (семян, плодов, вегетативных зачатков) ветром и животными [1–5]. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах Евразии важный агент зоохории – сойка (*Garrulus glandarius* L.). Она перемещает не только желуди дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), но и семена других видов растений [6–8]. В литературе существует множество статей, посвященных трофической деятельности этого вида [9–12]. Однако для анализа сукцессий не хватает сведений о дальности разноса семян и характере запасания кормов сойкой, а также о ее биотопических предпочтениях при распределении желудей в растительном покрове.

В связи с этим в работе поставлены следующие задачи: 1) определить дальность разноса диаспор растений сойками; 2) описать характер запасания желудей дуба этими птицами; 3) выявить биотопические (ценотические) предпочтения соек при создании кладовых в растительном покрове.

Объект, район и методы исследования

Объект исследования. В центре внимания статьи – запасающая деятельность сойки (рис. 1). Эта птица широко распространена в Евразии и полностью включает в себя ареал дуба черешчатого. Живет оседло в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Иногда совершает локальные перемещения и разномасштабные кочевки в поисках корма [13–15].

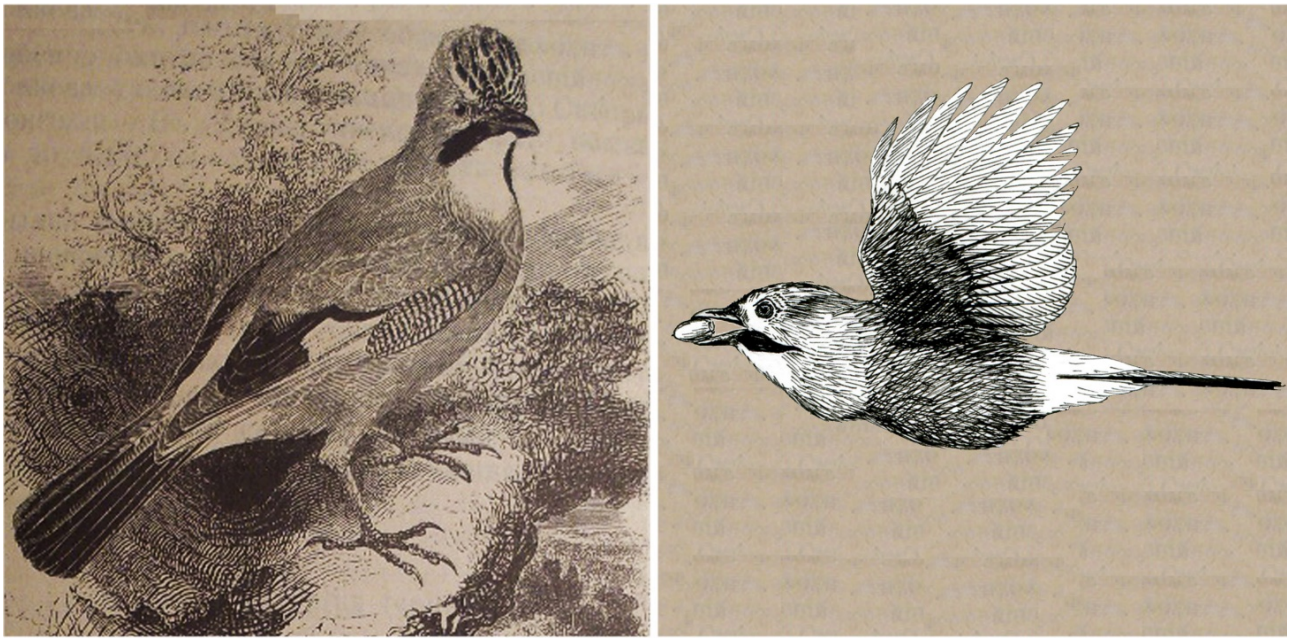

Рис. 1. Объект исследования – сойка. Слева – рисунок из книги М. А. Мензбира [14]. Справа – сойка во время транспортировки желудей дуба в клюве и в верхней части пищевода. Рисунок И. А. Мурашева. Тушь

Fig. 1. Object of study, the Eurasian Jay. The left picture is from the book by M. A. Menzbir [14]. The right picture shows a jay transporting oak acorns in its beak and in the upper part of the esophagus. Drawing by I. A. Murashev. Ink

Район исследования. Неруссо-Деснянское полесье по ботанико-географическому районированию относится к зоне северных широколиственных лесов (с небольшим участием ели), которые принадлежат Полесской подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [16]. С зоогеографической точки зрения рассматриваемое полесье входит в центрально-русский район провинции смешанных лесов бореально-лесной подобласти Палеарктической области [17].

Методы исследования. Для выявления биотопических предпочтений сойки при запасании желудей заложили четыре площадки в основных сообществах, представленных в Неруссо-Деснянском полесье: 1) на залежи, которая зарастает сосной разного возраста от 5 до 70 лет; 2) в средневозрастном сосняке (70 лет); 3) в старом хвойно-широколиственном лесу (120 лет); 4) на пойменном лугу (р. Нерусса). Все площадки имели сложную биотопическую (парцеллярную) структуру. Контуры биотопов (парцелл) картографировали с помощью GPS-навигатора и обрабатывали в геоинформационной системе на базе QGIS.

В 2011 и 2012 гг. в середине ноября в центральной части площадок выставляли кормушки с желудями. Сойки через день-два находили ящик с кормом и принимались активно растаскивать и запасать желуди. Места кладовых визуально регистрировал наблюдатель, а затем привязывал их к картам с помощью GPS. На кормушках отмечали число желудей, которое проглатывали сойки. Дополнительную информацию о местах запасания получили, обследуя леса в предзимье, по первому снегу. Тонкий слой снега не мешал сойкам делать кладовые. Оставленные на снегу следы были хорошо заметны и легко расшифровывались. В итоге на залежи обнаружили 107 кладовых, в средневозрастном сосняке – 100, в старом хвойно-широколиственном лесу – 156, а на пойменном лугу – 98.

Биотопические предпочтения сойки при создании кладовых выясняли, рассчитывая индекс избирательности Ивлева – Джекобса (E) [18, 19]:

$$E = \frac{U - A}{(U + A) - 2UA},$$

где U – интенсивность использования биотопа при запасании корма (доля запасенных в биотопе желудей), A – доступность биотопа для запасания корма (средняя доля желудей, попавших в биотоп при случайном распределении). Индекс избирательности может принимать значения от –1 (абсолютное избегание) до +1 (исключительное предпочтение), ноль – избирательность отсутствует.

Случайное размещение желудей моделировали, имитируя запасающую деятельность «неразборчивых соек». Радиус работы «неразбор-

чивых птиц» соответствовал натурным данным, а направления и места запасания генерировали случайным образом. При этом на всех четырех площадках при каждой имитации набор случайных точек соответствовал числу реально запасенных желудей (N = 107, 100, 156, 98). Значимость избирательности оценивали с помощью рандомизационного теста [20]. На каждой площадке выполнено по 10^4 имитаций. Вычисления выполняли в среде статистического программирования R [21] с использованием пакетов для работы с географическими данными sp, maptools и fossil.

Перечень видов растений, которые входят в состав корма сойки, получен на основе анализа литературы. Для выявления особенностей пищевого поведения животного все виды растений, составляющие корм, поделены на три крупные группы: лесные (неморальные, бореальные, боровые), луговые (в том числе опушечные) и болотные.

Результаты исследования

Черты трофической деятельности сойки, значимые для зоохории. Для изучения растительных сукцессий важны сведения о видовом составе семян и плодов, которыми питаются птицы. Анализ литературы показал, что сойка участвует в распространении диаспор как минимум полусотни видов сосудистых растений, значительная часть которых относится к лесным, а меньшая – к луговым и болотным (табл. 1). Это свидетельствует о том, что сойка – в основном лесной вид. Неслучайно орнитолог Ю. К. Эйгелис [22] выделяет лесные черты во внешнем облике и поведении сойки: мягкое оперение, короткие и широкие крылья, а также медленный, но маневренный полет. Детальный анализ корма выявил, что среди лесных растений эта птица питается семенами как неморальных, так и бореальных видов. Примеры неморальных растений – *Convallaria majalis, Corylus avellana, Fagus sylvatica, Quercus robur, Tilia cordata* и др. Примеры бореальных растений – *Daphne mezereum, Juniperus communis, Picea abies, Pinus sibirica, Sorbus aucuparia, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* и др. Это указывает на то, что сойка изначально – обитатель смешанных хвойно-широколиственных лесов. Следует отметить, что, согласно современным геоботаническим представлениям, чистые хвойные и широколиственные леса произошли от смешанных хвойно-широколиственных сообществ в результате деятельности человека [23, 24].

Таблица 1

Видовой состав растительных кормов сойки в лесах Восточной Европы

Table 1

Plant species composition in the Eurasian Jay's diet in the forests of Eastern Europe

Эколого-ценотические группы		Вид или род растений
Лесные (35)	Неморальные (22)	*Acer* spp., *Betula pendula* Roth, *Carpinus* spp., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Convallaria majalis* L., *Corylus avellana* L., *Euonymus europaea* L., *E. verrucosa* Scop., *Fagus sylvatica* L., *Lonicera xylosteum* L., *Malus sylvestris* Mill., *Padus avium* Mill., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Pyrus communis* L., *Quercus robur* L., *Sambucus nigra* L., *S. racemosa* L., *Swida sanguine* (L.) Opiz, *Tilia cordata* Mill., *Viburnum opulus* L., *Viola* spp., *Viscum album* L.
	Бореальные и боровые (13)	*Betula pubescens* Ehrh., *Daphne mezereum* L., *Frangula alnus* Mill., *Juniperus communis* L., *Majanthemum* sp., *Picea abies (L.) Karst.*, *Pinus sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L., *Rubus idaeus* L., *R. saxatilis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L.
Болотные (5)		*Empetrum nigrum* L., *Ribes nigrum* L., *Solanum dulcamara* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Oxycoccus palustris* Pers.
Луговые и опушечные (10)		*Asparagus officinalis* L., *Cerasus fruticosa* Pall., *Clematis* sp., *Crataegus* spp., *Fragaria vesca* L., *F. viridis* (Duch.) Weston, *Prunus spinosa* L., *Rhamnus catharctica* L., *Rosa* spp., *Rubus caesius* L.
Источники информации: [6–8, 14, 25–34]		

П р и м е ч а н и е. В скобках указано число видов растений. Культурные растения в таблице не перечислены.

Диаспоры растений, потребляемые птицами, могут участвовать в формировании сообществ только при двух условиях: 1) если сохраняется их жизнеспособность после прохождения через пищеварительный тракт; 2) если собранные и запасенные семена недоиспользуются живот-

ными. Исследования Б. В. Образцова [7] показали, что жизнеспособность семян *Asparagus officinalis, Convallaria majalis*, *Euonymus europaea*, *Fragaria vesca, Viburnum opulus,* прошедших через пищеварительную систему сойки, составляет 100 %, *Euonymus verrucosa* – 86 %, *Frangula alnus* – 68 %, а *Rubus caesius* – 55 %. Наши наблюдения выявили тот факт, что часть желудей дуба и орехов лещины, которые спрятаны в кладовых, не используются сойками. Они прорастают весной (рис. 5,*в*,*г*). О недоиспользовании запасов сойками пишут и другие авторы [11, 33]. В. Н. Воробьев [35], изучая трофическую деятельность птиц, показал, что они за осень запасают в 4–6 раз больше семян, чем могут съесть. Это существенно снижает риск гибели животных от голода, если значительную часть кладовых разорят мышевидные грызуны. Кроме того, эта черта поведения сойки (недоиспользование запасов) способствует распространению дуба черешчатого и других видов растений. Приведенные факты говорят о том, что сойка – активный участник эндозоохории и синзоохории в растительном покрове. Эндозоохория – распространение диаспор, прошедших через пищеварительный тракт животных, а затем выброшенных с погадками или с пометом. Синзоохория – распространение диаспор, связанное с перемещением их животными с целью запасания в кладовых или поедания в гнездах и на кузницах [5, 6].

Биоценотическое значение сойки. Одна из биоценотических функций, которую выполняет сойка – это организация внутриценотических потоков диаспор растений. О том, что сойка перемещает диаспоры преимущественно в пределах одного типа сообществ, свидетельствует преобладание в составе корма лесных видов, на долю которых приходится 70 % (см. табл. 1). Кроме того, наши исследования выявили, что большая часть запасенных семян (свыше 2/3) остается в родном лесу [3]. Эти потоки диаспор нужны для сохранения популяций растений в сообществе, для поддержания видового разнообразия ценоза, а также для обеспечения сукцессий семенами. Пример внутриценотических сукцессий с участием сойки – зарастание окон, которые появляются на месте вывалов одного или нескольких деревьев. Об участии сойки в зарастании лесных прогалин пишет А. Н. Формозов [31]: «…Некоторая часть запасов в сомкнутом ельнике находилась в районе небольших “окон” сплошного полога леса». Американские ученые, изучая голубую сойку (*Cyanocitta cristata* L.), которая также запасает желуди дуба, показали, что наибольшую плотность тайников она создает в окнах зрелого леса [36].

Сойка создает и межценотические потоки диаспор. Об этом свидетельствуют два обстоятельства. Во-первых, в состав корма, помимо лесных растений, входят луговые и болотные виды – на их долю приходится 30 % (см. табл. 1). Во-вторых, наблюдения в Неруссо-Деснянском полесье показали, что сойка во время запасания корма может выносить за границы сообщества до 1/3 семян [3]. Эти потоки необходимы для смены сообществ, которые относятся к разным типам. Примеры таких смен: 1) зарастание луга лесом; 2) смена сосняка елово-широколиственным лесом; 3) преобразование теневого широколиственного леса неморального состава под воздействием выпаса и сенокошения в светлый парковый лес с остепненным травяным покровом.

Сойка и особенности запасания желудей. Основной корм соек осенью, зимой и в начале весны – желуди [11, 37, 38]. Птицам приходится делать большие запасы желудей в тайниках, которые еще называют «кладовыми», «магазинами», «ухоронками» и «потаенными местами». Осенняя страда у соек начинается в конце августа и заканчивается в ноябре. А. Н. Формозов [31] пишет, что в эту пору запасающая деятельность продолжается весь день, в течение которого птицы делают не менее 30 рейсов с грузом из 5–7 желудей. В итоге каждая из соек за осень перемещает от 10 до 20 тыс. плодов дуба. Другие авторы рассчитали, что одна птица за осень запасает от 6 до 11 тыс. желудей [9, 39].

В этой связи у сойки выработались приспособления для транспортировки большого количества корма на значительное расстояние. Анатомические исследования, проведенные Ю. К. Эйгелисом и Б. В. Некрасовым [40], показали, что эти птицы переносят желуди в растяжимом пищеводе. Корм помещается в верхнюю сильно расширяющуюся часть пищевода, а нижняя в это время резко сужается. По сведениям разных орнитологов в этом своеобразном мешке птица переносит неодинаковое число желудей: до 3 [9, 12], до 4–5 [38], от 1 до 6 [37], до 5–7 [31], до 7 [28], до 9 [22]. Наши данные показывают, что сойка в пищеводе переносит от 1 до 6 плодов дуба. Одновременно (в 90 % случаев) птица прихватывает еще один желудь и несет его в клюве (рис. 2). I. Bossema [11] пишет, что число желудей, захваченных сойкой, положительно коррелирует с дальностью их транспортировки: если птица взяла один желудь, то прячет его, как правило, в радиусе 20 м, если два, то в границах 40 м, а если собрала от 3 до 5 желудей, то старается унести за 100 м.

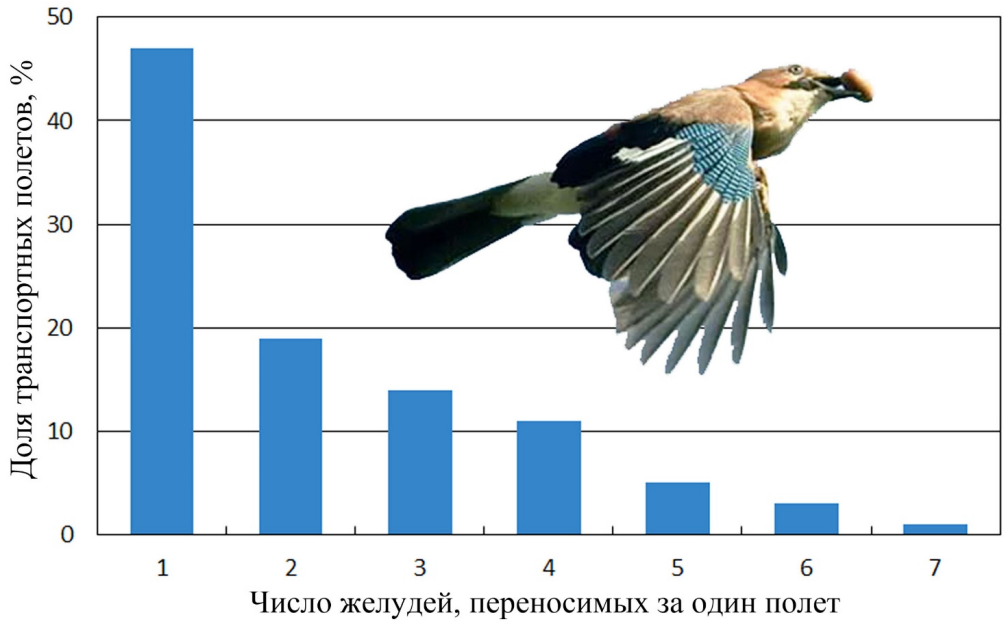

Рис. 2. Доля транспортных полетов сойки с разным числом желудей в верхней части пищевода и в клюве. 111 наблюдений

Fig. 2. The proportion of the Eurasian Jay transport flights with a different number of acorns in the expanded part of the esophagus and in the beak. Vertical axis – percent of transport flights, horizontal axis – the number of acorns that the jay carries during one flight. Number of observations = 111

Анализ литературы показал, что сойка делает кладовые в разных местах: у основания стволов деревьев и кустарников [28, 31, 41, 42], на деревьях в местах отхождения ветвей, а также в дуплах [10, 14, 43], под валежником и камнями [38], в нежилых муравейниках [31]. Наши исследования в елово-широколиственном лесу выявили, что сойка бо́льшую часть кладовых создает у основания стволов деревьев и кустарников, меньшую – на дереве и под валежником (рис. 3, 4). Аналогичную закономерность в создании тайников отмечал А. Н. Формозов [31] в Московской области. У комлей крупных деревьев он насчитал 145 потаенных мест для хранения желудей, что составляло 70 % от числа учтенных. Такое распределение кладовых неслучайно. Наши наблюдения показали, что зимой, когда поверхность земли покрыта толстым и плотным снегом, темные стволы нагреваются солнечными лучами до положительных температур и формируют вокруг себя проталины, из которых легче извлекать запасенные желуди (рис. 5,*а*,*б*).

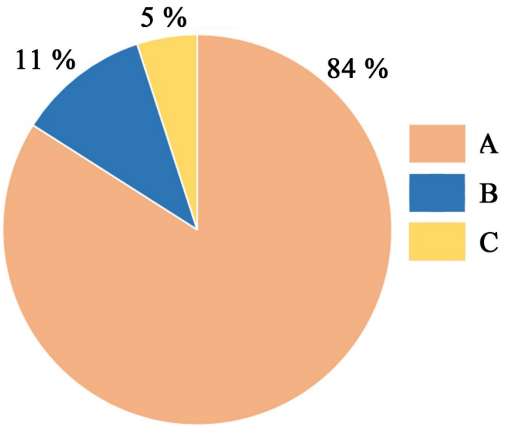

Рис. 3. Распределение кладовых из желудей по разным местам, которые сделала сойка в хвойно-широколиственном лесу. Места кладовых: *A* – у основания стволов деревьев и кустарников; *B* – на дереве в основании ветвей; *C* – под валежником. Суммарное число кладовых = 44

Fig. 3. Distribution of jay pantries with acorns to different locations in a coniferous-broadleaf forest. Location of pantries: *A* – at the bases of the trunks of trees and shrubs; *B* – on trees at the bases of branches; *C* – under fallen trees. Total number of discovered pantries = 44

Рис. 4. Сойка собирается спрятать желудь у основания ствола ели (*Picea abies*).
Рисунок И. А. Мурашева. Акварель

Fig. 4. The Eurasian Jay before hiding an oak acorn at the base of the spruce tree (*Picea abies*).
Drawing by I. A. Murashev. Watercolor

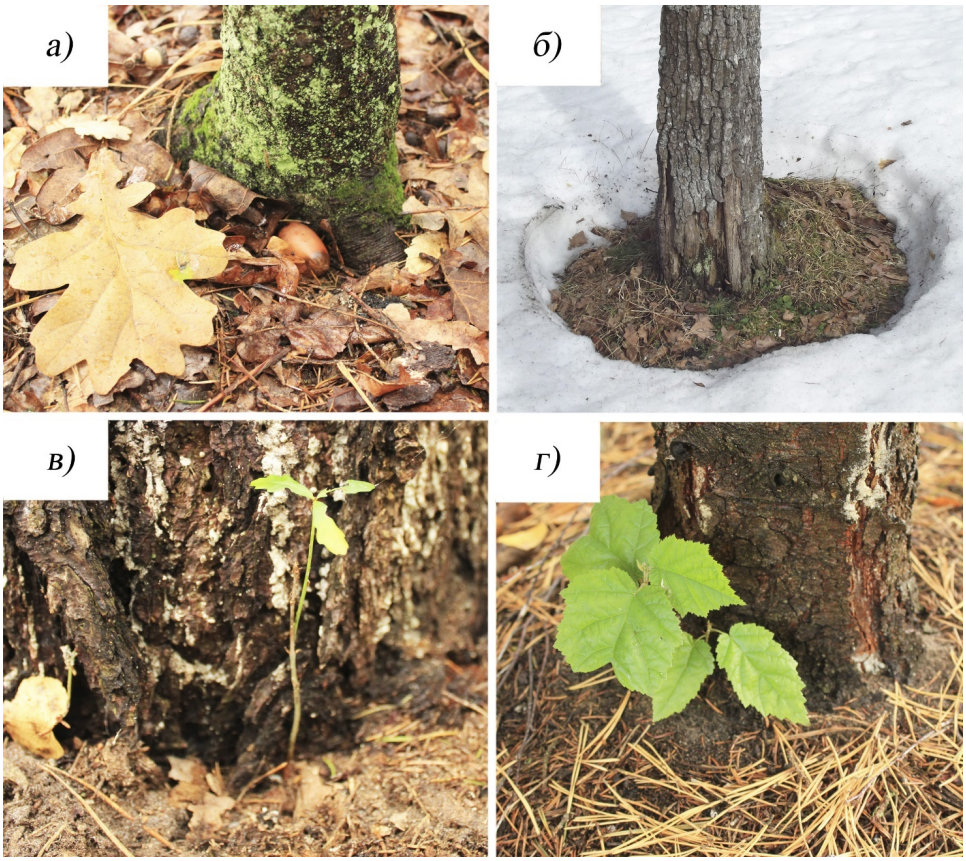

Рис. 5. Особенности и результаты запасающей деятельности сойки:
а – желудь, спрятанный у основания ствола ели (*Picea abies*), был прикрыт листом дуба, который на фотографии находится слева; *б* – проталина вокруг ствола дерева, благодаря которой удобно доставать запасы; *в* – ювенильный дуб у основания дерева, который пророс из спрятанного желудя; *г* – две ювенильные особи лещины обыкновенной (*Corylus avellana*), которые проросли из орехов, запасенных у основания ели (*Picea abies*)

Fig. 5. Features and results of the storing activity of the Eurasian Jay:
a – the acorn hidden at the base of spruce trunk (*Picea abies*) was covered with an oak leaf (on the left); *б* – thawed patch around the trunk of the tree, convenient for extracting supplies; *в* – juvenile oak at the base of a tree, sprouted from a hidden acorn; *г* – two juveniles of the common hazel (*Corylus avellana*), sprouted from the nuts stored at the base of the spruce (*Picea abies*)

Нередко метель засыпает проталины снегом. Сойки могут раскапывать запасы при толщине снежного покрова не более 25 см [31]. При большей высоте снега птицы кормятся на месте жировок косуль [29] и на пороях кабанов [44]. Копытные разрывают снег, и сойки получают доступ к желудям и другому корму (рис. 6,*а*). При глубоком снеге птицы пользуются также прикопками белок, которые находят соичьи запасы, скрытые под снежным покровом толщиной 70 см и более (рис. 6,*б*). Примечательно, что величина тела белки и габариты ее снежных ходов соответствуют размерам сойки, которая благодаря прикопкам легко проникает до самой земли [31]. Уничтожение охотниками белок и диких копытных существенно усложняет добывание корма в многоснежные зимы. Это вынуждает соек откочевывать в другие места [31, 44].

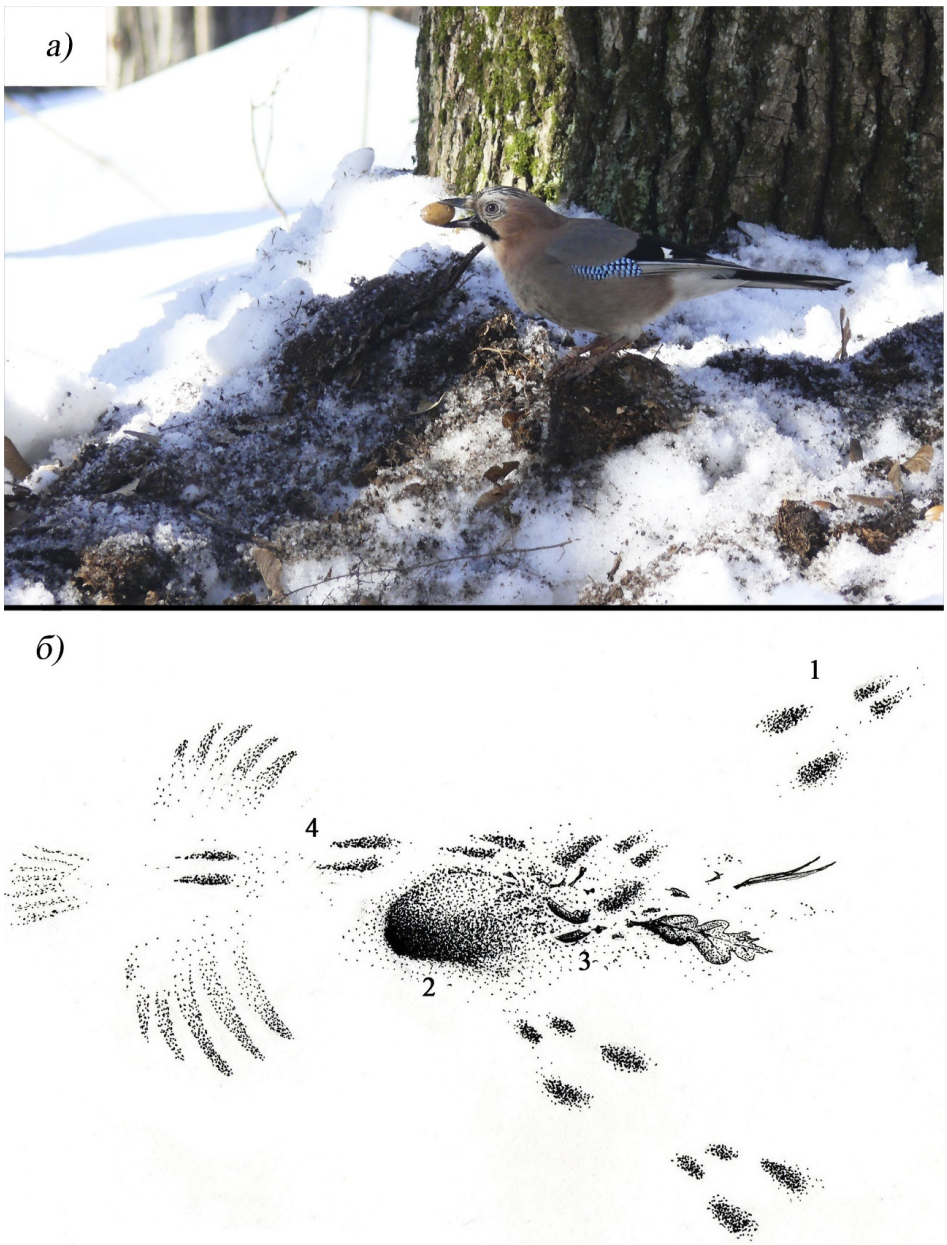

Рис. 6. Добывание корма сойками зимой:
а – сойка обнаружила желудь на пороях кабана (*Sus scrofa* L.); *б* – при глубоком снеге сойка пользуется прикопками белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris* L.), которая находит желуди под снежным покровом. Обозначения: *1* – следы белки; *2* – прикопка (снежный ход) белки; *3* – оболочки желудя, оставленные белкой; *4* – следы сойки. Рисунок И. А. Мурашева. Тушь

Fig. 6. Feeding of Eurasian Jays in winter:
a – a jay finds an acorn in a boar burrow (*Sus scrofa* L.); *б* – with deep snow, jays use burrows of the common squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) which search acorns under the snow cover. Legend: *1* – footprints of a squirrel; *2* – burrow (snow-hole) of a squirrel; *3* – acorn shells left by the squirrel; *4* – tracks of a jay. Drawing by I. A. Murashev. Ink

Наши наблюдения показали, что сойка прячет в тайниках желуди поштучно, редко – по два. Другие исследователи отмечают, что число кладовых, как правило, соответствует количеству переносимых желудей [10–12, 45]. Однако орнитолог И. Н. Попов [42] показал, что в одной ухоронке сойка может спрятать три желудя. А. Н. Формозов [31] пишет, что в тайник птица закладывает от пяти до семи плодов дуба. Во время устройства кладовых сойка приближается к основанию дерева, пригибает голову к земле и резкими толчкообразными движениями выбрасывает изо рта желудь и заталкивает его в подстилку. После этого, оглядываясь по сторонам, берет в клюв опавшие листья и прикрывает тайник (см. рис. 5,*а*). Затем перепрыгивает к другому стволу и повторяет запасающие действия. Это происходит до тех пор, пока птица не опустошит пищевод. Хранение желудей небольшими порциями, особенно по одному, снижает риск их расхищения мелкими мышевидными грызунами, а также уменьшает вероятность развития грибковых заболеваний [11]. Большинство желудей сойка прячет под подстилкой и в земле. По мнению лесоводов, плоды дуба лучше переносят зимы под защитой подстилки и снега [46].

Сойка и дальность разноса желудей и других диаспор. Дальность массового перемещения диаспор растений можно оценить через размеры (радиус) участков обитания животных [3]. Летом площадь индивидуального (домашнего) участка сойки составляет 253–360 га [34, 48]. Эти сведения позволяют предположить, что диаспоры растений, которые созревают летом (например, *Malus sylvestris, Padus avium, Rubus idaeus*), могут перемещаться сойкой эндозоохорным способом на расстояние до 900–1100 м, что соответствует радиусу летнего участка обитания птицы. Однако к осени, сезону активного запасания корма, участок обитания птицы сокращается до 13–71 га [34, 48]. Можно сделать заключение, что диаспоры, которые поспевают осенью (например, *Quercus robur, Corylus avellana, Sorbus aucuparia*), переносятся сойкой на расстояние до 200–480 м, что соответствует радиусу осеннего участка обитания птицы. Следует отметить, что размеры индивидуального участка сойки в осенний период сопоставимы с площадью, на которой может устойчиво существовать дубрава [49].

Прямые наблюдения за дальностью перемещения желудей сойкой, проведенные орнитологами (табл. 2), однозначно свидетельствуют, что основную массу плодов птица разносит в пределах индивидуального участка. А. Н. Формозов [31] считает, что при таком рассредоточении кладовых по территории можно избежать расхищения запасов мышевидными грызунами (рыжей полевкой, желтогорлой мышью и др.), которые обычно концентрируются около плодоносящих дубов.

Таблица 2

Прямые наблюдения за дальностью разноса желудей сойкой по литературным и собственным данным

Table 2

Direct observations of the distance of acorn dispersal by the Eurasian Jay according to published and personal data

Дальность разноса желудей, м	Источники информации
15–100	[41]
70–100	[25, 26]
100–150	[28, 29]
50–200	[38]
20–300	[11]
100–300, 1000	[31]
200–300	[45]
5–410 (медиана 50)	Данные авторов
200–450	[7]
300–700	[47]
5–1000 (медиана 263)	[12]
1200	[9]

Как только сойка соберет урожай на собственном участке, она летает за желудями на соседний. При этом собранный корм старается спрятать на своей территории [10, 11]. Возвращаясь, она пролетает иногда около одного километра [9, 12, 31]. В случае неурожая дуба сойка может летать за желудями на значительное расстояние – от 2 до 6 км [34, 50]. Видимо,

такая пластичность в кормовом поведении, с одной стороны, позволяет сойке сделать достаточные запасы на своем участке, а с другой – обеспечить родное сообщество необходимым количеством желудей для внутриценотических сукцессий.

Наши совокупные наблюдения показали, что сойка перемещает желуди на дистанцию от 5 до 410 м. При этом медианное расстояние составляет всего 50 м (см. табл. 2). Это свидетельствует о том, что сойка предпочитает прятать желуди на собственном участке недалеко от плодоносящего дерева. Детальные исследования показали, что дальность разноса желудей зависит от типа сообщества: так, в старом хвойно-широколиственном лесу медианное расстояние оценено в 39 м (максимум 150 м), в средневозрастном сосняке – в 32 м (максимум 70 м), на пойменном лугу с отдельными куртинами дубов и древовидных ив – в 75 м (максимум 280 м), а на зарастающей залежи – в 82 м (максимум 410 м) (рис. 7). Эти различия в транспортировке желудей зависели от дальности расположения подходящих мест для создания кладовых. В хвойно-широколиственном лесу и в сосняке пригодные участки для тайников в виде основания стволов деревьев находились рядом с источником желудей (кормушкой). На лугу и на залежи сойке приходилось преодолевать бо́льшие расстояния в поисках подходящих мест для кладовых.

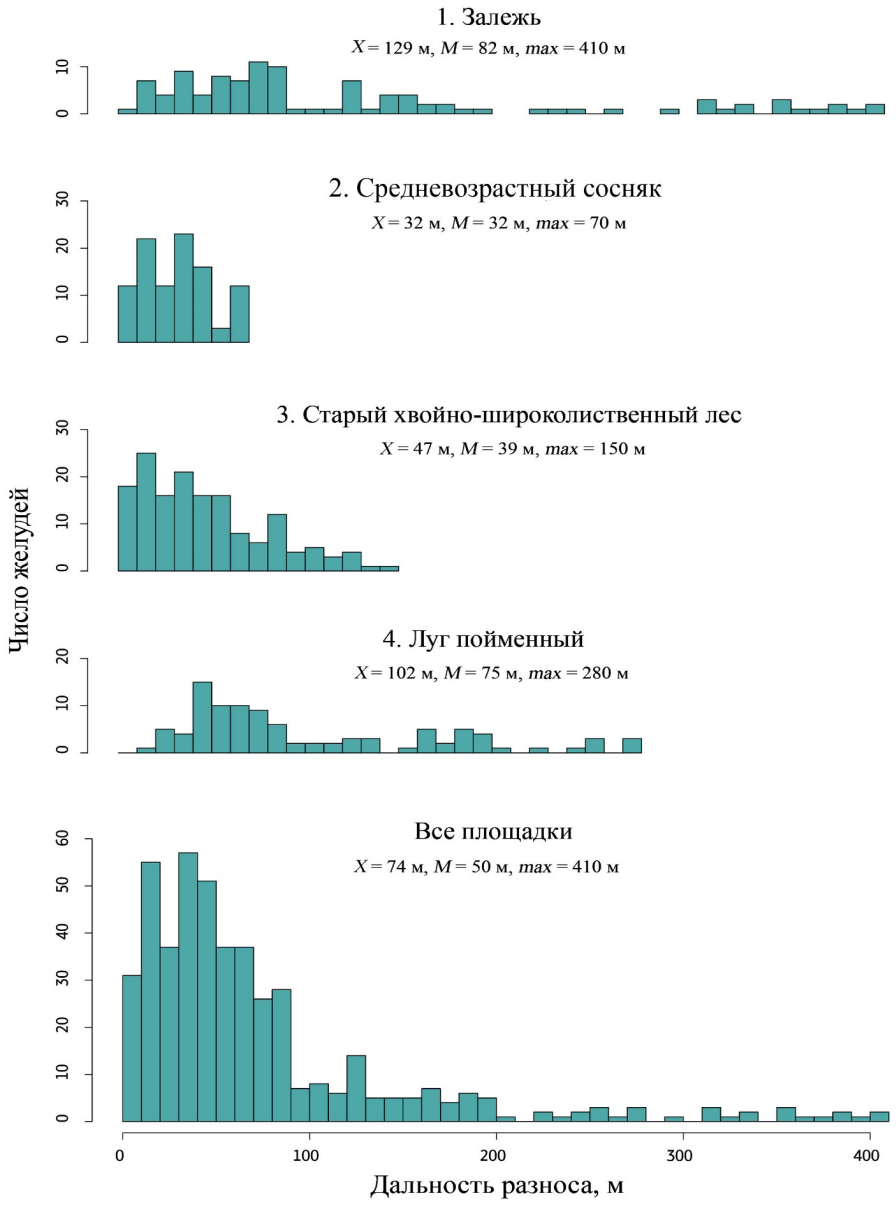

Рис. 7. Распределение желудей по дальности во время запасающей деятельности сойки в четырех типах сообществ и во всех ценозах. *X* – среднее арифметическое; *M* – медиана; *max* – максимальное значение

Fig. 7. Distance distribution of routes taken by European jays in four types of plant communities and in all types of communities. *X* – arithmetic mean; *M* – median; *max* – maximum value

Сойка и биотопические предпочтения в запасании желудей. Особенности запасания желудей сойками зависят от ценоза и его структуры. В этой связи размещение кладовых проанализировали в основных типах сообществ, которые представлены на территории Неруссо-Деснянского полесья: 1) залежь; 2) средневозрастный сосняк; 3) хвойно-широколиственный лес; 4) пойменный луг.

Залежь. Она неравномерно зарастает сосной обыкновенной и березой бородавчатой. Это связано с тем, что разные части залежи были заброшены не одновременно. К моменту изучения на ней сформировалось три варианта биотопов (парцелл), в которых сойка делала запасы: 1) с единичным имматурным подростом сосны и березы пятилетнего возраста, высота которого не более 1,5 м; 2) с сомкнутым виргинильным подростом сосны и березы высотой 5 м и возрастом 15 лет; 3) сомкнутый средневозрастный сосняк высотой 20 м и возрастом 70 лет (рис. 8). Такая мозаичность растительного покрова влияет на характер размещения кладовых. Из 107 желудей бо́льшую часть (67 шт.) сойки запасли на залежи с виргинильным подростом, вдвое меньше – на залежи с имматурным подростом, а в десяти случаях – в средневозрастном сосняке (табл. 3).

Таблица 3

Расчет биотопической избирательности сойки при запасании желудей. Названия биотопов даны по доминирующим видам растений

Table 3

Calculation of biotopic preferences of the Eurasian Jay for the storage of acorns. Biotopes are named by dominant species

№	Биотопы (парцеллы)	*S*	*N*	*A*	*U*	*E*	*p*
	Залежь						
1	С единичным имматурным подростом сосны и березы	12,03	30	0,73	0,28	–0,75	<0,0001
2	С сомкнутым виргинильным подростом сосны и березы	13,26	67	0,26	0,63	+0,66	<0,0001
3	Сомкнутый средневозрастный сосняк	7,80	10	0,01	0,09	+0,81	<0,0001
	Средневозрастный сосняк						
1	С имматурным подростом дуба и ели	1,95	58	0,73	0,58	–0,32	<0,001
2	С виргинильным подростом дуба	0,01	4	0,02	0,04	+0,34	*ns*
3	С виргинильным подростом ели	0,29	33	0,10	0,33	+0,63	<0,0001
4	Поляна без подроста деревьев	0,14	5	0,19	0,05	–0,63	<0,0001
	Хвойно-широколиственный лес						
1	Старый ЕШЛ с виргинильным подростом липы и клена	0,82	79	0,52	0,51	–0,02	*ns*
2	Старый ЕШЛ с виргинильным подростом ели	0,06	6	0,04	0,04	0	*ns*
3	Средневозрастный сосняк с виргинильным подростом дуба	2,34	21	0,20	0,13	–0,25	<0,05
4	Средневозрастный березняк с виргинильным подростом липы и клена	0,85	4	0,17	0,03	–0,74	<0,0001
5	Поляна с виргинильным подростом березы	0,42	46	0,08	0,29	+0,65	<0,0001
	Луг пойменный						
1	Луг без подроста деревьев	9,19	0	0,81	0,00	–1,00	<0,0001
2	Средневозрастная разреженная дубрава	0,50	12	0,05	0,12	+0,44	<0,0001
3	Молодой ивняк на русловом аллювии	1,25	27	0,01	0,28	+0,95	<0,0001
4	Средневозрастный ивняк на заболоченной старице	0,85	58	0,12	0,59	+0,83	<0,0001
5	Старовозрастная сомкнутая дубрава	2,23	1	0,01	0,01	0	*ns*

Обозначения: *S* – площадь биотопа; *N* – число желудей, запасенных в биотопе; *A* – доступность биотопа (средняя доля желудей, попавших в биотоп при случайном распределении); *U* – интенсивность использования биотопа (доля реально запасенных в биотопе желудей); *E* – индекс избирательности Ивлева – Джекобса; *p* – уровень значимости (*ns* – нет значимых отличий); ЕШЛ – елово-широколиственный лес.

Кормушку с желудями разместили на залежи с единичным имматурным подростом (рис. 8). При случайном разносе на ней должно быть спрятано 73 % желудей, однако птицы сделали только 28 % запасов (см. табл. 3). При этих обстоятельствах индекс избирательности Ивлева – Джекобса оказался отрицательным (E = –0,75). Другими словами, сойки старались избегать залежей с единичным имматурным подростом, стволики которого малопригодны для создания тайников, поскольку не формируют вокруг себя проталины и не создают доступ к желудям. Кроме того, редкий имматурный подрост не защищает запасающих птиц от врагов. Примерно такую же площадь занимает залежь с сомкнутым виргинильным подростом (см. рис. 8). Сойки во время транспортировки желудей на эту часть залежи преодолевали расстояние от 25 до 360 м. При случайном разносе среди виргинильного подроста могло быть спрятано только 26 % желудей. Птицы тем не менее сделали здесь 63 % кладовых. По этой причине индекс

избирательности оказался положительным (E = +0,66). Иначе говоря, сойки старались прятать желуди на залежи с виргинильным подростом. Стволики этого подроста толще и вокруг себя создают проталины, удобные для изъятия кладовых. Одновременно сомкнутый виргинильный подрост защищает соек, делающих запасы, от хищных птиц. Наименьшую площадь занимает средневозрастный сосняк, который расположен на удалении 360 м и более от кормушки. Имитация случайного разноса показала, что в сосняке можно спрятать лишь 1 % желудей. Однако сойки реально заложили в нем 9 % тайников. Индекс избирательности оказался равным +0,81 (см. табл. 3). Следовательно, из всего набора биотопов, представленных на залежи, сойки при создании кладовых отдавали явное предпочтение средневозрастному сосняку. Он обладает бо́льшими защитными свойствами. Кроме того, вокруг стволов взрослых деревьев зимой формируются крупные проталины, которые обеспечивают беспрепятственный доступ к запасенным желудям.

Средневозрастный сосняк. Под пологом сосняка возобновляются дуб черешчатый и ель европейская. Подрост размещается биогруппами. В результате формируются следующие биотопы (парцеллы): 1) сосняк с имматурным подростом дуба и ели; 2) сосняк с виргинильным подростом дуба; 3) сосняк с виргинильным подростом ели; 4) небольшая поляна без подроста (см. рис. 8). Такое мозаичное размещение подроста влияет на запасающие действия сойки. Из 100 желудей значительную часть (58 шт.) сойка спрятала в парцеллах с имматурным подростом дуба и ели, 33 желудя – в парцеллах с виргинильным подростом ели, 4 – в парцеллах с виргинильным подростом дуба, а 5 желудей – на небольшой поляне (см. табл. 3).

В этом сосняке к кормушке с одной стороны примыкала небольшая поляна без подроста деревьев (см. рис. 8). Имитация случайного разноса показала, что на ней должно быть спрятано 19 % желудей, однако птицы сделали только 5 % кладовых. При этих обстоятельствах индекс избирательности оказался отрицательным (E = –0,63). Это связано с тем, что сойки старались не посещать открытую поляну, поскольку она хорошо просматривалась хищниками и на ней мало подходящих мест для тайников. С другой стороны к кормушке примыкал сосняк площадью 1,95 га с имматурным подростом дуба и ели. При случайном разносе в нем должно было быть сделано 73 % тайников, реально же сойки создали 58 % кладовых. По этой причине индекс расположился в отрицательной зоне (E = –0,32). Другими словами, сойки в сосняках выбирали другие биотопы, поскольку основания тонких стволиков имматурного подроста малопригодны для создания тайников. Очень небольшую площадь (0,01 га) в сосняке занимают парцеллы с виргинильным подростом дуба. При случайном разносе в нем может быть сделано только 2 % тайников, а реально сойки заложили 4 % кладовых, что свидетельствует о предпочтении птицами этих парцелл. В сосняке парцеллы с виргинильным подростом ели занимают 0,29 га. При неразборчивом размещении желудей в этих парцеллах можно сделать только 10 % тайников, однако сойки заложили 33 % кладовых (см. табл. 3). При этих условиях индекс избирательности оказался положительным (E = +0,63). Иначе говоря, в сосняках парцеллы с виргинильным подростом ели наиболее привлекательны для устройства тайников.

Хвойно-широколиственный лес. В пространственной структуре сообщества выделяются следующие биотопы (парцеллы): 1) старый елово-широколиственный лес с виргинильным подростом липы сердцелистной и клена остролистного; 2) старый елово-широколиственный лес с виргинильным подростом ели; 3) средневозрастный сосняк с виргинильным подростом дуба; 4) средневозрастный березняк с виргинильным подростом липы и клена; 5) поляна с виргинильным подростом березы (см. рис. 8). Из 156 желудей бо́льшую часть (79 шт.) сойки спрятали в елово-широколиственной парцелле с виргинильным подростом липы и клена, 46 желудей – на поляне, 21 – в сосняке с виргинильным подростом дуба, 6 – в елово-широколиственной парцелле с виргинильным подростом ели, а 4 – в березняке с виргинильным подростом липы и клена (см. табл. 3).

Из существующего набора парцелл (биотопов) сойки явно избегали делать кладовые в березняке с виргинильным подростом из липы и клена (E = –0,74), а также в сосняке с виргинильным подростом из дуба (E = –0,25). Их площади самые большие (см. рис. 8). При имитации случайного разноса в березняке должно было быть запасено 17 % желудей, а в сосняке – 20 %. Реально же в березняке сойки сделали только 3 % тайников, а в сосняке – 13 %. В отношении елово-широколиственной парцеллы с виргинильным подростом из липы и клена у сойки почти отсутствовала избирательность (E = –0,02). Так, в этой парцелле при имитации случайного разноса должно было быть сделано 52 % кладовых, и реально они сделали 51 % тайников. У сойки также отсутствовала избирательность (E = 0) в отношении елово-широколиственных парцелл с виргинильным подростом из ели (см. табл. 3). Существенное предпочтение (E = +0,65) при выборе мест для тайников внутри хвойно-широколиственного леса сойки отдавали небольшой светлой поляне с виргинильным подростом из березы, где прятали желуди у основания стволиков. При имитации случайного разноса на поляне

должно было быть сделано только 8 % кладовых. Однако птицы здесь заложили 29 % тайников. Это говорит о том, что сойки старались создавать значительные запасы в светлых сообществах, где у дуба наибольшие шансы выйти в верхний ярус.

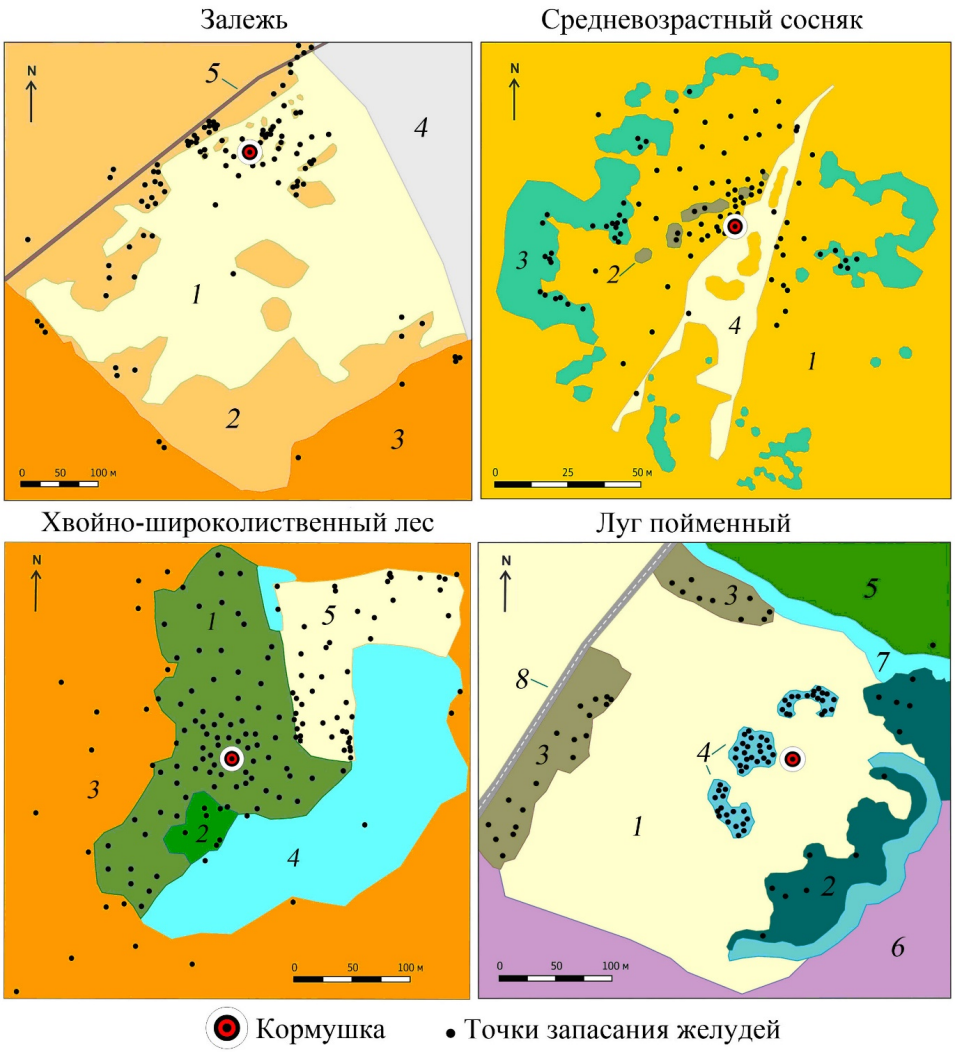

Рис. 8. Распределение кладовых сойки в разных сообществах по биотопам (парцеллам). Биотопы залежи: *1* – единичный имматурный подрост сосны и березы; *2* – сомкнутый виргинильный подрост сосны и березы; *3* – сомкнутый средневозрастный сосняк; *4* – деревня; *5* – дорога. Биотопы средневозрастного сосняка: *1* – сосняк с имматурным подростом дуба и ели; *2* – сосняк с виргинильным подростом дуба; *3* – сосняк с виргинильным подростом ели; *4* – небольшая поляна без подроста. Биотопы хвойно-широколиственного леса: *1* – старый елово-широколиственный лес с виргинильным подростом липы сердцелистной и клена остролистного; *2* – старый елово-широколиственный лес с виргинильным подростом ели; *3* – средневозрастный сосняк с виргинильным подростом дуба; *4* – средневозрастный березняк с виргинильным подростом липы и клена; *5* – поляна с виргинильным подростом березы. Биотопы луга пойменного: *1* – собственно луг без подроста деревьев; *2* – средневозрастная разреженная дубрава; *3* – молодой ивняк на русловом аллювии; *4* – средневозрастный ивняк на заболоченной старице; *5* – старовозрастная сомкнутая дубрава; *6* – тростниковое болото; *7* – русло реки; *8* – дорога

Fig. 8. Distribution of the Eurasian Jay pantries in different biotopes (parcels). Owergrowth plot (upper-left): *1* – very sparse immature undergrowth of pine and birch; *2* – dense virginile undergrowth of pine and birch; *3* – closed canopy of middle-aged pine forest; *4* – village; *5* – road. Mature pine forest plot: *1* – pine forest with immature undergrowth of oak and spruce; *2* – pine forest with virginile oak undergrowth; *3* – pine forest with virginile spruce undergrowth; *4* – a small glade without undergrowth. Coniferous-broad-leaved forest plot: *1* – old spruce-broad-leaved forest with virginile undergrowth of linden and maple; *2* – old spruce-broad-leaved forest with virginile spruce undergrowth; *3* – medium-aged pine forest with virginile oak undergrowth; *4* – mature birch forest with virginile linden and maple undergrowth; *5* – glade with virginile birch undergrowth. Floodplain meadow plot: *1* – meadow without the undergrowth of trees; *2* – mature sparse oak forest; *3* – young willow forest on riverbed alluvium; *4* – mature willow forest on a boggy oxbow; *5* – old closed oak forest; *6* – reed bog; *7* – river bed; *8* – road

Пойменный луг. Пойменный луг отличается сложной пространственной структурой. Здесь выделяется пять биотопов (парцелл), пригодных для запасания желудей: 1) собственно луг без подроста деревьев; 2) средневозрастная разреженная дубрава; 3) молодой ивняк на русловом аллювии; 4) средневозрастный ивняк на заболоченной старице; 5) старовозрастная сомкнутая дубрава (см. рис. 8). Из 98 желудей бо́льшую часть (58 шт.) сойки отнесли в ближайший средневозрастный ивняк на заболоченной старице, 27 желудей – в молодой ивняк, 12 – в средневозрастную разреженную дубраву, 1 желудь – в сомкнутую дубраву, и ни одного – на открытый пойменный луг (см. табл. 1).

Кормушка располагалась на открытом пойменном лугу, на котором отсутствовал подрост деревьев, его площадь – наибольшая среди рассматриваемых биотопов (см. рис. 8). При имитации случайного разноса на лугу должен был быть спрятан 81 % желудей. Однако во время эксперимента сойки здесь не создавали кладовых. Индекс избирательности оказался равным –1,00. Это связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, на лугу мало подходящих мест для тайников. Во-вторых, большой открытый луг опасен для запасающих соек, поскольку не защищает от хищников. У соек отсутствовала избирательность (E = 0) в отношении старовозрастной сомкнутой дубравы (см. табл. 3). Существенное предпочтение при выборе мест для закладки тайников сойки отдавали средневозрастной разреженной дубраве (E = +0,44) и средневозрастному ивняку на заболоченной старице (E = +0,83), а также молодому древесно-кустарниковому ивняку на русловом аллювии (E = +0,95). Известно, что ивняки и разреженные дубравы паркового типа находятся на первых этапах сукцессионного развития, а старовозрастная сомкнутая дубрава – на завершающих [51–53]. Такие предпочтения в создании запасов желудей однозначно свидетельствуют, что сойка – важный участник сукцессий на первых этапах формирования пойменных дубрав неморального состава.

Заключение

Сойка активно участвует в сукцессионных процессах в растительном покрове. Это определяется тем, что в состав ее корма входят семена более полусотни видов сосудистых растений, большинство из которых относится к лесным. Она разносит диаспоры эндо- и синзоохорным способами. Сойка – главный распространитель плодов дуба черешчатого, основного эдификатора широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Осенью, в сезон активного запасания желудей, участок обитания птицы составляет 13–71 га. Вследствие этого радиус массового перемещения желудей равен 200–480 м. Это согласуется с прямыми наблюдениями орнитологов. В пределах домашнего участка сойка запасает желуди в наибольшем количестве. За один рейс птица переносит от 1 до 9 желудей. Кладовые она устраивает, как правило, у основания стволов деревьев и кустарников. Зимой, когда поверхность земли покрыта толстым слоем снега, темные стволы нагреваются солнцем до положительных температур и формируют вокруг себя проталины, из которых легче извлекать запасенные желуди. В каждую кладовую сойка помещает обычно по одному желудю. Такое рассредоточение корма по участку позволяет избежать расхищения запасов мелкими мышевидными грызунами, которые концентрируются около плодоносящих дубов, а также уменьшает вероятность заражения желудей грибковыми заболеваниями.

Одна из биоценотических функций сойки – создание внутриценотического потока диаспор, который необходим для сохранения популяций растений внутри фитоценоза, для поддержания видового разнообразия сообщества, а также для обеспечения внутриценотических сукцессий семенами. Исследования показали, что значительная часть запасенных желудей остается в родном лесу. Сойка может создавать и межценотические потоки диаспор. Это случается в двух случаях: 1) если сойка соберет урожай на домашней территории и начинает добывать желуди на соседней; 2) в неурожайный год птица может летать за желудями за несколько километров. В обоих случаях сойка старается спрятать добытый корм на собственном участке. Это позволяет птице сделать достаточное количество запасов на домашней территории, а также обеспечить родное сообщество необходимым числом желудей для внутриценотических сукцессий.

В ходе запасающей деятельности сойка проявляет выраженные биотопические предпочтения. На водоразделе среди сосняков, растущих на залежи, сойки при создании кладовых отдавали предпочтение не молодым, а средневозрастным сообществам, в которых сформировалась парцеллярная мозаичность. В этих сосняках птицы чаще выбирали парцеллы с виргинильным подростом дуба и ели, в которых больше мест для тайников в виде основания стволов деревьев. Если у соек был выбор между средневозрастным сосняком и березняком или старым елово-широколиственным лесом, то птицы предпочитали создавать запасы в последнем сообществе. Известно, что сосняки и березняки – это производные ценозы. Они

сформировались на месте зональных хвойно-широколиственных лесов в результате деятельности человека. В сосняках и березняках меньше мест, пригодных для организации тайников. Это связано с чрезвычайно выровненной пространственной структурой сообществ, в которой, как правило, не выражена оконная структура и нет валежника. В старых елово-широколиственных лесах, которые отличаются значительной мозаичностью, больше подходящих мест для кладовых. Внутри старого леса сойки стараются выбирать окна и небольшие поляны с виргинильным подростом деревьев, у основания стволов которых создают запасы. Такое распределение желудей, видимо, не случайно. Дуб черешчатый – светолюбивый вид [54, 55]. Он не может возобновляться под теневым пологом елово-широколиственного леса. Успешное приживание дуба возможно только на внутрилесных полянах, где достаточно освещенности для его развития [56]. В настоящее время поляны создаются и поддерживаются человеком, а в доагрикультурное время они формировались под воздействием трофической и топической деятельности крупных стадных копытных, которые населяли хвойно-широколиственные леса [23]. На зоогенные и антропогенные поляны желуди в большом количестве попадают только благодаря сойке.

В пойме реки при закладке кладовых сойки старались полностью избегать больших открытых лугов, которые не защищали от врагов. Преимущество птицы отдавали молодым ивнякам, расположенным на прирусловом аллювии, а также средневозрастным ивнякам на заболоченной старице и разреженным дубравам с луговым травяным покровом. Эти предпочитаемые сообщества находятся на начальных стадиях сукцессий, в ходе которых формируются сомкнутые дубравы неморального состава. Сойка, как единственный транспортировщик большого числа желудей на сотни метров – главный участник этих сукцессионных процессов.

Благодарности

Авторы выражают благодарность В. Н. Короткову за просмотр рукописи и критические замечания, А. В. Горнову и Е. Ф. Ситниковой – за фотографии. Работа И. А. Мурашева выполнена в рамках государственной темы АААА-А16-116021660077-3 – «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия» при поддержке гранта РНФ 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

Библиографический список

1. Удра, И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии / И. Ф. Удра. – Киев : Наукова думка, 1988. – 195 с.
2. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В. Н. Коротков // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 7–21.
3. Евстигнеев, О. И. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы / О. И. Евстигнеев, П. В. Воеводин, В. Н. Коротков, И. А. Мурашев // Успехи современной биологии. – 2013. – Т. 133, № 4. – С. 392–400.
4. Евстигнеев, О. И. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев Восточноевропейских лесов / О. И. Евстигнеев, И. А. Мурашев, В. Н. Коротков // Лесоведение. – 2017. – № 1. – С. 45–52.
5. Evstigneev, O. I. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov, I. A. Murashev, P. V. Voevodin // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2, № 1. – P. 1–16. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-2.
6. Левина, Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М. : Изд-во МГУ, 1957. – 358 с.
7. Образцов, Б. В. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи / Б. В. Образцов // Сообщения лаборатории лесоведения. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – Вып. 3. – С. 69–88.
8. Нечаев, В. А. Птицы – потребители и распространители плодов и семян древесных растений в Приморском крае / В. А. Нечаев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2001. – Т. 106 (2). – С. 14–21.
9. Chettleburgh, M. R. Observations on the collection and burial of acorns by Jays in Hainault forest / M. R. Chettleburgh // British Birds. – 1952. – Vol. 45. – P. 359–364.
10. Goodwin, D. Further observations on the behavior of the Jay *Garrulus glandarius* / D. Goodwin // Ibis. – 1956. – Vol. 98. – P. 186–219.
11. Bossema, I. Jays and Oaks: An Eco-Ethological Study of a Symbiosis / I. Bossema // Behavior. – 1979. – Vol. 70 (1/2). – P. 1–117.
12. Gómez, J. M. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by Jays in a heterogeneous landscape / J. M. Gómez // Ecography. – 2003. – Vol. 26 (5). – P. 573–584.

13. Кайгородов, Д. Н. Из царства пернатых / Д. Н. Кайгородов. – СПб. : А. С. Суворин, 1892. – 370 с.
14. Мензбир, М. А. Птицы России / М. А. Мензбир. – М., 1895. – Т. 2. – 492 с.
15. Соколов, С. Я. География древесных растений СССР / С. Я. Соколов, О. А. Связева. – Л. : Наука, 1965. – 266 с.
16. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. – Л. : Наука, 1980. – 431 с.
17. Кузнецов, Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР / Б. А. Кузнецов. – М. : Изд-во МГУ, 1950. – 176 с.
18. Ивлев, В. С. Экспериментальная экология питания рыб / В. С. Ивлев. – М. : Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
19. Jacobs, J. Quantitative measurement of food selection : a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index / J. Jacobs // Oecologia. – 1974. – Vol. 14 (4). – P. 413–417.
20. Manly, B. F. J. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, Third Edition / B. F. J. Manly. – Chapman and Hall/CRC, 2007. – 455 p.
21. R Development Core Team: A Language and Environment for Statistical Computing. – 2015. – URL: http://www.R-project.org
22. Эйгелис, Ю. К. Биология и сельскохозяйственное значение врановых птиц в степной и лесостепной зонах Европейской части СССР : автореф. дис. … канд. биол. наук / Эйгелис Ю. К. – Л., 1958. – 20 с.
23. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
24. Евстигнеев, О. И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования / О. И. Евстигнеев. – Брянск : Десяточка, 2009. – 139 с.
25. Холодный, Н. Г. О расселении дуба в естественных условиях / Н. Г. Холодный // Ботанический журнал. – 1941. – Т. 26 (2-3). – С. 139–147.
26. Холодный, Н. Г. Как расселяется дуб в естественных условиях? / Н. Г. Холодный // Среди природы и в лаборатории. – М. : Изд-во МОИП, 1949. – С. 31–42.
27. Кириков, С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала / С. В. Кириков. – М. : Изд-во АН СССР, 1952. – 412 с.
28. Новиков, Г. А. О распространении дуба сойкой / Г. А. Новиков // Природа. – 1948. – № 3. – С. 69–70.
29. Новиков, Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав / Г. А. Новиков. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1959. – 352 с.
30. Тима, Ч. Б. Питание врановых Латвии / Ч. Б. Тима // Тез. докл. четвертой Прибалтийской орнитологич. конф. – Рига : Изд-во АН ЛатССР, 1960. – С. 103–104.
31. Формозов, А. Н. Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания / А. Н. Формозов. – М. : Наука, 1976. – 309 с.
32. Владышевский, Д. В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение) / Д. В. Владышевский. – Новосибирск : Наука, 1980. – 264 с.
33. Прокофьева, И. В. К экологии сойки *Garrulus glandarius* в Ленинградской области / И. В. Прокофьева // Русский орнитологический журнал. – 2002. – № 172. – С. 33–40.
34. Cramp, S. The complete birds of the Western Palearctic on CD-ROM / S. Cramp. – UK : Oxford, 1998.
35. Воробьев, В. Н. Кедровка и ее взаимосвязи с кедром сибирским / В. Н. Воробьев. – Новосибирск : Наука, 1982. – 113 с.
36. Johnson, W. C. Nut Caching by Blue Jays (*Cyanocitta cristata* L.): Implications for Tree Demography / W. C. Johnson, C. S. Adkisson, T. R. Crow, M. D. Dixon // The American Midland Naturalist. – 1997. – Vol. 138 (2). – P. 357–370.
37. Bossema, I. Recovery of acorns in the European jay (*Garrulus g. glandarius* L.) / I. Bossema // Proc. Koninkl. Nederl. Acad. Wetenschappen. – 1968. – Vol. 71 (1). – P. 11–15.
38. Нечаев, В. А. К экологии сойки *Garrulus glandarius* на юге Приморского края / В. А. Нечаев // Русский орнитологический журнал. – 2005. – Т. 14 (298). – С. 799–807.
39. Schuster, L. Über den Sammeltrieb des Eichelhähers *Garrulus glandarius* / L. Schuster // Vogelwelt. – 1950. – Vol. 71. – P. 9–17.
40. Эйгелис, Ю. К. Морфологические особенности ротовой полости врановых птиц, связанные с транспортировкой корма / Ю. К. Эйгелис, Б. В. Некрасов // Зоологический журнал. – 1985. – Т. 46 (2). – С. 258–263.
41. Зонов, Г. Б. Зимнее питание лесных птиц Южного Предбайкалья / Г. Б. Зонов // Роль птиц в биогеоценозах Восточной Сибири. – Иркутск : Иркутский государственный ун-т им. А. А. Жданова. – 1978. – С. 168–181.
42. Попов, И. Н. Наблюдение над прятаньем желудей сойкой *Garrulus glandarius* / И. Н. Попов // Русский орнитологический журнал. – 2005. – Т. 14. – С. 1006–1007.
43. Стрижова, С. В. Сойка *Garrulus glandarius* прячет корм на дереве / С. В. Стрижова, Н. Е. Колесова // Русский орнитологический журнал. – 2016. – Т. 25. – С. 4346–4347.
44. Носков, Г. А. К вопросу об эволюции территориального поведения так называемых «оседлых» видов воробьиных птиц / Г. А. Носков // Биоценотические отношения организмов. – Л. : Изд-во ЛГУ. – 1976. – С. 163–176.
45. Kollmann, J. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana* / J. Kollmann, H.-P. Schill // Vegetatio. – 1996. – Vol. 125. – P. 193–205.

46. Архангельский, П. К. Заготовка и хранение желудей / П. К. Архангельский // Лесное хозяйство. – 1940. – № 11. – С. 61–64.
47. Иноземцев, А. А. Особенности питания птиц в Подмосковье / А. А. Иноземцев // Орнитология. – 1965. – № 7. – С. 309–317.
48. Rolando, A. Factors affecting movements and home ranges in the jay (*Garrulus glandarius*) / A. Rolando // Journal of Zoology. – 1998. – Vol. 246. – P. 249–257.
49. Смирнова, О. В. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза / О. В. Смирнова, Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова // Ботанический журнал. – 1988. – Т. 73 (10). – С. 1423–1433.
50. Формозов, А. Н. Птицы и вредители леса / А. Н. Формозов, В. И. Осмоловская, К. Н. Благосклонов. – М. : Изд-во МОИП, 1950. – 182 с.
51. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, К. В. Беляков, Т. Ю. Браславская, А. М. Романовский, Г. Е. Рубашко, Е. П. Сарычева, Ю. П. Федотов. – Брянск : Заповедник «Брянский лес», 1999. – 176 с.
52. Браславская, Т. Ю. Биологическое разнообразие и динамика растительности в пойме малой реки Южного Нечерноземья (на примере р. Нерусса, Брянская область) : дис. ... канд. биол. наук / Браславская Т. Ю. – М., 2001. – 278 с.
53. Евстигнеев, О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : автореф. дис. … д-ра биол. наук / Евстигнеев О. И. – Н. Новгород, 2010. – 48 с.
54. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса / О. И. Евстигнеев // Лесоведение. – 1996. – № 6. – С. 26–35.
55. Евстигнеев, О. И. Отношение лиственных деревьев к свету / О. И. Евстигнеев // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 20–29.
56. Смирнова, О. В. Дуб-кочевник / О. В. Смирнова, М. В. Бобровский // Природа. – 2004. – № 12. – С. 26–30.

References

1. Udra I. F. *Rasseleniye rasteny i voprosy paleo- i biogeografii* [Plant dispersal and issues of paleo- and biogeography]. Kiev: Naukova dumka Publ., 1988, 195 p.
2. Korotkov V. N. *Biological Sciences*. 1991, no. 8, pp. 7–21.
3. Evstigneyev O. I., Voyevodin P. V., Korotkov V. N., Murashev I. A. *Advances of modern biology*. 2013, vol. 133, no. 4, pp. 392–400.
4. Evstigneyev O. I., Murashev I. A., Korotkov V. N. *Forest Science*. 2017, no. 1, pp. 45–52.
5. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A., Voevodin P. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2, no. 1, pp. 1–16. DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-2.
6. Levina R. Ye. *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan* [Methods of dispersing fruits and seeds]. Moscow: MSU Publ., 1957, 358 p.
7. Obraztsov B. V. *Reports of the Laboratory of Forest Science*. Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1961, iss. 3, pp. 69–88.
8. Nechayev V. A. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological department*. 2001, vol. 106 (2), pp. 14–21.
9. Chettleburgh M. R. *British Birds*. 1952, vol. 45, pp. 359–364.
10. Goodwin D. *Ibis*. 1956, vol. 98, pp. 186–219.
11. Bossema I. B*ehavior*. 1979, vol. 70 (1/2), pp. 1–117.
12. Gómez J. M. *Ecography*. 2003, vol. 26 (5), pp. 573–584.
13. Kaygorodov D. N. *Iz tsarstva pernatykh* [From the world of birds]. St. Petersburg: A. S. Suvorin Publ., 1892, 370 p.
14. Menzbir M. A. *Ptitsy Rossii* [Birds Of Russia]. Moscow, 1895, vol. 2, 492 p.
15. Sokolov S. Ya., Svyazeva O. A. *Geografiya drevesnykh rasteny SSSR* [Geography of the arboreal plants in the USSR]. Leningrad: Nauka Publ., 1965, 266 p.
16. *Rastitelnost Yevropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation in the European part of the USSR]. Edited by S. A. Gribovoy, T. I. Isachenko, Ye. M. Lavrenko. Leningrad: Nauka Publ., 1980, 431 p.
17. Kuznetsov B. A. *Ocherk zoogeograficheskogo rayonirovaniya SSSR* [Study of zoogeographical zoning in the USSR]. Moscow: MSU Publ., 1950, 176 p.
18. Ivlev V. S. *Eksperimentalnaya ekologiya pitaniya ryb* [Experimental ecology of fish nutrition]. Moscow: Pishchepromizdat Publ., 1955, 252 p.
19. Jacobs J. *Oecologia*. 1974, vol. 14 (4), pp. 413–417.
20. Manly B. F. J. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, Third Edition*. Chapman and Hall/CRC, 2007, 455 p.
21. *R Development Core Team: A Language and Environment for Statistical Computing*. 2015. Available at: http://www.R-project.org
22. Eygelis Yu. K. *Biologiya i selskokhozyaystvennoye znacheniye vranovykh ptits v stepnoy i lesostepnoy zonakh Yevropeyskoy chasti SSSR: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biology and agricultural importance of crooked birds in the steppe and forest-steppe zones in the European part of the USSR: thesis of the Candidate of Biological Sciences]. Leningrad, 1958, 20 p.

23. *Vostochnoyevropeyskiye lesa: istoriya v golotsene i sovremennost* [Eastern European forests: history in the Holocene and modernity]. Edited by O. V. Smirnov. Moscow: Nauka Publ., 2004, bk. 1, 479 p.
24. Evstigneyev O. I. *Nerusso-Desnyanskoye polesye: istoriya prirodopolzovaniya* [The Nerussa-Desna Polesie: history of nature management]. Bryansk: Desyatochka Publ., 2009, 139 p.
25. Kholodny N. G. *Botanical Journal*. 1941, vol. 26 (2-3), pp. 139–147.
26. Kholodny N. G. *In nature and in the laboratory*. Moscow: MOIP Publ., 1949, pp. 31–42.
27. Kirikov S. V. *Ptitsy i mlekopitayushchiye v usloviyakh landshaftov yuzhnoy okonechnosti Urala* [Birds and mammals in conditions of landscapes in the southern Urals]. Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1952, 412 p.
28. Novikov G. A. *Nature*. 1948, no. 3, pp. 69–70.
29. Novikov G. A. *Ekologiya zverey i ptits lesostepnykh dubrav* [Ecology of animals and birds in forest-steppe oak forests]. Leningrad: LSU Publ., 1959, 352 p.
30. Tima Ch. B. *Proceedings of the 4th Baltic Ornithological Conference*. Riga: Publishing House of the Academy of Sciences of the Latvian SSR, 1960, pp. 103–104.
31. Formozov A. N. *Zveri, ptitsy i ikh vzaimootnosheniya so sredoy obitaniya* [Animals, birds and their mutual relations with the environment]. Moscow: Nauka Publ., 1976, 309 p.
32. Vladyshevsky D. V. *Ekologiya lesnykh ptits i zverey (kormodobyvaniye i ego biotsenoticheskoye znacheniye)* [Ecology of forest birds and animals (foraging and its biocenotic significance)]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1980, 264 p.
33. Prokofyeva I. V. *Russian Journal of Ornithology*. 2002, no. 172, pp. 33–40.
34. Cramp S. *The complete birds of the Western Palearctic on CD-ROM*. UK: Oxford, 1998.
35. Vorobyev V. N. *Kedrovka i eye vzaimosvyazi s kedrom sibirskim* [Nutcracker and its interrelations with Siberian cedar]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1982, 113 p.
36. Johnson W. C., Adkisson C. S., Crow T. R., Dixon M. D. *The American Midland Naturalist*. 1997, vol. 138 (2), pp. 357–370.
37. Bossema I. *Proc. Koninkl. Nederl. Acad. Wetenschappen*. 1968, vol. 71 (1), pp. 11–15.
38. Nechayev V. A. *Russian Journal of Ornithology*. 2005, vol. 14 (298), pp. 799–807.
39. Schuster L. *Vogelwelt* [The rubbing of the Jay Garrulus glandarius Collecting]. 1950, vol. 71, pp. 9–17.
40. Eygelic Yu. K., Nekrasov B. V. *Zoological Journal*. 1985, vol. 46 (2), pp. 258–263.
41. Zonov G. B. *Role of birds in the biogeocoenoses of Eastern Siberia*. Irkutsk: A. A. Zhdanov Irkutsk State University Publ., 1978, pp. 168–181.
42. Popov I. N. *Russian Journal of Ornithology*. 2005, vol. 14, pp. 1006–1007.
43. Strizhova S. V., Kolesova N. Ye. *Russian Journal of Ornithology*. 2016, vol. 25, pp. 4346–4347.
44. Noskov G. A. *Biocenotic relations of organisms*. Leningrad: LSU Publ., 1976, pp. 163–176.
45. Kollmann J., Schill H.-P. *Vegetatio*. 1996, vol. 125, pp. 193–205.
46. Arkhangelsky P. K. *Forestry*. 1940, no. 11, pp. 61–64.
47. Inozemtsev A. A. *Ornithology*. 1965, no. 7, pp. 309–317.
48. Rolando A. *Journal of Zoology*. 1998, vol. 246, pp. 249–257.
49. Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Chistyakova A. A. *Botanical Journal*. 1988, vol. 73 (10), pp. 1423–1433.
50. Formozov A. N., Osmolovskaya V. I., Blagosklonov K. N. *Ptitsy i vrediteli lesa* [Birds and pests of the forest]. Moscow: MOIP Publ., 1950, 182 p.
51. Yevstigneyev O. I., Korotkov V. N., Belyakov K. V., Braslavskaya T. Yu., Romanovsky A. M., Rubashko G. Ye., Sarycheva Ye. P., Fedotov Yu. P. *Biogeotsenotichesky pokrov Nerusso-Desnyanskogo Polesya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* [Biogeocoenotic cover of the Nerussa-Desna Polesie: mechanisms for maintaining biological diversity]. Bryansk: Reserve “Bryansky les” Publ., 1999, 176 p.
52. Braslavskaya T. Yu. *Biologicheskoye raznoobraziye i dinamika rastitelnosti v poyme maloy reki Yuzhnogo Nechernozemya (na primere r. Nerussa, Bryanskaya oblast): dis. kand. biol. nauk* [Biological diversity and vegetation dynamics in the floodplain of the small river in the Southern Non-Black Soil Zone (a case study of the Nerussa river, the Bryansk region): thesis of the Candidate of Biological Sciences]. Moscow, 2001, 278 p.
53. Evstigneyev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Mechanisms for maintaining biological diversity of forest biogeocenoses: Abstract of thesis of the Doctor of Biological Sciences]. N. Novgorod, 2010, 48 p.
54. Evstigneyev O. I. *Forest Science*. 1996, no. 6, pp. 26–35.
55. Evstigneyev O. I. *Biological sciences*. 1991, no. 8, pp. 20–29.
56. Smirnova O. V., Bobrovsky M. V. *Nature*. 2004, no. 12, pp. 26–30.

Евстигнеев, О. И.

Сойка (*Garrulus glandarius*) и зоохория в лесных сообществах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) / О. И. Евстигнеев, И. А. Мурашев, М. С. Романов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (1). DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-1.