

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ПРОСТРАНСТВЕННО-
ВРЕМЕННАЯ
ДИНАМИКА
ЖИВОТНОГО
НАСЕЛЕНИЯ
ПТИЦЫ
И МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Ответственный редактор
д-р биол. наук проф. А. А. Максимов

Зач



НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

мян. Значение позвоночных в качестве корма для птиц несколько выше в пойменно-болотных местообитаниях.

По выделенным подтипам населения вычислены средние показатели обилия птиц по вошедшим в них вариантам (без учета площадей, занимаемых их местообитаниями). Далее по этим средним вычислены коэффициенты сходства, и на их основе методом корреляционных плеяд [Терентьев, 1959] построен структурный граф. Порог значимости 25 единиц; но в том случае, если отдельные классы или их сочетания не были связаны с основной частью графа, значимыми считались максимальные связи. На схеме достаточно четко видны надтиповые группировки северной тайги (классы 15—20-й), а также более южных подзон лесной зоны и лесостепи (классы 1—14-й, рис. 17). Основные направления изменений совпадают с отличиями в облесенности (классы 1—7-й), минеральном питании фитоценозов (12—14-й), распаханности территории (3, 8 и 9-й) и в подзональном изменении климата.

КУЗНЕЦКИЙ АЛАТАУ

Кузнецкий Алатау — вытянутый в меридиональном направлении. передовой массив Алтае-Саянской горной системы — объединяет группу сглаженных хребтов асимметричного строения. Исследуемый район относится к Салаиро-Кузнецкой подпровинции темнохвойной черневой тайги [Крылов, 1961] и отличается разнообразием растительного покрова, обусловленным проявлением как высотной поясности, так и широтной зональности. Особенностью высотной поясности региона также является сочетание циклонического ряда поясов на наветренных склонах и антициклонического — на восточном макросклоне, отличающемся аридностью климата [Петров, 1952]. Сложная орография, геоморфологическое строение, сочетание зональных и аazonальных климатов не только в центральной части хребта на подветренных склонах, но и в предгорной и равнинных областях определяют сложное чередование степных, лесостепных и таежных ландшафтов с фрагментами горной лесотундры, тундры и альпийских лугов [Трофимов, 1975].

Исследования населения птиц проведены в 1979—1982 гг. (с 15 мая по 5 сентября) на пяти ключевых участках на территории Кемеровской области и Красноярского края. Природно-климатические особенности обследованных участков более или менее полно отражают все разнообразие условий Кузнецкого Алатау, за исключением юго-западного и южного высокогорных участков.

Первый ключевой участок расположен в окрестностях пос. Тисуль в лесостепном поясе северной предгорной равнины (абсолютные высоты 250—450 м). Здесь преобладают лесопольные ландшафты, представленные чередующимися березовыми и березово-осиновыми колками, ивняками, лугами и полями зерновых. Высокая мозаичность растительного покрова позволяет выделить в предгорной лесостепи только два сложных ландшафтных урочища: поля-переселки и луга-колки.

Меньшую площадь занимает пояс смешанных предгорных лесов. Здесь обследованы березово-сосновые, сосново-березовые, березово-осиновые и березовые леса. Небольшими по площади участками в понижениях встречаются облесенные болота: низинные и переходные.

Второй участок находился в 40 км западнее первого и окрестностях пос. Новый Берикюль (бассейн р. Кия). Здесь обследовано 20 урочищ перемежающихся лесных и лесолуговых ландшафтов в пределах мелко-лиственно-лесного, черневого и темнохвойно-таежного низкогорья (450—700 м), иногда значительно нарушенных в результате хозяйственной деятельности (вырубки, покосы, выпасы и т. д.).

Участки с 3-го по 5-й расположены в 300 км южнее на восточном макросклоне хребта в бассейне р. Белый Июс. Лесостепные низкогорные

ландшафты (350—500 м) представлены парковыми лиственнично-березовыми и редкостойными лиственничными лесами в сочетании с обширными луговыми степями и закустаренными лугами. В пойме произрастают ивняки-березняки и ивняки, чередующиеся с лугами.

В среднегорном участке (окрестности пос. Малая Сая, 500—950 м) встречаются лесные (темнохвойные, лиственнично-мелколиственные леса и их производные, редколесья, гари), лесолуговые пойменные и нагорные остепненные ландшафты. Засушливость района, своеобразные эдафические условия, широкие днища логов и каменистые водоразделы объясняют достаточно четкие границы высотных поясов и экспозиционные различия (северные склоны облесенные, южные — безлесные, остепненные). Горная лесостепь, простирающаяся по южным склонам до 1100 м, — естественное природное явление, обусловленное орографическими и климатическими факторами и не связанное с деятельностью человека [Баценко, 1967].

Кустарниковые сообщества в субальпийском (предгорьцовом) поясе и горные тундры в гольцовом поясе развиваются на относительно небольших высотах (уже с 1000 м) за счет эдафически благоприятных местообитаний и местных особенностей микроклимата, переходя в категорию зональных образований, в отличие от высотно-зональных, климатически обусловленных сообществ Алтая и Саян [Шумилова, 1962].

В районе исследований (окрестности пос. Коммунар, 1000—1450 м) в субальпийском поясе представлены высокогорные луга, чередующиеся с вклинивающимися сюда массивами предгорьцовых кедрово-пихтово-березовых криволесий. В результате формируется своеобразный переходный лесолуговой пояс, который выше сменяется мохово-кустарниковыми сообществами. В гольцовом поясе моховые и лишайниковые тундры чередуются с каменисто-лишайниковыми участками и курумниками, расположенными на выровненных вершинах.

Всего во всех высотных поясах обследовано 52 ландшафтных урочища. Дополнительно собраны материалы по населению птиц поселков и горных рек. Общая протяженность маршрутов составила около 2000 км. Всего за четыре летних сезона отмечено 192 вида птиц, что существенно дополняет список авифауны, составленный по материалам предыдущих фрагментарных исследований в этом регионе [Гагина, 1979]. Анализ населения проводился по усредненным за четыре года показателям в I и II половине лета (с 15 мая по 15 июля и с 16 июля по 5 сентября).

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ

(предпочитаемость местообитаний)

На основе данных о встречаемости и численности птиц с помощью факторной классификации выявлены типы предпочитаемости и составлены классификационные схемы, отражающие общие особенности распределения птиц в Кузнецком Алатау. Мерой сходства служит нецентрированный коэффициент линейной корреляции. Подробно методика классификации описана Ю. С. Равкиным [1984]. Следует учитывать, что классификационные схемы относятся только к району исследований. Нулевые группы выделялись в том случае, когда о распределении входящих сюда видов нецелесообразно было что-либо добавить, кроме отнесения к данному типу или группе.

В I половине лета выделено 7 типов предпочитаемости⁷, объединяющих 182 вида.

1. Птицы, предпочитающие степные местообитания (степной орел, полевой лунь, степная пустельга, пустельга, балобан, луговой чекан, плешанка, белошапочная и садовая овсянки).

⁷ Следует учитывать, что использованный нами для краткости термин «предпочитающие» не совсем точен. Точнее принцип объединения соответствует понятию «имеющие максимальное перекрытие в зонах предпочтения».

2. Птицы, предпочитающие лесопольные и лесолуговые местообитания (черная ворона):

2.1 — *предгорные луга-колки, поля-перелески* (кобчик, перепел, чибис, клинтух, полевой жаворонок, степной конек, сверчок, обыкновенная овсянка, дубровник, сорока, галка, серая ворона), *в том числе опустыненные степи* (черноголовый чекан, каменка, бормотушка);

2.2 — *пойменные луга-цвяки, кустарники и низинные облесенные болота* (погоныш-крошка, камышница, сизая чайка, речная крачка, певчий сверчок, камышевка-барсучок, большая синица):

2.2.1 — *долинные луга, колки, кустарники* (пеганка, болотный лушь, черныш, дупель, бекас, вяхирь, малый пестрый дятел, желтая и желтоголовая трясогузка, соловей, серая славка, бурая пеночка, седоголовая овсянка, урагус).

3. Птицы, предпочитающие низкорослые рьямы переходных болот (серый журавль, весничка, коноплянка).

4. Птицы, предпочитающие леса нормальной полноты, редколесья, зарастающие вырубки:

4.1 — *светлохвойно-мелколиственные и мелколиственные леса, редколесья, зарастающие вырубки* (тетеревятник, большая горлица):

4.1.1 — *сосново-березовые и березовые предгорные леса* (ушастая сова, козодой, пятнистый сверчок, мухоловка-пеструшка, иволга);

4.1.2 — *лиственнично-березовые, березовые леса и редколесья* (большой подорлик, глухарь, удод, пестрый дрозд, деляба, горихвостка-лысушка, пеночка-трещотка, гаичка, зяблик, ворон);

4.1.3 — *зарастающие вырубки и луга-березняки* (коростель, ястребиная сова, вертишейка, жулан, сибирский жулан, толстоклювая камышевка);

4.2 — *таежные, черневые леса и их производные; темнохвойные редколесья в сочетании с кустарниками и участками лугов* (пухляк, московка, теньковка, кедровка):

4.2.1 — *темнохвойные и черневые низкогорные леса* (малый перепелятник, поползень, снегирь);

4.2.1.1 — *пихтовые и пихтово-кедровые леса* (черный и трехпалый дятлы, мухоловка-мугимаки, пересмешка, пищуха, овсянка-ремез, серый снегирь, сойка, кукушка);

4.2.1.2 — *черневые леса* (осоед, воробьиный сыч, длиннохвостая неясыть, глухая кукушка, зеленый конек, соловей-свистун, соловей-красношейка, чернозобый, певчий, сибирский дрозды; садовая камышевка, славка-завирушка, малая мухоловка, юрок, чечевица), *в том числе мозаичные долинные леса в сочетании с лугами* (азиатский бекас, седой дятел);

4.2.2 — *пихтово-осиновые, осиново-березовые леса и редколесья в сочетании с участками лугов* (канюк, тетерев, рябчик, лесной дупель, вальдшнеп, кукушка, большой пестрый и белоспинный дятлы, лесной конек, сибирская завирушка, рябинник, белобровик, таежный сверчок, садовая славка, толстоклювая пеночка, серая мухоловка, ополовник, чиж, дубонос);

4.2.3 — *темнохвойно-мелколиственные среднегорные леса* (перепелятник, синий соловей, синехвостка, корольковая и зеленая пеночки, желтоголовый королек, сибирская и ширококлювая мухоловки, чечетка).

5. Птицы, предпочитающие предгорные кривоветья и тундры (беркут, клест-еловик):

5.1 — *предгорные темнохвойно-мелколиственные кривоветья* (оливковый дрозд, сибирская чечевица);

5.2 — *мохово-кустарниковые тундры в сочетании с субальпийскими лугами* (варакушка, зарничка, большая чечевица);

5.3 — *каменисто-лишайниковые тундры* (горный дупель, горный конек, каменка-плясунья).

6. Птицы, предпочитающие поселки (полевой воробей):

6.1 — *крупные предгорные* (сизый голубь, городская ласточка, домовый воробей, скворец);

6.2 — *мелкие и средние низкогорные* (деревенская ласточка, белая трясогузка, чумахая ворона⁸).

7. Птицы, предпочитающие водоемы или их берега (кряква, шилохвость, красноголовый нырок, береговая ласточка):

7.1 — *крупные реки и их берега* (чирок-свистунок, гоголь, большой крохаль, черный коршун, малый зуек, перевозчик, фифи, серебристая чайка, горная трясогузка), *в том числе прибрежные скалы* (черный и белопоясный стрижи);

7.2 — *мелкие таежные реки* (чирок-трескунок, чеглок, колючехвост, зимородок).

Выделенные группы отражают сходство в распределении птиц, предпочитающих степные предгорно-низкогорные полукрытые (лесолуговые и лесополосные) местообитания, предгорно-среднегорные леса с их производными и вырубками разных лет возобновления, а также предгорные криволинейные и горные тундры. Иными словами, характер распределения птиц зависит прежде всего от облесенности местообитаний и в меньшей степени — от абсолютных высот местности и поясности. Отдельные комплексы образуют виды, встречающиеся преимущественно на переходных болотах, в поселках, на реках или по их берегам.

Группы, за исключением птиц, предпочитающих степи и сосновые рощи переходных болот, в зависимости от увлажнения, антропогенной нарушенности ландшафтов и высотной поясности делятся на подгруппы, а последние, в ряде случаев, — и на более мелкие подразделения, что связано в основном с различиями в составе лесообразующих пород и травяного покрова, а также с мозаичностью лесных местообитаний. Наиболее представительны по числу видов и подгрупп комплексы птиц, предпочитающих спелые леса с их производными и редколесья (95 видов), а также местообитания, где перелески чередуются с участками лугов и полей (37). Это связано с преобладанием в Кузнецком Алатау ландшафтов лесостепного, лесного и таежного поясов, отличающихся высоким разнообразием лесорастительных условий и значительной нарушенностью в результате вырубки, сенокоса и распахивания. Горные реки и их берега предпочитают 19 видов птиц. Остальные группы объединяют всего по 8—11 представителей. Особенности распределения здесь связаны в основном с различиями в продуктивности предгорных криволинейных и тундр, кормности и ширины рек, а также с характером застроенности и облесенности крупных и мелких поселков.

Ряд видов в силу редкости или случайности их встреч имеют неясный характер распределения и включаются в группы предпочитаемости по месту их регистрации. Так, беркут, большой скальный поползень и клест-еловик, отмеченные по одному разу в высокогорье, отнесены к группе птиц, предпочитающих тундры и предгорные криволинейные.

В целом классификационная схема не только выявляет основные особенности приуроченности птиц к тем или иным местообитаниям, но и отражает влияние факторов среды на характер территориального распределения видов.

Во II половине лета выделены 6 групп и 10 подгрупп, объединяющие 166 видов птиц.

1. Птицы, предпочитающие лесополосные и степные местообитания (полевой лунь, белошапочная овсянка):

1.1 — *степи в сочетании с лугами* (пустельга, степная пустельга, каменка, плешанка, садовая овсянка);

1.2 — *поля-перелески* (бекас, большая горлица, вяхирь, степной конек, сверчок, обыкновенная овсянка, дубровник, скворец, сорока, серая

⁸ Гибридная форма между серой и черной вороной.

ворона), *участки полей зерновых* (перепел, клинтух, полевой жаворонок, бормолушка, грач).

2. *Птицы, предпочитающие низинные болота* (болотный лунь, чибис, желтоголовая трясогузка, певчий сверчок) и *участки воды среди болот* (речная крачка).

3. *Птицы, предпочитающие леса нормальной полноты, редколесья в сочетании с участками лугов, вырубки:*

3.1 — *мелколиственные леса, колки, луга, вырубки* (вальдинеп):

3.1.1 — *предгорные березовые и березово-осиновые леса в сочетании с участками лугов* (дупель, белоспинный дятел, пятнистый сверчок, серая мухоловка, иволга) и *сосновые рямь среди мелколиственных лесов* (свиристель);

3.1.2 — *низкогорные березовые и осиновые леса, ивняки в сочетании с лугами* (тетерев, коростель, лесной дупель, кукушка, ястребиная и ушастая совы, малый пестрый дятел, рябинник, бурая и толстоклювая пеночки, таловка, зяблик);

3.1.3 — *свежие вырубки* (жулан, сибирский жулан, белобровик, толстоклювая камышевка);

3.1.4 — *пойменные луга-ивняки в долинах горных рек* (степной лунь, черныш, белохвостый песочник, азиатский бекас, горихвостка-лысушка, гаичка, большая синица, весничка, лапландский подорожник);

3.2 — *лиственнично-березовые и лиственничные редколесья на южных склонах в сочетании с лугами* (козодой, удод, черноголовый и луговой чеканы, деряба, серая и садовая славки); *в том числе скальные обнажения* (скальный голубь, черная каменка);

3.3 — *таежные, лиственнично-березовые, черневые леса, их производные и зарастающие гари:*

3.3.1 — *низкогорные* (малый перепелятник, глухая кукушка, сибирский дрозд, теньковка, пухляк, московка, ополовник, поползень, снегирь);

3.3.1.1 — *пихтовые и пихтово-кедровые* (канюк, филин, черный дятел, зеленый конек, синий соловей, мухоловка-мугимаки, серый снегирь, дубонос, кукушка);

3.3.1.2 — *черневые и осиновые* (рябчик, осоед, перепелятник, сибирская завирушка, чернозобый и певчий дрозды, малая мухоловка, овсянка-ремез, юрок, клест-еловик, сойка);

3.3.2 — *долинные темнохвойно-мелколиственные леса* (тетеревятник, соловей-свистун, пестрый дрозд, зеленая пеночка, сибирская и ширококлювая мухоловки, бедоголовая овсянка, чиж, чечетка);

3.3.3 — *редколесья и зарастающие гари* (соловей-красношейка, садовая камышевка, славка-завирушка, чечевица);

3.3.4 — *среднегорные:*

3.3.4.1 — *лиственнично-березовые* (глухарь, длиннохвостая неясыть, воробьиный сыч, таежный сверчок);

3.3.4.2 — *темнохвойные* (большой пестрый, седой и трехпалый дятлы, синехвостка, корольковая пеночка, желтоголовый королек, пищуха, белокрылый клест).

4. *Птицы, предпочитающие предгорные криволесья и тундры:*

4.1 — *предгорные темнохвойно-мелколиственные криволесья в сочетании с субальпийскими лугами* (вертишейка, оливковый и краснозобый дрозды, зарничка, сибирская чечевица);

4.2 — *горные тундры* (лесной конек, варакушка, большая чечевица, кедровка);

4.2.1 — *мохово-кустарниковые* (сибирская горихвостка, овсянка Годлевского);

4.2.2 — *каменисто-лишайниковые* (горный дупель, горный и луговой коньки, каменка-плясунья).

5. Птицы, предпочитающие поселки:

5.1 — *предгорные* (сизый голубь, городская и береговая ласточки, домовый воробей, галка);

5.2 — *горные* (деревенская ласточка, белая трясогузка, щегол, полевой воробей, черная и чумахая вороны).

6. Птицы, предпочитающие водоемы или их берега (горная трясогузка, оляпка, ворон):

6.1 — *крупные реки и их берега* (сапсан, черный коршун, чирок-свиутунок, шилохвость, большой крохаль, малый зуек, перевозчик, фифи, зимородок);

6.2 — *средние и мелкие таежные реки* (чирок-трескунок, тоголь, чеглок), в том числе *прибрежные скалы* (черный и белопопый стрижи).

В общем виде характер распределения птиц и определяющие его факторы среды сходны с таковыми в I половине лета. Количество и качественный состав групп, кроме комплексов птиц, предпочитающих лесопольные, степные местообитания и предгорные болота, отличаются по сезонам всего на 2—4 представителя. Это объясняется прежде всего значимым влиянием тех же факторов (облесенность, высотная поясность, антропогенное влияние и др.) и незначительным распространением предпочитаемых местообитаний, особенно у специализированных видов (комплексы птиц тундр, предгорных криволинейных, поселков и водоемов). Однако наблюдаются определенные изменения в распределении, связанные с позднелетними перемещениями и послегнездовыми откочевками птиц. Так, во II половине лета не выделяется группа птиц, предпочитающих переходные болота, и только свиристель отмечен лишь на сосновых рьях. Также и птицы, встречающиеся в I половине лета преимущественно в светлосвойно-мелколиственных лесах, нагорных лугах-перелесках и на зарастающих вырубках, во II половине не образуют отдельных подгрупп, что определяется откочевкой этих видов в более продуктивные таежные и пойменные ландшафты. С другой стороны, прослеживается большее, чем в I половине лета, влияние увлажнения и остепенности, поскольку выделяются группы птиц, предпочитающих низинные болота и остепенные (иногда распаханые) местообитания.

Наиболее представительными остаются комплексы лесных птиц (96 видов), однако увеличивается значение макролесности (подгруппы птиц, предпочитающих все лесолуговые и лесные предгорно-среднегорные ландшафты). За счет прикочевки прежде всего лесного конька, кедровки, большой чечевички увеличивается число видов в предгорных и тундрах, определяемое характером летне-осенних перемещений птиц в Кузнецком Алатау.

Таким образом, полученные классификационные схемы отражают основные, преобладающие в сообществах тенденции территориального распределения видов и сочетания факторов среды (природные режимы), определяющих характер размещения птиц в Кузнецком Алатау. Наиболее значимые из них: остепенных местообитаний; облесенных болот; лесов и их производных; предгорных криволинейных; тундр; поселков и водоемов. В меньшей степени распределение видов зависит также от состава лесобразующих пород и травяного покрова, продуктивности сообществ и антропогенной нарушенности местообитаний, высотной принадлежности (поясности) нелесных местообитаний, сочетаний лесов с участками лугов, полей и болот (мозаичность ландшафтов), характера послегнездовых перемещений птиц.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Высотные-поясные изменения населения птиц, как и широтно-зональные, объясняются различиями продуктивности и структурной сложности фитоценозов, которые тесно связаны с орографическими и гидротермиче-

скими условиями территории [Янушевич, 1962; Дроздов, 1965; Равкин, 1973; Второв, 1976]. Кроме того, в горах на неоднородность сообществ влияют различия местных климатов западных и восточных макросклонов и проявление экспозиционных особенностей. Подробный анализ территориальной изменчивости населения птиц на разных абсолютных высотах приводится Ю. С. Равкиным [1973] для Северо-Восточного Алтая. Однако в Северо-Восточном Алтае и Кузнецком Алатау характер высотной поясности и связанные с этим изменения орнитокомплексов несколько отличаются. Для первого характерны сравнительно простая структура высотной поясности, постепенность перехода одного пояса в другой, значительная их протяженность и ширина, а также нивелировка экспозиционных различий.

В Кузнецком Алатау основные различия местообитаний птиц по сравнению с Северо-Восточным Алтаем связаны с незначительными абсолютными высотами хребта, широким распространением лесостепного пояса, достигающего на восточном макросклоне до верхней границы леса в связи с четким проявлением экспозиционных особенностей. С другой стороны, на абсолютных высотах до 1200 м в Северо-Восточном Алтае встречаются только лесостепные и лесные ландшафты, а верхняя граница леса проходит на уровне 1900—2000 м, выше которого отдельными участками на гольцах расположены высокогорные тундры. В Кузнецком Алатау на таких относительно низких высотах (до 1450 м в районе исследований) представлены все пояса от предгорной лесостепи до горных тундр, растительность которых развивается лишь за счет эдафически неблагоприятных для лесной растительности условий и особенностей микроклимата, в результате чего верхняя граница леса проходит уже на уровне 1000 м. Все это определяет усложнение высотно-поясной структуры, меньшую протяженность и чередование поясов и ландшафтов на одних и тех же абсолютных высотах, провинциальные различия северного и восточного макросклонов, что определяет своеобразную пространственную изменчивость населения птиц.

Лесостепной пояс

Охватывает северную предгорную колочно-островную лесостепь и горную лесостепь восточного макросклона, занимающую южные склоны низкогогорья и среднегогорья. Суммарное обилие птиц по урочищам колеблется в I половине лета от 330 до 770 особей/км² (табл. 6). Начиная с лесополевого ландшафта предгорной равнины плотность населения птиц постепенно снижается на болотах и в низкогорных ландшафтах и почти в 2 раза уменьшается в среднегогорье. Исключение составляют только сообщества пойменных ландшафтов, где оба сезона птиц больше, чем в остальных местообитаниях. Во II половине лета плотность населения птиц сначала уменьшается в низкогогорье, а затем увеличивается в среднегогорье, причем обилие птиц во всех ландшафтах выше, чем в I половине лета, и только на предгорных болотах в конце лета птиц почти в 2,5 раза меньше.

В предгорной лесостепи, кроме полей-перелесков, преобладает эмиграция птиц, особенно интенсивная на болотах. В низкогогорье отмечен в основном динамически равновесный, а в среднегогорье — иммиграционный тип динамики населения⁹.

Изменение видового богатства в I половине лета соответствует изменению плотности населения, а во II во всех ландшафтах, за исключением болот, отмечено почти равное число фоновых видов (43—45). Доминируют в I половине лета в предгорье дубровник, в горной лесостепи — лесной конек и белошапочная овсянка; во II — соответственно скворец и пухляк, а в среднегогорных ландшафтах еще и лесной конек.

⁹ Типы динамики населения и ярусного распределения приводятся по Ю. С. Равкину и И. В. Лукьяновой [1976] с дополнениями автора.

Таблица 6.

Плотность и разнообразие видового состава летнего населения птиц лесостепного пояса Кузнецкого Алатау, 1981—1982 гг.

Ландшафт, урочище	Плотность, особи/км ²		Отмечено видов			
			всего		фоновых	
	I*	II	I	II	I	II
<i>Предгорная равнина</i>						
Лесополевой	626	797	72	57	42	45
Поля-перелески	613	952	49	48	38	42
Луга-колки	623	485	53	42	46	34
Полузаболоченные луга-кустарники	708	—	56	—	38	—
Болотный	545	253	51	43	37	23
Низинные березово-осоковые болота	538	276	45	32	34	22
Переходные болота (сосновые рямь)	568	175	32	25	19	17
<i>Низкогорье</i>						
Лесостепной	470	562	66	62	36	43
Лиственнично-мелколиственные леса	551	782	33	35	25	33
Лиственничные редколесья	457	544	37	44	24	29
Луга-кустарники	671	309	30	31	21	25
Луговые степи	258	346	26	29	14	20
Лесолуговой пойменный	633	920	64	59	44	45
Ивняки-березняки	555	911	45	43	31	38
Луга-ивняки	770	930	58	48	44	35
<i>Среднегорье</i>						
Лесостепной	369	714	68	62	33	44
Зарастающие гари	392	637	51	34	33	26
Лиственнично-березовые редколесья	330	789	49	45	33	39
Луга-кустарники	434	604	41	40	31	30

* Здесь и в табл. 7—16 — I и II — первая и вторая половина лета.

Ярусное распределение в I половине лета преимущественно лесолугового типа с преобладанием птиц, держащихся на земле и в кустарниках, во II — сходное и лесным за счет увеличения доли кронников, наиболее заметного на рямях переходных болот и в низкогорных облесенных урочищах (табл. 7). Только в полях-перелесках и особенно в луговых степях все лето преобладали птицы, держащиеся на земле (соответственно лесополевой и степной типы распределения по ярусам).

Пояс смешанных и лиственных лесов

Пояс объединяет смешанные и лиственные леса предгорий; осиновые леса, вырубki и лесолуговые ландшафты северных низкогорий; светлохвойно-мелколиственные среднегорные леса и пойменные ивняки. В I половине лета, за исключением предгорных лесов, птиц здесь больше, чем в сообществах лесостепного пояса, но наблюдается обратное изменение обилия птиц: плотность населения незначительно увеличивается от предгорных к среднегорным лесам (табл. 8). Только в светлохвойно-мелколиственных лесах и пойменных ивняках во II половине лета отмечено увеличение обилия в 1,2—2 раза.

В лесных ландшафтах преобладал динамически равновесный (в одном случае отмечен V-образный) тип динамики, в лесолуговых — иммиграционный. Отколевка птиц во II половине лета наблюдается только в обеденных сосново-березовых низкогорных посадках.

Разнообразие видового состава населения птиц выше, чем в сообществах лесостепного пояса. Только в предгорных лесах во II половине лета количество фоновых видов уменьшалось в 1,5 раза. Абсолютным доминантом в I половине лета является лесной конек, во II — пухляк, который в среднегорных смешанных лесах преобладал и в I половине лета. Кроме

Таблица 7

Ярусное распределение птиц лесостепного пояса Кузнецкого Алатау,
1981 — 1982 гг., %

Ландшафт, урочище	I						II					
	На земле	В кустарниках	В корнях	На стволах	На воде	В воздухе	На земле	В кустарниках	В корнях	На стволах	На воде	В воздухе
<i>Предгорная равнина</i>												
Лесопольевой	46	48	5	0,5	—	0,2	60	28	12	0,2	—	0,3
Поля-перелески	53	44	2	0,3	—	0,2	67	25	7	0,1	—	0,2
Луга-колки	39	52	8	0,5	—	0,2	29	41	29	0,6	—	0,4
Луга-кустарники	29	60	9	2	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—
Болотный	39	51	5	—	4	0,2	21	57	21	0,4	0,3	—
Низинные березово-осокновые болота	42	49	3	—	6	—	23	61	16	0,4	0,3	—
Переходные болота (сосновые ямы)	26	60	13	—	—	0,9	10	38	52	0,5	—	0,1
<i>Низкогорье</i>												
Лесостепной	60	16	24	0,7	—	—	32	14	49	7	—	0,1
Листоветочно-мелколист- венные леса	56	11	32	0,9	—	—	22	18	53	7	—	—
Листоветочные редко- лесья	45	24	30	0,9	—	—	23	10	57	10	—	0,1
Луга-кустарники	80	18	1	—	—	0,1	51	31	17	1	—	—
Луговые степи	99	1	—	0,1	—	—	98	0,6	0,6	—	—	0,6
Лесолуговой пойменный	37	34	27	2	0,3	—	32	28	36	3	—	0,6
Ивняки-березняки	32	30	36	2	—	—	35	26	34	5	—	0,2
Луга-ивняки	40	37	20	2	0,5	—	30	31	38	0,5	—	0,1
<i>Среднегорье</i>												
Лесостепной	49	39	11	0,6	—	0,2	30	52	14	3	—	0,3
Зарастающие гары	27	63	9	0,9	—	—	20	67	10	4	—	—
Листоветочно-березовые редколесья	53	31	16	0,7	—	0,1	30	22	41	7	—	0,8
Луга-кустарники	53	41	5	0,2	—	0,5	50	39	9	1	—	0,6

них в предгорных лесах все лето доминировали большая синица и зяблик, в низкогорных — садовая камышевка и чечевица (только во II половине лета).

В предгорных и спелых среднегорных лесах распределение птиц по ярусам в I половине лета сходное с лесным, во II — типично лесное (табл. 9). В разреженных лесных и лесолуговых местообитаниях, отличающихся сложностью растительного покрова, в I половине лета отмечен лесолуговой, во II — приближающийся к лесному тип распределения.

Таежный пояс

Охватывает таежные ландшафты, занимающие на северном и западном склонах абсолютные высоты от 500 до 800 м, на восточном — от 750 до 1000 м (выше листоветочных и смешанных лесов). Сюда же мы относим и черневые леса с их производными, поскольку в низкогорье не наблюдается строгой границы между черневой и темнохвойной тайгой в отличие от ландшафтов лесного пояса. Высокая мозаичность черневых и темнохвойных лесов, наличие зарастающих вырубок и редколесий, а также лишь незначительное превышение продуктивности черневой тайги [Куминова, 1950] определяют не только физиономический облик, но и экологическое сходство этих местообитаний. Поэтому при описании под низкогорными та-

Таблица 8

Плотность и разнообразие видового состава летнего населения птиц пояса смешанных и лиственных лесов Кузнецкого Алтау

Ландшафт, урочище	Плотность, особи/км ²		Отмечено видов			
			всего		фоновых	
	I	II	I	II	I	II
<i>Мелколиственно-лесная предгорная равнина, 1981—1982 гг.</i>						
Лесной	503	481	95	48	49	29
Березово-сосновые леса	760	—	50	—	36	—
Сосново-березовые леса	479	462	41	32	32	24
Березово-осиновые полузаболоченные леса	383	467	38	28	32	25
Березовые суходольные леса	464	522	41	31	34	26
Зарастающие вырубki	566	—	38	—	28	—

Мелколиственно-лесное низкогорье, 1979—1982 гг.

Лесной	584	610	90	75	42	39
Осиновые леса	619	666	68	57	37	35
Сосново-березовые молодняки	539	364	42	30	36	27
Зарастающие вырубki 15—20 лет	549	554	71	55	50	44
Зарастающие вырубki 10 лет	467	513	49	42	35	29
Лесолуговой надпойменный	565	595	108	86	47	53
Крупнотравные луга-осинники	544	494	59	61	34	35
Злаковые луга-березняки	687	1095	73	71	49	53
Луга-выпасы	483	—	51	—	28	—

Светлохвойно-мелколиственно-лесное среднегорье, 1981—1982 гг.

Лесной	611	751	77	61	46	44
Пихтово-березово-лиственничные леса	716	736	62	47	45	43
Лиственнично-березовые леса	595	677	66	41	45	29
Сосновые долинные леса	296	1294	33	30	25	23
Лесолуговой пойменный	674	1196	66	64	42	52
Ивняки-березняки	662	1112	41	53	34	43
Луга-ивняки-кустарники	682	1245	59	51	43	43

ежными ландшафтами следует понимать и темнохвойную и черневую тайгу, если различия не оговорены дополнительно.

В ландшафтах таежного пояса обилие птиц и видовое разнообразие выше, чем в поясе смешанных и лиственных лесов. Самыми продуктивными сообществами в I половине лета являются орнитоценозы черневых нагорных лесов (табл. 10), а во II половине — еще и темнохвойной тайги (900—1150 особей/км²), за исключением низкогорной пихтово-кедровой. Сходные показатели плотности населения и количество видов в этих местобитаниях связаны с тем, что несколько большая продуктивность черневых лесов нивелируется обедненностью сообществ свежих вырубок. В среднегорных темнохвойно-мелколиственных лесах обилие и разнообразие птиц ниже, чем в темнохвойной и черневой тайге, но сходство с таковыми в пихтово-мелколиственных низкогорных лесах.

В высокопродуктивных черневых и темнохвойных лесах наблюдается иммиграционный тип динамики, в остальных урочищах — динамически равновесный, и только в полузаболоченных пихтово-березовых лесах во II половине лета отмечена откочевка птиц.

Постоянно доминируют во всех ландшафтах в I половине лета пухляк, во II — пухляк и московка. В группу доминантов также входят в низкогорных лесах чернозобый дрозд, в среднегорной тайге — поползень. Наиболее разнообразный, меняющийся по годам состав доминантов наблюдается на свежих вырубках 1—3 лет. Это объясняется, с одной стороны, сменой условий по мере зарастания, с другой — общим низким обилием птиц на свежих вырубках.

Таблица 9

Ярусное распределение птиц пояса смешанных и лиственных лесов Кузнецкого Алатау, %

Ландшафт, урочище	I						II					
	На земле	В кустарниках	В корнях	На стволах	На воде	В воздухе	На земле	В кустарниках	В корнях	На стволах	На воде	В воздухе

Мелколиственно-лесная предгорная равнина, 1981—1982 гг.

Лесной	40	30	28	2	—	0,4	21	19	57	3	—	0,1
Березово-сосновые леса	46	26	24	4	—	0,1	—	—	—	—	—	—
Сосново-березовые леса	36	30	31	2	—	1	26	14	54	6	—	0,1
Березово-осиновые полузаболоченные леса	28	46	25	0,3	—	0,3	15	58	27	0,6	—	—
Березовые суходольные леса	48	24	26	1	—	—	25	12	60	2	—	0,1
Зарастающие вырубки	55	33	12	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—

Мелколиственно-лесное низкоегорье, 1979—1982 гг.

Лесной	37	44	15	4	—	—	34	34	28	4	—	—
Осиновые леса	38	41	16	4	—	—	35	31	30	4	—	—
Сосново-березовые мо- лодняки	29	56	11	4	—	—	32	24	38	5	—	—
Вырубки 15—20 лет	35	45	15	6	—	—	40	37	20	3	—	—
Вырубки 10 лет	33	52	12	3	—	—	21	50	28	2	—	—
Лесолуговой надпойменный	36	54	8	2	0,1	0,5	38	34	24	3	—	0,8
Крупнотравные луга- осинники	31	59	7	3	—	—	27	43	27	3	—	—
Злаковые луга-березня- ки	37	52	8	2	—	0,8	42	32	22	3	—	1
Луга-выпасы	39	58	3	—	—	0,1	—	—	—	—	—	—

Светлохвойно-мелколиственно-лесное среднегорье, 1981—1982 гг.

Лесной	30	36	31	4	—	0,1	18	21	55	7	—	0,1
Пихтово-березово-лиственничные леса	27	42	29	2	—	0,1	20	27	46	7	—	—
Лиственнично-березовые леса	32	32	32	4	—	—	19	16	59	6	—	0,1
Сосновые долинные леса	32	26	37	5	—	—	4	22	65	9	—	—
Лесолуговой пойменный	25	56	17	1	0,5	0,5	21	42	34	3	0,1	—
Ивняки-березняки	22	53	21	2	1	1	21	31	43	5	—	—
Луга-ивняки-кустарники	27	58	14	0,8	—	0,2	21	49	28	2	0,2	0,1

Распределение птиц по ярусам в низогорных таежных лесах в I половине лета сходное с лесным за счет значительной доли птиц, держащихся в кустарниках (табл. 11), во II половине лета — типично лесное, характерное все лето для наиболее «таежных» среднегорных лесов. Лишь на вырубках и в пойменных лесолуговых местообитаниях в I половине лета отмечен лесолуговой тип распределения с доминированием птиц, кормящихся в кустарниках и на земле.

Таблица 10

Плотность и разнообразие видового состава летнего населения птиц таежного пояса
Кузнецкого Алатау

Ландшафт, урочище	Плотность, особ./км ²		Отмечено видов			
			всего		фоновых	
	I	II	I	II	I	II
<i>Черное низкоегорье, 1979—1982 гг.</i>						
Лесной	700	853	92	90	48	50
Березово-осиново-пихтовые (черневые) леса	907	1157	71	61	47	50
Пихтово-осиновые леса	575	649	77	63	43	37
Пихтово-березовые полубаболоченные леса	592	442	63	57	40	35
Вырубки 1—3 лет	311	592	44	49	26	33
Лесолуговой пойменный	647	704	89	80	38	41
Черневые разреженные леса	638	706	71	66	33	40
Луга-ивняки-кустарники	687	694	89	66	47	50
<i>Темнохвойно-таежное низкоегорье, 1979—1982 гг.</i>						
Лесной	680	960	92	76	51	52
Пихтово-кедровая тайга	418	644	46	39	35	32
Березово-кедрово-пихтовая полубаболоченная тайга	686	995	79	61	48	48
Пихтовая тайга	709	1153	56	56	40	47
Березово-кедрово-пихтовые редко-леса	879	784	61	55	47	41
<i>Темнохвойно-таежное среднегорье, 1981—1982 гг.</i>						
Лесной	636	849	60	57	41	45
Елово-кедрово-пихтовая тайга	696	973	48	44	34	37
Еловые полубаболоченные долинныя леса	591	691	50	43	37	35
Сосново-кедрово-березовые леса	362	461	35	36	24	26

Предгольцовый и гольцовый пояса

Учитывая незначительную протяженность и мозаичность предгольцовых криволесий и тундр, расположенных на отдельных гольцах выше границы леса, мы рассматриваем их вместе.

В предгольцовых криволесьях, образующих переходный лесолуговой пояс к горным тундрам, обилие птиц несколько выше, чем в таежном среднегорье, при одинаковом видовом разнообразии населения (табл. 12). На гольцах суммарное обилие птиц и количество видов уменьшается в мохово-кустарниковых и резко падает в каменисто-лишайниковых тундрах. Во II половине лета во всех предгольцовых и высокогорных урочищах птиц в 1,5—4 раза больше, чем в I (иммиграционный тип динамики), причем суммарное обилие сравнимо с таковым в высокопродуктивных таежных ландшафтах. Это связано с тем, что более разнообразные условия предгольцовых криволесно-луговых местообитаний привлекают сюда в гнездовой период как лесных, так и горно-луговых и горно-тундровых птиц. Подобное явление отмечено А. Ф. Ковшарем [1981] в субвысокогорье Тянь-Шаня. В горных тундрах гнездопригодные территории и кормовые условия значительно беднее, чем в криволесьях, и плотность населения определяется численностью лишь нескольких гнездящихся видов, особенно в каменисто-тундровом высокогорье (горный конек, каменка-плюсунья, зарничка).

Во II половине лета интенсивное созревание семян и ягод в поздно вегетирующих субальпийских лугах и тундрах, высокая численность беспозвоночных (личное сообщение А. С. Бабенко), наличие открытых участков определяют заметную прикочевку птиц из нижележащих лесных ландшафтов (кедровка, пухляк, лесной конек и дрозды). В каменисто-

Таблица 11

Ярусное распределение птиц таежного пояса Кузнецкого Алатау, %

Ландшафт, урочище	I					II				
	На земле	В кустарниках	В кронах	На стволах	В воздухе	На земле	В кустарниках	В кронах	На стволах	В воздухе
<i>Черневое низкогорье, 1979—1982 гг.</i>										
Лесной	40	34	22	4	0	30	27	38	5	0
Березово-осиново-пихтовые (черневые) леса	40	30	25	4	0	33	21	41	5	0
Пихтово-осиновые леса	37	36	23	4	0,1	22	32	40	6	0
Пихтово-березовые полузаболоченные леса	34	36	27	4	0	28	22	44	6	0
Вырубки 1—3 лет	53	42	4	1	0	46	41	11	2	0,1
Лесолуговой пойменный	26	62	10	0,7	0,8	19	43	35	3	0,2
Черневые разреженные леса	25	64	10	0,3	0,3	18	44	35	3	0,1
Луга-ивняки-кустарники	28	54	12	3	3	25	37	33	4	0,6

Темнохвойно-таежное низкогорье, 1979—1982 гг.

Лесной	38	30	28	5	0,1	21	26	46	7	0
Пихтово-кедровая тайга	33	18	41	8	0	21	17	53	8	0
Березово-кедрово-пихтовая полузаболоченная тайга	36	35	26	3	0,1	16	33	44	7	0
Пихтовая тайга	36	22	36	6	0	26	19	47	8	0
Березово-кедрово-пихтовые редколесья	46	35	14	5	0	25	28	44	3	0,1

Темнохвойно-таежное среднегорье, 1981—1982 гг.

Лесной	21	29	46	3	0	24	11	53	12	0
Елово-кедрово-пихтовая тайга	21	33	43	2	0	30	13	47	10	0
Еловые полузаболоченные долинные леса	19	20	56	6	0,1	18	13	57	12	0,1
Сосново-березово-кедровые леса	30	17	45	8	0	10	6	67	17	0

Таблица 12

Плотность и разнообразие видового состава летнего населения птиц предгорьцового и гольцового поясов Кузнецкого Алатау, 1981—1982 гг.

Ландшафт, урочище	Плотность, особ./км ²		Отмечено видов			
			всего		фоновых	
	I	II	I	II	I	II
Предгорьцовое криволесье	688	982	59	57	39	46
Березово-кедрово-пихтовое	483	637	37	33	29	28
Пихтово-березовое с лугами и кустарниками	756	1097	51	49	40	46
Тундровое высокогорье	496	748	29	37	18	33
Мохово-кустарниковые тундры	609	660	29	35	21	31
Каменисто-лишайниковые тундры	236	937	11	16	8	15

лишайниковых тундрах, кроме того, наблюдается массовый вылет птенцов у горных коньков и зарничек, имеющих, вероятно, две нормальные кладки за сезон. В августе отмечена и концентрация кочующих горных видов (горный конек, большая чечевица), гнездившихся, по-видимому, в более высокогорных частях Алтая и Горной Шории. Во всяком случае, в Северо-Восточном Алтае коньки откочевывают из высокогорья сразу после гнездования. [Равкин, 1967]. Все это в гольцах и предгорьцовье Кузнецкого Алатау определяет 1,5—6-кратное увеличение обилия птиц во II половине лета, что вряд ли возможно только за счет размножения. Преобладает здесь все лето зарничка. Кроме нее в предгорьцовье в I половине лета

Таблица 13

Ярусное распределение птиц предгорного и горного поясов Кузнецкого Алатау, 1981—1982 гг., %

Ландшафт, урочище	I				II			
	На земле	В кустарниках	В кронах	На стволах	На земле	В кустарниках	В кронах	На стволах
Предгорное криволесье	38	25	38	0,2	35	19	44	2
Березово-кедрово-пихтовое	35	18	46	1	22	10	63	5
Пихтово-березовое с лугами и кустарниками	38	26	36	0	38	20	40	0
Тундровое высокогорье	37	30	33	0	56	16	28	0,6
Мохово-кустарниковые тундры	31	34	35	0	46	18	36	0,8
Каменисто-лишайниковые тундры	71	13	17	0	71	13	16	0,3

доминируют чечевича, а во II — пухляк, в тундрах — горный и лесной коньки.

В предгорных криволесьях сходное с лесным распределение птиц по ярусам во II половине лета сменяется на типично лесное, также в связи с массовой прикочевкой птиц из нижележащих поясов (табл. 13). На гольцах все лето отмечено своеобразное распределение: из-за отсутствия древесной растительности практически 100% птиц, включая кронников, держится на земле и в кустарниках. В каменисто-лишайниковых тундрах преобладание группы птиц, держащихся на земле (71%), определяет типично тундровый тип распределения. В мохово-кустарниковых тундрах распределение сходное с тундровым за счет значительной доли птиц, кормящихся в кустарниках (до 70% вместе с кронниками).

Поселки

Общее обилие птиц в I половине лета постепенно уменьшается от предгорных к среднегорным поселкам (табл. 14), что связано с уменьшением численности синантропов, прежде всего домового воробья и скворца. Во II половине лета увеличение обилия птиц в 1,5 раза отмечено только в горных поселках, определяемое значительной прикочевкой птиц из окрестных естественных местообитаний (иммиграционный тип динамики). По сравнению с последними плотность населения птиц в 1,5—2 раза выше, а разнообразие (кроме таежных поселков) почти в 2 раза ниже. Население птиц низкогорных таежных поселков по числу фоновых видов все лето сравнимо с сообществами окружающих ландшафтов.

Постоянно доминируют все лето полевой и домовый воробьи. Кроме них в группу доминантов в I половине лета входят скворец (предгорные), деревенская ласточка (низкогорные); во II — сизый голубь (предгорные поселки). В предгорных и среднегорных слабооблесенных поселках больше всего птиц держится на земле. В низкогорных таежных значительно увеличивается доля птиц, держащихся в воздухе (за счет деревенской ласточки и стрижей), в кронах и особенно в кустарниках (до 20%). В результате распределение по ярусам сходное с лесолуговым.

Водоемы

В I половине лета больше птиц на крупных реках Кия и Белый Июс (см. табл. 14), во II только на среднегорных реках отмечено увеличение обилия прежде всего за счет выводков перевозчика, горной трясогузки и большого крохали. Видовое разнообразие увеличивается от низко- к среднегорным рекам, но в целом ниже, чем на равнинных водоемах [Рав-

Таблица 14
Плотность, разнообразие видового состава населения и ярусное распределение птиц поселков и водоемов Кузнецкого Алатау летом 1981—1982 гг.

Плотность* населения	Отмечено видов				I												II															
	всего		Фоновых		На земле						В кронах		На стро-лах		На воде		В воздухе		На земле				В кустар-никах		В кронах		На стро-лах		На воде		В воздухе	
			I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Поселки	1009	1018	74	96	41	51	78	10	4	0,1	0,1	7	71	12	8	2	0,7	7	71	12	8	2	0,7	7								
Предгорные междуречные	1116	1016	37	32	25	26	91	2	3	—	—	4	87	3	4	1	—	4	87	3	4	1	—	5								
Низкотерные таежные	915	1285	60	55	47	47	56	22	7	0,2	—	14	58	20	10	0,2	0,1	14	58	20	10	0,2	0,1	11								
Среднегорные долинные	879	1221	37	32	28	26	75	14	3	0	0,3	7	72	10	4	0	0	7	72	10	4	0	0	13								
Горные реки	441	162	37	29	16	17	84	0	0,2	0	6	10	75	0	0,1	0	13	10	75	0	0,1	0	13	12								
Среднее течение р. Кия (низко-горье)	160	156	17	16	7	9	85	0	0	0	3	13	72	0	0,3	0	6	13	72	0	0,3	0	6	22								
Мелкие таежные притоки р. Кия	104	112	17	15	11	12	87	0	1	0	10	2	97	0	0	0	1	2	97	0	0	0	1	2								
Среднее течение р. Белый Июс (среднегорье)	157	209	31	20	14	16	83	0	0	0	6	11	67	0	0	0	23	11	67	0	0	0	23	10								

* В поселках — особей на 1 км², на водоемах — на 10 км береговой линии.

кин, 1978], что связано с отсутствием поймы и низкой кормностью рек Кузнецкого Алатау.

На всех реках доминируют перевозчик и горная трясогузка. В I половине лета в число преобладающих видов кроме них входят белая трясогузка, во II — белопопый стриж, который предпочитает кормиться над водой, а на р. Белый Июс еще и большой крохаль. Больше всего птиц держится по берегам у уреза воды, особенно на мелких таящих реках. На крупных реках высока доля воздуховодов (10—22%), зависящая от численности белопопых стрижей, гнездящихся на прибрежных скалах и ловящих насекомых преимущественно над водой, а во II половине лета — и птиц, держащихся на воде прежде всего за счет выводков большого крохали и чирка-свистунка.

* * *

Нетрудно заметить, что в Кузнецком Алатау наблюдается сложное сочетание разных высотных поясов и ландшафтов на одних и тех же абсолютных высотах. Например, только в низкогорье обследовано население птиц лесостепного, мелколиственно-лесного, черневого и темнохвойно-таежного ландшафтов. Наличие выраженных экспозиционных изменений, связанных с естественной степненностью южных склонов, дополняется значительной антропогенной разрушенностью лесных местообитаний, что приводит к искажению и без того нестрогих границ между высотными поясами. Поэтому интересно рассмотреть изменчивость населения птиц не только внутри высотных поясов, но и при движении от предгорной равнины к высокогорью и сравнить ее с неоднородностью сообществ птиц Северо-Восточного Алтая, отличающегося более простой структурой высотной поясности (табл. 15).

В Северо-Восточном Алтае в I половине лета обилие птиц сначала постепенно увеличивается от 300 особей/км² в предгорной лесостепи до почти 900 особей в черневом низкогорье, а затем резко снижается в среднегорье и особенно (до 100 особей) — в каменисто-тундровом высокогорье [Равкин, 1973]. Во II половине лета характер изменчивости сохраняется при увеличении обилия птиц во всех ландшафтах, за исключением горных тундр. При этом наиболее существенное увеличение плотности (до 1000 особей/км² и более) наблюдается только в светлохвойно-мелколиственно-лесном и особенно в черневом низкогорье. В остальных ландшафтах суммарное обилие птиц не превышает во II половине лета 500 особей/км². Только на предгорных болотах все лето плотность населения птиц составляла более 700 особей/км².

В Кузнецком Алатау в I половине лета начиная с лесостепной предгорной равнины обилие птиц несколько снижается в лесном поясе и низкогорной лесостепи, а затем увеличивается до 700 особей/км² в таежных ландшафтах низкогорья. Далее в среднегорье вплоть до предгорных криволесий плотность населения птиц практически не меняется, и лишь в сообществах лесостепного ландшафта на южных склонах птиц в 2 раза меньше. В мохово-кустарниковых тундрах обилие птиц ниже, чем в предгорных, и еще в 3 раза уменьшается в каменисто-лишайниковых тундрах.

Таким образом, плотность населения птиц во всех высотных поясах Кузнецкого Алатау (кроме черневого низкогорья) в I половине лета выше, чем в соответствующих ландшафтах Северо-Восточного Алтая. Кроме того, вплоть до каменистых тундр не наблюдается сколько-нибудь закономерного снижения или увеличения обилия птиц, за исключением только обедненных орнитоценозов среднегорной лесостепи. Это объясняется отсутствием строгих границ между высотными поясами, их незначительной протяженностью в пределах абсолютных высот, взаимочередованием различных ландшафтов и весьма сходными природно-климатическими усло-

Таблица 15

Биологическая продуктивность ландшафтов [по Куминовой, 1950], плотность летнего населения и биомасса птиц Северо-Восточного Алтая и Кузнецкого Алатау

Условный уровень высот местности, ландшафт	Плотность, особи/км²				Биомасса, кг/км²				Биологическая продуктивность, ц/га сухих веществ (Кузнецкий Алатау)
	Северо-Восточный Алтай		Кузнецкий Алатау		Северо-Восточный Алтай		Кузнецкий Алатау		
	I	II	I	II	I	II	I	II	
Предгорная равнина									
лесостепная	308	407	626	797	21	28	41	51	1600—2200
мелколиственно-лесная	476	611	503	481	20	19	22	16	1600—2000
Болота предгорные	745	737	545	253	50	29	20	7	Нет данных
Низкогорье									
лесостепное	—	—	552	741	—	—	18	28	86—230
светлохвойно-мелколиственно-лесное	659	963	—	—	25	27	—	—	—
мелколиственно-лесное	418	489	574	602	25	12	20	26	800—2000
черневое	868	1791	700	853	45	75	32	49	3000—4000
темнохвойно-таежное	—	—	680	960	—	—	31	35	3000—4000
Среднегорье									
лесостепное	—	—	369	714	—	—	11	17	Нет данных
светлохвойно-мелколиственно-лесное	—	—	642	974	—	—	24	32	2500—3000
темнохвойно-таежное	318	448	636	849	14	17	17	94	1000—1800
редколесное (криволесное)	289	478	688	982	12	21	21	30	200—1900
Высокогорье									
ерниковое (мохово-кустарниковое)	198	203	609	660	10	8	11	17	145—262
каменисто-тундровое	105	93	236	937	11	4	6	29	0,8—2

виями территории на высотах от 500 до 900 м, на которых в Северо-Восточном Алтае расположены только лесостепные и лесные пояса. Поэтому поясные изменения в Кузнецком Алатау больше связаны с экспозиционными различиями, а не с абсолютными высотами и не приводят к столь существенному различию в населении птиц, какое наблюдается в Северо-Восточном Алтае.

Во II половине лета характер изменчивости населения птиц меняется в связи с послегнездовыми и летне-осенними перемещениями птиц. Так же, как и в Северо-Восточном Алтае, во II половине лета по сравнению с I птиц больше во всех ландшафтах, кроме предгорных болот и смешанных лесов. В предгорной равнине обилие птиц с 800 особей/км² в лесостепи в 2 раза уменьшается в лесном поясе и еще вдвое на болотах. Затем в низкогорье постепенно увеличивается до 960 особей/км² в таежных ландшафтах и почти не изменяется в среднегорье и предгорьях. В мохово-кустарниковых тундрах плотность населения птиц уменьшается до 660 особей/км², а затем в 1,5 раза увеличивается в каменисто-лишайниковых тундрах за счет массового вылета молодых у тундровых видов (горного конька, каменки-плясуньи), приходящегося на II половину лета в связи с более поздним гнездованием, а также заметной прикочевки птиц из лесных местообитаний (лесной конек, кедровка, пухляк) и пролета горных коньков, больших чечевич, овсянок, гнездившихся в более южных горных районах.

Таким образом, и во II половине лета показатели обилия птиц выше, чем в сообществах Северо-Восточного Алтая, за исключением предгорных болот и черневого низкогорья. Это объясняется прежде всего особенно позднелетних перемещений птиц. В Северо-Восточном Алтае в связи с большими абсолютными высотами местности, протяженностью поясов, удаленностью значительных площадей высокогорий от лесных местообитаний, существенной разницей климатических условий и меньшей кормностью гольцовых участков птицы в период перекочевок успевают спуститься в более продуктивное низкогорье прежде, чем волна мигрирующих птиц более северных популяций достигнет верхних поясов. В результате наибольшая концентрация птиц отмечена в черневом низкогорье

(1791 особь/км²), где сталкиваются две волны кочующих птиц: местных, спускающихся из верхних поясов гор, и пролетных,двигающихся с севера [Равкин, 1967].

В Кузнецком Алатау, по абсолютным высотам низкогорном районе с благоприятными климатическими условиями, в предгорьях и гольцовых поясах, представленных фрагментами криволесий, субальпийских лугов и тундр на отдельных вершинах среди лесных ландшафтов, процессы перекочевок местных и пролета мигрирующих птиц во всех поясах практически не разобщены во времени. Вследствие этого плотность населения птиц во II половине лета здесь увеличивается за счет размножения, послегнездовых кочевок и концентрации пролетных птиц, особенно в высокопродуктивных таежных ландшафтах и предгорных криволесьях [Куминова, 1950]. С другой стороны, общая направленность летне-осенних перемещений, сходная с таковой в Северо-Восточном Алтае (с севера на юг), а также географическое положение Кузнецкого Алатау, лесные ландшафты которого вытянуты в меридиональном направлении среди равнинных степей Кузнецкой и Минусинской котловин, определяют концентрацию кочующих лесных птиц в южной, более высокой части хребта. Поэтому наибольшее увеличение обилия птиц во II половине лета отмечено не в черновом низкогорье, расположенном на северном и западном макросклонах, а в среднегорных и особенно в горно-тундровых ландшафтах, абсолютные высоты которых аналогичны высотам черного низкогорья Северо-Восточного Алтая (700—1300 м).

Таким образом, основные особенности изменчивости населения птиц в Кузнецком Алатау заключаются в меньшей амплитуде колебаний показателей обилия птиц от предгорий до высокогорий, связанной с низкими абсолютными высотами местности, сложностью высотно-поясной структуры, взаимовлиянием и общностью орнитокомплексов местообитаний, расположенных на высотах от 350 до 1200 м. Во II половине лета основное влияние оказывают продуктивность ценозов и характер перемещений и кочевок птиц, определяющих значительную концентрацию их в предгорной лесостепи и верхних поясах гор. Причем в лесостепи наибольшее обилие наблюдается на необработанных полях зерновых за счет прикочевки сюда скворцов, врановых, клинтухов и овсянок. В результате во II половине лета существенно увеличивается не только суммарная численность, но и биомасса птиц. Эти изменения связаны в большей степени с антропогенным влиянием, а не с естественной продуктивностью лесостепных ландшафтов.

Динамика биомассы и плотности населения птиц, как правило, совпадает и зависит от структурной сложности фитоценозов и общей биологической продуктивности [Шуваченко, 1967; Равкин, 1973]. Кроме того, прослежена тесная связь биомассы птиц с биологической эффективностью климата, определяющей продуктивность ценозов [Ходашова, 1966]. Так, в Кузнецком Алатау в I половине лета вертикальные изменения биомассы населения птиц весьма сходны с таковыми в Северо-Восточном Алтае (см. табл. 15). Отмечено постепенное увеличение биомассы от предгорной равнины до таежного низкогорья, включая черное, а затем ее уменьшение к среднегорью и резкое падение в горных тундрах. Исключение составляет только население птиц предгорной лесостепи и предгорных криволесий Кузнецкого Алатау, где биомасса птиц в 2 раза выше, чем в соответствующих ландшафтах Северо-Восточного Алтая. В общем виде подобная динамика биомассы соответствует изменению общей биологической продуктивности: наиболее продуктивными оказываются сообщества низкогорных таежных ценозов; вверх и вниз от уровня низкогорий продуктивность уменьшается.

Во II половине лета это соответствие нарушается. В Северо-Восточном Алтае описанные вертикальные изменения биомассы в общем сохраняются, причем ее увеличение в 1,5—2 раза по сравнению с I половиной лета отмечено только в предгорной лесостепи, черновом низкогорье и редколесьях. В Кузнецком Алатау показатели биомассы во всех ландшаф-

тах, кроме предгорных лесов и болот, в 1,2—6 раз выше, чем в I половине лета. Особенно значительно увеличение биомассы в среднегорных и высокогорных местообитаниях, что связано, как уже отмечалось, с концентрацией птиц в период летне-осенних перемещений. При этом в среднегорной темнохвойной тайге биомасса птиц увеличивается непропорционально изменению плотности населения за счет значительной концентрации здесь крупных и средних птиц (рябчик, кедровка, дрозды).

Несовпадение изменений биомассы птиц и общей продуктивности ландшафтов во II половине лета, помимо влияния миграций, можно объяснить также и усреднением общей продуктивности для всего вегетационного периода без учета различий в сроках вегетации на разных абсолютных высотах. Между тем в верхних поясах гор в связи с более поздней вегетацией максимальное накопление продукции наблюдается в июле — августе, т. е. как раз в период позднелетних перемещений птиц. Это проявляется и при анализе используемых птицами кормов. Энергетические потребности в I половине лета в основном удовлетворяются за счет беспозвоночных, и только в предгорьях и тундрах значима роль семян и сочных плодов (18 и 14%). Во II половине лета в среднегорье до 15% трансформируемой энергии удовлетворяется за счет вегетативных частей растений, а в горных тундрах 22% — за счет семян и сочных плодов. В остальных же ландшафтах показатели этих кормовых ресурсов не превышают 7—8%. Таким образом, несмотря на низкие значения общей продуктивности в горно-тундровых ландшафтах, позднее созревание семян и ягод привлекает птиц в субальпийские луга и тундры во II половине лета, и здесь большая часть энергии трансформируется птицами на втором трофическом уровне [Второв, 1976]. Аналогичное явление отмечено нами совместно с Н. Г. Дмитриевой у мелких млекопитающих: в Кузнецком Алатау во II половине лета наблюдается массовое выселение полевок из лесных местообитаний в тундры, где они дают четвертую генерацию, не отмеченную в остальных поясах.

Итак, основные изменения показателей населения птиц Кузнецкого Алатау связаны прежде всего с высотной поясностью, облесенностью, продуктивностью и антропогенным влиянием, определяющим не только неоднородность населения в гнездовой период, но и своеобразный характер послегнездовых и позднелетних перемещений птиц, отличающийся от такового в типичных горных странах.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

Для выявления структурных особенностей населения птиц проанализированы 80 вариантов населения птиц по I половине лета и 64 — по II. Лучшие структуры в оба сезона получены при коэффициенте агрегации, равном 2 (порог значимости 29 единиц). В I половине лета схема состоит из 22 классов (рис. 18). В 1-й из них входит население птиц луговых степей, где преобладали плешанка, садовая и белошапочная овсянки. С этим комплексом слабо связано сообщество остепненных лугов (2-й класс), где доминировали те же виды птиц, но плешанку заменяет лесной конек. Население птиц предгорных полей-перелесков, где доминируют дубровник, черноголовый чекан и лесной конек, образует 3-й класс, имеющий незначительное сходство с предыдущим и значимое — с сообществом предгорных лугов-ивняков (4-й), большая заустаренность которых определяет преобладание наряду с дубровником садовой камышевки и чечевицы. От 4-го класса отходят две ветви, соединяющие орнитокомплексы лесостепного и таежного поясов. Первая состоит из сообщества низкогорных лугов-ивняков (5-й), сильнее связанного с населением предгорных лугов-ивняков и слабо — с вариантами населения лесолуговых нагорных местообитаний, зарастающих вырубкам и гарей (6-й), внутреннее сходство которых определяют садовая камышевка, чечевица, лесной ко-

нек и теньковка. Вторая объединяет слабо связанные классы и направлена от сообществ предгорных лугов-ивняков через орнитокомплекс предгорных вырубок (7-й класс), где преобладают лесной конек, серая славка и пятнистый сверчок, к населению всех предгорных смешанных лесов, низкогорных лиственнично-березовых лесов, редколесий и долинных сосняков (8-й класс). Невысокое сходство в последнем из классов (32) связано с распределением прежде всего пухляка, лесного конька, большой синицы и зяблика. Таким образом, первая ветвь классов (с 4-го по 6-й) отражает различия в уровне высот местности и антропогенном влиянии, а вторая (4, 7, 8-й классы) — увеличение облесенности от предгорных лесолуговых местообитаний к смешанным и лиственным лесам.

Высокое сходство наблюдается между 6-м и 9-м, меньшее — между 8-м и 9-м классами. Последний образован 20 вариантами населения птиц низкогорных осиновых, черневых лесов и их производных в годы сравнительно низкого суммарного обилия птиц, отдельными пробами лесолуговых местообитаний и смешанных среднегорных лесов. Высокое внутреннее сходство этого набора (43) определяет сходные показатели плотности населения и преобладание садовой камышевки, чечевицы, теньковки и чернозобового дрозда. Два следующих класса тесно связаны между собой и с сообществами низкогорно-среднегорных облесенных урочищ (9-й класс) и образованы остальными, наиболее «таежными» вариантами населения птиц таежного пояса. В 10-й класс вошли орнитокомплексы черневых лесов и их производных в годы относительно высокого обилия птиц, низкогорно-среднегорных темнойвойных лесов при значительном внутреннем сходстве (40). Комплексы птиц долинных и нагорных увлажненных среднегорных лесов образуют 11-й класс. В обоих классах эдификаторами сходства являются пухляк, теньковка и московка, а специфичны чернозобый дрозд и поползень. В отдельный, 12-й класс, значимо связанный с 9-м, выделилось сообщество черневых долинных лесов в связи с еще более низким обилием птиц и сменой в составе преобладающих видов по сравнению с 9-м классом чернозобого дрозда, седоголовой овсянки. Изменения в этой группе классов иллюстрируют прежде всего отличия в продуктивности и составе лесообразующих пород.

Таежные сообщества через 9-й класс имеют незначительное сходство с населением птиц предгорных криволинейных и мохово-кустарниковых тундр, которое еще слабее связано с орнитокомплексом каменистых тундр гольцового пояса (классы 13-й и 14-й). Высокое сходство населения криволинейных и тундр (44) определяется прежде всего за счет зарнички, чечевицы и лесного конька, в меньшей степени — варакушки и соловья-красношейки. В каменистых тундрах преобладают горный конек, каменка-пласунья и зарничка.

Таким образом, в описанном ряду классов изменения в населении птиц связаны прежде всего с различиями в облесенности, поясностью, составом лесообразующих пород, продуктивностью и направлены от сообществ степей через орнитокомплексы лесолуговых предгорно-низкогорных местообитаний и смешанных предгорных лесов к населению птиц таежного пояса и далее к орнитоценозам предгорных криволинейных и горных тундр. Изгиб структурного графа по градиенту облесенности связан с некоторым сходством сообществ открытых предгорных и гольцово-предгорных местообитаний; кроме того, имеются две ветви классов, связывающие население птиц лесостепного и таежного поясов. Они иллюстрируют соответствующий переход в естественных и нарушенных ландшафтах.

На схеме имеется несколько отклонений, представленных группами одиночных вариантов населения птиц остепненных, переувлажненных и значительно нарушенных местообитаний. С сообществами полей-перелесков (3-й класс) сходно население остепненных лугов-кустарников на южных склонах гор (15-й), с которым связаны орнитокомплексы остепненных редколесий на южных склонах и остепненных лугов со скалами (16-й и 17-й классы). Первые по численности в трех последних классах

лесной конек и черноголовый чекан, а специфичны соответственно чечевица, обыкновенная овсянка и горная трясогузка. Изменения в населении здесь связаны с увеличением остепенности, уменьшением облесенности и укрытости (изреживание кустарников) для наземно гнездящихся птиц. Причиной остепенности и соответствующего отклонения на схеме следует считать влияние южной экспозиции склонов.

С населением птиц лугов-ивняков значимо связаны сообщества лугов-кустарников среди болот и слабее — березово-осоковых низинных болот (классы 18-й, 19-й), где преобладают серая славка, лесной конек, черноголовый чекан и желтоголовая трясогузка, варакушка, дубровник, а различия объясняются прежде всего увеличением увлаженности. В отдельный, 20-й класс вошло население птиц сосновых рямов переходных болот, имеющее незначимое сходство лишь с сообществами предгорных зарастающих вырубок на месте березово-соснового леса. Доминируют на рямках весничка и варакушка. От населения птиц средневозрастных вырубок, гарей и лесолуговых нагорных местообитаний, являющихся вторичными образованиями на месте вырубленных черневых и осиновых лесов (6-й класс), отходят два последовательных слабосвязанных класса (21-й и 22-й), представленные орнитокомплексами свежих вырубок 1—3 лет и отличающиеся прежде всего составом доминирующих видов: общим доминантом является чечевица, а специфичны чернозобый дрозд, сибирский жулан (вырубка 3 лет) и садовая камышевка, лесной конек (вырубка 1 года).

Таким образом, основные изменения населения птиц, связанные с различиями в облесенности, поясностью и составом лесобразующих по-

Тажинский пояс. Черневое низкогорье (45—47 — черневые нагорные леса; 48—51 — пихтово-осиновые; 52—54 — пихтово-березовые; 55—57 — свежие вырубки 1—3 лет; 58, 59 — черневые долинные леса с участками лугов; 60—62 — луга-ивняки-кустарники в долинах таежных рек). Темнохвойно-таежное низкогорье (63 — пихтово-кедровая тайга; 64—66 — березово-кедрово-пихтовая; 67, 68 — пихтовая; 69 — кедрово-березово-пихтовые редколесья). Темнохвойно-таежное среднегорье (70, 71 — елово-кедрово-пихтовая тайга; 72, 73 — еловые полузаболоченные леса; 74 — сосново-березово-кедровые долинные).

Предгорный пояс. Криволесное среднегорье (75 — березово-кедрово-пихтовые криволесья; 76, 77 — пихтово-березовые криволесья с участками субальпийских лугов).

Гольцовый пояс. Мохово-кустарниковые тундры (78, 79). Каменистые тундры (80).

Северо-Восточный Алтай. Лесостепной пояс. Лесостепная предгорная равнина (81 — поля; 82 — луга, копки; 83 — луга среди болот). Болота предгорья (84).

Пояс смешанных и лиственных лесов. Мелколиственно-лесная предгорная равнина (85); светлохвойно-мелколиственно-лесное низкогорье (86 — березово-осиновые леса среднего течения Бии; леса верхнего течения Бии: 87 — оссиновые, 88, 89 — сосново-березовые разреженные, 90 — сосново-березовые, 91 — березово-осиновые, 92 — пойменные ивняки, леса по берегам Телецкого озера: 93 — сосново-березовые, 94 — лиственнично-березовые). Болота низкогорья (95). Черневое низкогорье (96 — в целом; 97 — черневая осиново-пихтовая тайга придолиная; 98 — долинная; 99 — приручьевая высокотравная; 100 — кедрово-пихтовая). Мелколиственно-лесное низкогорье (101). **Тажинский пояс.** Темнохвойно-таежное среднегорье (102 — березово-осиновые леса; 103, 104 — березово-еловые леса; тайга: 105, 106 — пихтово-кедровая, 107, 108 — елово-кедровая, 109, 110 — елово-пихтово-кедровая, 111, 112 — кедровая).

Предгорный пояс. Редколесное среднегорье (113 — кедровые редколесья; 114 — пихтово-кедровые редколесья с лугами и ерниками; 115 — пихтово-кедровые редколесья с ерниками по скалам). Ерниковое высокогорье (116). Каменисто-тундровое высокогорье (117).

Северный Алтай. Лесостепной пояс. Лесостепное предгорье (118 — остепенные луга с участками луговых степей; 119 — поля). Лесостепное низкогорье (120 — мозаичные осиново-березовые леса среди остепенных лугов). Лесостепное среднегорье (121—124 — остепенные луга; 125—128 — сильно разреженные березово-лиственничные леса с остепенными лугами). Лесолуговое горно-долинное среднегорье (129—132 — лиственнично-березовые перелески среди полей и влажных покосных лугов; 133 — заболоченные березяки (согры)).

Лесной пояс. Лесное низкогорье (134 — осиново-березовые леса; 135 — сосново-березовые леса). Лесное горно-долинное низкогорье (136 — березово-оссиновые долинные леса). Лесное среднегорье (137 — 140 — редкостойные березово-лиственничные леса; 141—144 — лиственнично-березовые леса; 145 — парковые лиственничные леса; 146 — смешанные лиственнично-хвойные леса с преобладанием ели; 147 — лиственнично-кедровые леса).

Предгорный пояс. Субальпийское редколесье-луговое среднегорье (148 — лиственнично-кедровые редколесья с высокотравными лугами; 149 — предгорные лиственнично-кедровые редколесья с низкотравными лугами).

Гольцовый пояс. Среднегорная каменисто-луговая тундра (150).

Населенные пункты. Крупные поселки в пределах низкогорий (151), мелкие поселки в пределах среднегорий (152—155).

Центральный Алтай. Лесостепной пояс: 156 — настоящие степи (I половина лета); 157 — настоящие и луговые степи на шлейфах (I половина лета); 158 — опустыненные степи; 159 — остепенные террасы (II половина лета); 160 — остепенные и лесостепные склоны; 161 — лесостепь межгорных котловин; 162 — луга по вырубкам парковых лиственничников (I половина лета); 163 — поймы (I половина лета); 164 — сосново-березовые приречные леса с примесью ели (II половина лета); 165 — низинные болота (I половина лета).

Лесной пояс: 166 — смешанные леса; 167 — лиственничники; 168 — лиственнично-темнохвойные леса (II половина лета); 169 — темнохвойно-лиственничные леса (II половина лета); 170 — кедровники; 171 — кедровые и лиственнично-кедровые редколесья.

Альпийский пояс: 172 — ерниковые тундры; 173 — луга; 174 — моховые тундры (II половина лета); 175 — каменистые тундры (II половина лета).

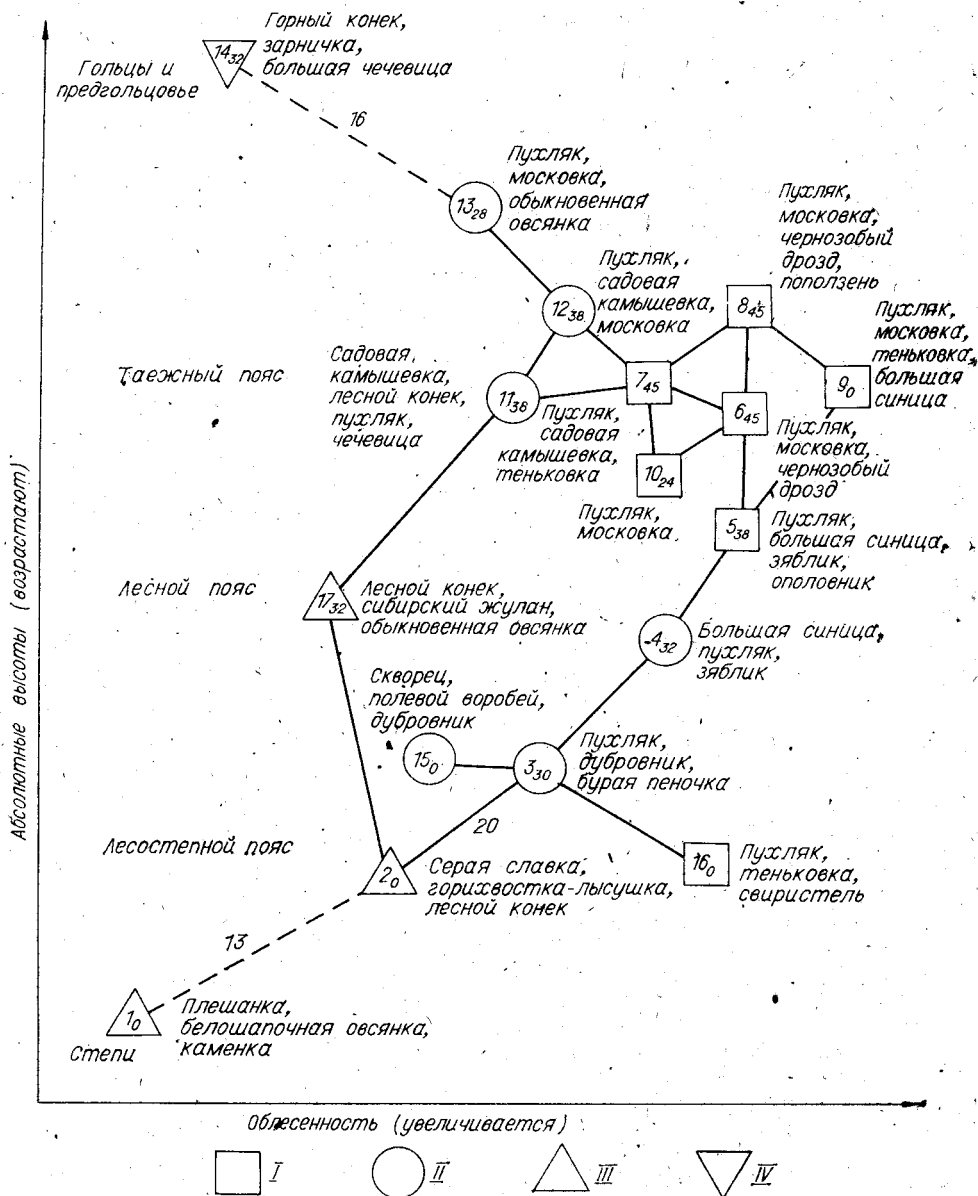


Рис. 19. Пространственно-типологическая структура населения птиц Кузнецкого Алатау во II половине лета.

В 1-й класс вошло сообщество 9; во 2-й — 8; 3-й — 1; 4-й — 2; 5-й — 44; 6-й — 12, 13, 30, 31, 33—35; 43, 56; 7-й — 21; 8-й — 6, 10, 11, 15, 17—20, 41; 9-й — 22—29, 32, 37, 45, 48—50, 52, 58, 59, 61, 65, 69; 10-й — 38, 39, 42, 46, 47, 51, 53, 54, 62—64, 67, 68, 70, 71; 11-й — 40, 66, 72—74; 12-й — 60; 13-й — 75—79; 14-й — 80; 15-й — 16; 16-й — 14; 17-й — 36; 18-й — 3; 19-й — 5; 20-й — 4; 21-й — 57; в 22-й — 55.

Остальные усл. обозн. и список местообитаний см. рис. 18.

род, значительно усложняются влиянием остепенности, обусловленной экспозицией склонов и антропогенной нарушенностью. Это отражается в графе отклонениями от основного ряда.

Большее разнообразие населения наблюдается в лесостепном и таежном поясах, в результате чего на схеме выделяются два горизонтальных слабо связанных между собой ряда классов. В наибольшей степени от основной совокупности отличаются сообщества луговых степей и каменисто-лишайниковых тундр, образующие вершинные классы структурного графа.

Во II половине лета при сходной ориентации графа структура состоит из 17 классов (рис. 19). В 1-й класс вошло население птиц луговых степей

Здесь преобладают плешанка, белошапочная овсянка и каменка. Максимальное, но незначимое сходство (15) этот набор имеет с сообществом низкорослых остепненных лугов (2-й класс), где наибольшая численность отмечена у серой славки, горихвостки-лысушки и лесного конька. Далее прослеживается слабая связь с населением лугов-ивняков и березово-осоковых низинных болот (3-й класс), низкое внутреннее сходство которых связано с распределением пухляка, дубровника и бурой пеночки. Сообщества предгорных лугов-ивняков и низинных болот слабо связаны с орнитокомплексами низкорослых лугов-ивняков и лиственных лесов (4-й класс). Сходство здесь определяют большая синица, пухляк и зяблик.

С 4-го класса прослеживается высокое сходство сообществ птиц всех облесенных местообитаний, представленных на графе совокупностью значимо связанных классов (с 4-го по 13-й), направленной от населения птиц предгорных лесов до орнитокомплексов предгорных криволинейных. Пятый класс значимо связан с предыдущим и образован вариантами населения предгорно-низкорослых светлосредне-мелколиственных лесов. Среднее внутреннее сходство (38) определяется пухляком, большой синицей, поползнем и зябликом.

Население птиц черневых и темнохвойно-березовых низкорослых, а также березово-лиственных среднегорных лесов образует 6-й класс, который, в свою очередь, тесно связан с рядом сходных между собой классов, составленных сообществами темнохвойных лесов (7-й); темнохвойно-осиновых и осинового лесов (8-й); долинных сосняков (9-й) и долинных среднегорных таежных лесов (10-й). Высокое сходство внутри перечисленных классов (40—45) определяется прежде всего общими эдификаторами (пухляк и москворос). В отдельных классах кроме них преобладали теньковка, садовая камышевка, чернозобый дрозд, поползень, рябчик и большая синица. Изменения в населении птиц здесь связаны прежде всего с составом лесобразующих пород и поясностью. С населением темнохвойно-осиновых и осинового лесов (7-й класс) значимо связаны орнитокомплексы свежих вырубок и нагорных лугов-перелесков (11-й), а также зарастающих вырубок, гарей и долинных лугов-ивняков (12-й класс). Общие эдификаторы сходства в этих классах пухляк и садовая камышевка, а специфичны лесной конек и чернозобый дрозд. Различия в населении определяются прежде всего антропогенным влиянием и продуктивностью свежих и зарастающих вырубок. К населению последних близки сообщества предгорных криволинейных (13-й класс), представляющих собой, как и зарастающие вырубки и гары, участки леса, чередующиеся с крупнотравными лугами. Преобладают в криволинейных пухляк, москворос и обыкновенная овсянка. Следующий, 14-й класс, образованный орнитокомплексами горных тундр, имеет слабую связь лишь с сообществами предгорных криволинейных. Невысокое сходство населения горных тундр определяют горный конек, зарничка, чечевица и лесной конек.

Таким образом, пространственно-типологическая структура населения птиц отражает изменения, направленные (как и в I половине лета) от сообществ степей через орнитокомплексы лесолуговых предгорных местообитаний к орнитоценозам предгорных лиственных лесов и далее к населению смешанных и таежных лесов, образующих совокупность взаимосвязанных классов. От последних через орнитоценозы зарастающих вырубок и гарей изменения направлены к сообществам предгорных криволинейных и далее к орнитокомплексам тундр. Наиболее значимыми факторами среды, которые определяют описанную изменчивость населения птиц, являются облесенность (точнее, макрооблесенность), продуктивность, поясность и состав лесобразующих пород. Менее значимы антропогенное влияние, геоморфологический уровень местообитаний и абсолютные высоты местности для необлесенных урочищ.

Одиночные отклонения от описанного ряда представлены слабо связанными с сообществами предгорных лугов-ивняков и низинных болот одиночными пробами полей-перелесков (15-й) и переходных болот (16-й

класс). Доминируют в них соответственно скворец, полевой воробей обыкновенная овсянка, пухляк, теньковка, и свиристель. Еще один, 17-й класс образован сообществами остепненных нагорных лугов-перелесков и свежих вырубок 2 лет. Внутреннее сходство связано с лесным коньком, сибирским жуланом и обыкновенной овсянкой, а из внешних имеются лишь слабые связи с населением остепненных лугов-кустарников (2-й) и свежих вырубок (11-й класс).

Таким образом, в I и II половине лета пространственно-типологическая структура и факторы, определяющие неоднородность населения птиц, весьма сходны. Различия сводятся лишь к большей общности во II половине лета сообществ всех облесенных местообитаний и меньшему разнообразию населения лесостепного пояса (за счет уменьшения количества одиночных классов), связанного с откочевкой птиц в лесные и таежные ландшафты. «Развертка» сходства населения птиц на плоскости показала правильность ориентации графа, вершины которого образованы орнитокомплексами степей и тундр, а ряды изменений направлены через последовательно связанные классы лесостепного, таежного (с включением вариантов населения лесных местообитаний), предгорного поясов и определяются прежде всего поясностью и облесенностью, что отмечено также и в Северо-Восточном Алтае [Ефимов, Равкин, 1980]. Однако в отличие от последнего в Кузнецком Алатау наблюдается большее сходство населения птиц открытых степных и гольцовых местообитаний, что связано с меньшей разницей этих урочищ по высоте, а также большей мозаичностью территории, определяемой значительной нарушенностью (вырубки, покосы и т. д.) и существенным влиянием экспозиции склонов. На схеме это отражается большим сжатием графа сверху и снизу, большей растянутостью его по градиенту облесенности, а также разнообразием населения птиц лесостепного и лесных (включая вырубки) поясов Кузнецкого Алатау.

Особенности населения птиц Кузнецкого Алатау проявляются также при оценке связи факторов среды и территориальной изменчивости сообществ. При индивидуальных расчетах влияния факторов среды на население птиц [Равкин, 1978] в Кузнецком Алатау не удается выявить какой-либо один ведущий фактор, как в других регионах Западной Сибири (табл. 16). В Северо-Восточном Алтае таковым является поясность, определяющая по сезонам 57 и 63% дисперсии коэффициентов сходства сообществ птиц. В меньшей степени различия в населении здесь связаны с облесенностью, составом лесобразующих пород, абсолютными высотами местности и продуктивностью. В Приобье неоднородность населения объясняется прежде всего облесенностью (44 и 34%), в меньшей степени — продуктивностью, увлажнением и подзональным изменением климата [Равкин, 1978]. В Кузнецком Алатау различия в населении в равной степени связаны с продуктивностью, облесенностью, абсолютными высотами и поясностью, в меньшей степени — с составом лесобразующих пород, экспозицией склонов и антропогенным влиянием. Существенны состав травяного покрова и остепненность урочищ.

Таким образом, выявлено не только большее количество особо значимых факторов, связанное со значительной неоднородностью населения птиц Кузнецкого Алатау, но и своеобразный характер их иерархии. В целом неоднородность сообществ птиц можно объяснить более или менее сложными сочетаниями (природными режимами) 16 факторов, рассчитанными по «экспресс-методу» оценки связей [Трофимов, Равкин, 1980].

В I половине лета это режимы:

— луговых степей (эдификаторы сходства — плешанка, садовая и белошапочная овсянки);

— лесолуговых предгорных местообитаний (дубровник, лесной конек, черноголовый чекан, сорока);

— низинных болот (желтоголовая трясогузка, варакушка, дубровник);

— переходных облесенных болот (весничка, варакушка, лесной конек);

Таблица 16
Иерархия проявления факторов среды при анализе территориальной неоднородности населения птиц

Фактор	Учитываемая дисперсия, %					
	Северо-Восточный Алтай*		Кузнецкий Алатау		Лесная зона Приобья*	
	I	II	I	II	I	II
Поясность (зональность)	57	63	35	33	14	18
Облесенность	36	55	32	39	44	34
Состав лесообразующих пород	42	47	22	31	18	13
Абсолютные высоты	40	41	32	33	—	—
Продуктивность	35	40	29	38	20	14
Антропогенное влияние	22	21	12	17	15	13
Застроенность	13	14	10	14	14	13
Наличие ерников	6	3	5	0,6	—	—
Мозаичность	3	5	2	2	—	—
Увлажнение	1	1	4	10	20	10
Экспозиция склонов	—	—	19	24	—	—
Состав травяного покрова	—	—	11	16	—	—
Остепненность	—	—	10	13	—	—
Макросклон (региональность)	—	—	7	8	1	4
Закустаренность	—	—	4	4	—	—
Рельеф	—	—	2	0,8	5	7

* Выборочно по Ю. С. Равкину [1978, 1984].

- редколесных среднегорных местообитаний (лесной конек, чечевица, обыкновенная овсянка, черноголовый чекан);
- предгорных лесов (лесной конек, большая синица, пухляк, зяблик);
- макрозалесенных низкогорных-среднегорных местообитаний, кроме долинных среднегорных темнохвойных лесов (пухляк, садовая камышевка, теньковка, чернозобый дрозд);
- долинных темнохвойных среднегорных лесов (пухляк, мрсковка, теньковка, поползень);
- свежих вырубок 1—3 лет (садовая камышевка, лесной конек, чечевица, сибирский жулан);
- предгорных криволинейных и мохово-кустарниковых тундр (зарничка, чечевица, лесной конек);
- каменисто-лишайниковых тундр (горный конек, каменка-плясунья, зарничка);
- поселков (полевой и домовый воробьи, скворец).

Всего этим набором объясняется 48% дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Еще 22% неоднородности населения определяют режимы: суходольных лесолуговых местообитаний; пойменных лугов-ивняков; крупнотравных частично облесенных местообитаний (в том числе низкогорных лугов-перелесков, зарастающих вырубков, мозаичных черновых долинных лесов и предгорных криволинейных); темнохвойной тайги и черновых лесов с их производными; мохово-кустарниковых тундр; предгорных поселков; горных поселков.

Дополнительно 12% дисперсии связано с режимами: остепненных лугов и полей-перелесков; увлажненных мозаичных местообитаний (в том числе приручьевых ивняков, лугов-ивняков и долинных поселков); березовых лесов и их производных; пихтовых лесов и их производных; кедровых лесов; полузаболоченных темнохвойных лесов; горных тундр.

Во II половине лета 50% дисперсии определяется режимами:

- луговых степей и остепненных лугов (эдификаторы сходства — плешанка, белошапочная овсянка, лесной конек);
- полей-перелесков предгорной равнины (скворец, полевой воробей, обыкновенная овсянка, дубровник);

- низинных болот;
- переходных облесенных болот (пухляк, теньковка, свиристель);
- низкогорных лугов, колков и свежих вырубков (лесной конек, сибирский жулан, обыкновенная овсянка);
- предгорных лиственных лесов и лугов-ивняков (большая синица, пухляк, зяблик);
- лесов (без предгорных; пухляк, московка, теньковка, чернозобый дрозд);
- горных тундр (горный конек, зарничка, лесной конек, большая чечевица);
- предгорных поселков (домовый и полевой воробьи, сизый голубь);
- горных поселков (полевой воробей, деревенская ласточка, большая синица, белая трясогузка).

Еще 19% связано с режимами: полей-перелесков и горных поселков; зарастающих вырубков и гарей; болот; смешанных и лиственных лесов; продуктивных темнохвойных лесов и долинных сосняков; среднегорных лесов и макрооблесенных низкогорных местообитаний (без высокопродуктивных темнохвойных лесов); предгорных криволесий и мохово-кустарниковых тундр; каменисто-лишайниковых тундр.

Кроме того, 13% дисперсии определяют режимы: обедненных слабооблесенных местообитаний (в том числе остепненных лугов и низинных болот); низкогорных облесенных местообитаний северного макросклона (в том числе осиновых лесов, колков, вырубков и черневых лесов в годы относительно низкого обилия птиц); гарей; лиственных (без осиновых) лесов в сочетании с лугами и колками; хвойно-березовых лесов; темнохвойных и черневых (в годы среднего и высокого обилия птиц) лесов; поселков.

На четвертом шаге классификации после снятия влияния наиболее значимых режимов проявляются годовые наборы, объясняющие отличия в населении птиц. В основном с ними связано 4% дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Отсюда следует, что пространственные отличия местообитаний для птиц более существенны, чем годовые. Всего множественной классификацией трех основных наборов природных режимов по I и II половине лета учитывается 73 и 76% дисперсии матрицы коэффициентов, что вполне достаточно для факторной индикации территориальной изменчивости населения птиц.

*
*
*

Итак, территориальное распределение птиц Кузнецкого Алатау определяется преимущественным распространением ландшафтов лесного и таежного поясов. Преобладающие в сообществах тенденции пространственного распределения птиц связаны с наибольшим влиянием режимов остепненных местообитаний; облесенных болот; лесов; предгорных криволесий; тундр; поселков и водоемов. В меньшей степени распределение птиц зависит также от состава лесообразующих пород, экспозиционных отличий и антропогенной нарушенности местообитаний.

Сложная структура высотной поясности, проявление экспозиционных различий, антропогенное влияние определяют и своеобразие пространственной изменчивости населения птиц Кузнецкого Алатау, отличающейся от таковой в Северо-Восточном Алтае. Так, плотность, видовое разнообразие и биомасса населения птиц в I половине лета лишь незначительно возрастают от предгорной лесостепи к низкогорным таежным ландшафтам, практически не меняются в среднегорье вплоть до предгорных криволесий и резко уменьшаются только в каменистых тундрах. Этот тренд нарушается лишь в среднегорной лесостепи, отличающейся бедностью птичьих сообществ. Во II половине лета при заметном увеличении общего обилия птиц за счет размножения и миграций и некотором снижении видового богатства в связи с частичным отлетом ряда видов из

мест гнездования отмеченный характер изменчивости населения птиц сохраняется до сообществ высокогорий. Наибольшее увеличение плотности населения по сравнению с I половиной лета отмечено в среднегорье и высокогорье, куда направлены основные перемещения птиц в позднелетний период, что связано с географическим положением Кузнецкого Алатау, незначительными абсолютными высотами и достаточно высокой продуктивностью этих местообитаний. В результате во II половине лета не наблюдается снижения показателей населения птиц вверх от уровня низкогорья, какое отмечено в Северо-Восточном Алтае, так как все пояса Кузнецкого Алатау лежат в пределах низких высот.

Специфичные доминанты отмечены только в наиболее отличающихся сообществах степей, болот и горных тундр. Чаще доминируют виды, преобладающие не только в нескольких урочищах, но и в разных высотных поясах. Как правило, это массовые лесные и луговые виды воробьиных.

Пространственно-типологическая структура населения птиц представляема в виде полумесяца, где вертикальные изменения связаны с высотной поясностью, а горизонтальные совпадают с отличиями в облесенности и антропогенном влиянии. В общем виде отличия идут от сообществ луговых степей через орнитоценозы лесостепного пояса к населению птиц лесного и таежного поясов, включая предгорные криволиесья, и далее к орнитокомплексам горных тундр. Прослеживается высокая общность населения птиц всех облесенных местообитаний, особенно во II половине лета, что отражается сжатием графа сверху и снизу и сложным комплексом взаимосвязанных классов, объединяющих сообщества предгорно-среднегорных ландшафтов.

Наиболее значимыми факторами среды, определяющими пространственную неоднородность населения птиц, следует считать: облесенность, продуктивность, поясность и абсолютные высоты. В меньшей степени различия в населении связаны с составом лесообразующих пород, антропогенным влиянием и экспозицией склонов. То есть группу ведущих составляют факторы, определяющие изменчивость населения птиц как на равнине, так и в горах. В целом неоднородность населения птиц Кузнецкого Алатау связана с более или менее сложными сочетаниями (природными режимами) 16 факторов, которыми учитывается в I и II половине лета соответственно 73 и 76% дисперсии населения.

Таким образом, выявленная региональная специфика позволяет говорить о своеобразии пространственной неоднородности населения птиц Кузнецкого Алатау, проявляющейся в переходном характере между равнинным и высотно-поясным типами изменчивости. Это соответствует не только особенностям растительного покрова, сочетающим черты высотной поясности и широтной зональности, но и географическому положению Кузнецкого Алатау, который является единственным «мостиком» между равнинной и горной тайгой Западной Сибири.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ

Раздел подготовлен по результатам учетов птиц, проведенных Н. П. Малаковым с середины мая до конца августа 1976—1980 гг. Ширина учетной полосы для каждого вида устанавливалась в зависимости от средней дальности их обнаружения. Позднее показатели обилия были удвоены для сравнимости с данными, полученными при учете без ограничения ширины трансекта [Равкин, 1967], за исключением значений по водоемам.

Учетами охвачены различные ландшафты водоразделов, склонов и долин на хребтах: Катунском (бассейны рек Верхний и Нижний Кураган, Кучерла, Аккем, Каир), Терехтинском (бассейны рек Верхняя и Нижняя Катанда, Большой Яломан, Урсул, Большой и Малый Ильгумень), Семинском (бассейн р. Урсул), Сумультинском (бассейн р. Кадрин), Северо-Чуйском (бассейн р. Шавла); межгорные котловины (Канская,

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие (Ю. С. Равкин)	3
Глава I. Методы исследования	5
Методы расчета плотности населения животных по данным маршрутных учетов (Н. Г. Челинцев)	—
Эффективность экспрессного прогнозирования территориальной неоднородности населения птиц (Ю. С. Равкин, В. А. Трофимов)	14
Глава II. Пространственная структура населения птиц	20
Южная тайга Волжско-Ветлужского полесья (Е. С. Преображенская)	—
Долина Оби — Иртыша в пределах лесной зоны и северной лесостепи (В. А. Юдкин, Ю. С. Равкин, В. Н. Блинов, И. В. Покровская, Б. Н. Фомин)	34
Северная лесостепь Западной и Средней Сибири (В. С. Жуков, В. Н. Блинов, Л. Г. Вартапетов, К. В. Торопов, С. М. Цыбулин)	56
Лесостепь Обь-Иртышского междуречья и долины Оби (К. В. Торопов, Б. Н. Фомин, Н. А. Козлов, С. М. Цыбулин, Л. Г. Вартапетов, В. Н. Блинов, В. С. Жуков)	67
Лесная и лесостепная зоны Западно-Сибирской равнины (Ю. С. Равкин, И. В. Покровская, Л. Г. Вартапетов, Б. Н. Фомин, О. В. Бурский, А. А. Вахрушев, К. В. Торопов, В. Н. Блинов, В. А. Юдкин, С. М. Цыбулин, В. С. Жуков)	79
Кузнецкий Алатау (С. П. Гуреев)	88
Центральный Алтай (Н. П. Малков, Ю. С. Равкин)	115
Горы юга Западной Сибири (Кузнецкий Алатау, Северо-Восточный, Северный и Центральный Алтай) (Ю. С. Равкин, С. П. Гуреев, С. М. Цыбулин, Н. П. Малков, В. И. Шадрин)	131
Глава III. Пространственно-временная и временная структура населения птиц	139
Подмосковные смешанные леса (Е. С. Равкин)	—
Город Новосибирск (Н. А. Козлов)	159
Глава IV. Пространственная структура населения мелких млекопитающих	176
Лесостепная и лесная зоны Западной Сибири (В. П. Стариков)	—
Северный и Северо-Восточный Алтай (С. М. Цыбулин, И. Н. Богомолова)	188
Заключение (Ю. С. Равкин)	198
Литература	201