

УДК 598.8

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА И ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ НАСЕКОМОЯДНЫХ ПТИЦ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

© 2011 г. А. Г. Перевозов

Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Майкоп 385000, Россия

e-mail: perevozov-kgz@mail.ru

Поступила в редакцию 27.10.2009 г.

Проанализировано изменение видового богатства и плотности населения насекомоядных птиц вдоль высотного профиля 200–2800 м над ур. м. на северном и южном макросклонах Западного Кавказа. В гнездовой период обследовано 14 биотопов, в каждом из которых проведено 20–22.75 км маршрутных учетов, и отмечено 57 видов насекомоядных птиц. Определено, что 1) с увеличением высоты над уровнем моря видовое богатство и плотность населения птиц снижаются; 2) максимальные значения этих характеристик приходятся на буковые леса, расположенные в среднем поясе гор; 3) оба показателя на северном макросклоне в 2007 г. были несколько выше во всех поясах гор, чем на южном макросклоне в 2008 г.; 4) между видовым богатством и плотностью населения имеется высокая корреляция. Показана зависимость характеристик орнитоценозов от высоты и растительности. Обсуждаются возможные причины выявленных закономерностей.

Ключевые слова: насекомоядные птицы, видовое богатство, плотность населения, Западный Кавказ.

Постепенное увеличение видового богатства и плотности населения животных от вершин гор к их подножьям и от полюсов Земли к тропикам, характерное для многих таксоценов, считалось одной из наиболее общих закономерностей экосистем планеты (MacArthur, 1972; Brown, 1988; Begon et al., 1990; Rohde, 1992; Kaspari et al., 2000; Mönkkönen et al., 2006; Yee, Steven, 2007). Однако анализ литературных данных (97 публикаций, содержащих 163 исследования по разным таксоценонам и горным системам мира) показал, что более половины из них свидетельствуют о наличии пика видового богатства в среднем поясе гор (Rahbek, 1995). Подтверждается это и в отечественной литературе исследованиями, которые свидетельствуют о линейной зависимости видового богатства птиц от абсолютной высоты (Дроздов, 1965; Аверин, Насимович, 1938; Тильба, Казаков, 1985) и данными о наличии пика видового богатства в средней части высотных профилей (Петров, Рудковский, 1985; Цыбулин, 2009).

Среди причин, обуславливающих пик видового богатства и численности птиц в среднем поясе гор, обсуждается влияние площади, продуктивности, исторических, антропогенных и некоторых других факторов, которые, однако, крайне редко анализируются количественно (Rosenzweig, 1995; Lomolino, 2001; Brown, 2001; Colwell et al., 2004; Lee et al., 2004; Ding et al., 2005; Raza, 2007).

В немногих работах показано, что видовое богатство разных трофических групп птиц изменяется вдоль высотного градиента не одинаково (Terborgh, 1977; Graham, 1990; Janes, 1994; Klosius, 2008), и поэтому их следует анализировать отдельно.

В данной статье мы попытались: 1) определить характер и согласованность изменения видового богатства и плотности населения птиц вдоль высотного градиента в бассейнах рек Белая и Шахе, расположенных на северном и южном макросклонах Западного Кавказа и граничащих друг с другом; 2) оценить роль в варьировании этих характеристик некоторых, доступных для количественной оценки, факторов.

Исследовали наиболее богатую видами трофическую группу птиц – насекомоядных.

РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проведено на Западном Кавказе на северном макросклоне в бассейне р. Белая и на южном макросклоне – в бассейне р. Шахе. В пределах СССР эта горная система характеризуется наибольшим количеством высотных поясов растительности (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). В бассейне р. Белая учеты проводили к югу от г. Майкоп (44°36' с.ш., 40°10' в.д.) до Главного Кавказского хребта. В бассейне р. Шахе – к севе-

ру от пос. Солох-Аул (43°48' с.ш., 39°41' в.д.) до Главного Кавказского хребта. В районе исследований, ориентируясь на высотные пояса растительности, мы выделили 8 биотопов на северном макросклоне и 6 — на южном макросклоне.

На северном макросклоне учеты проведены от подножий гор вверх по склону в следующих биотопах: нижнегорные дубравы с доминированием *Quercus robur* (200–350 м над ур. м.), дубравы с доминированием *Quercus petraea* (350–500 м); среднегорные широколиственные леса с доминированием *Fagus orientalis* (500–650 м), среднегорные букопихтарники с присутствием широколиственных видов *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Ulmus glabra*, *Tilia begoniifolia* и др. (650–1500 м); верхнегорные букопихтарники с участием *Betula litwinowii*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Acer trautvetteri* (1500–1800 м), березовое криволесье (1800–2100 м); луга и пустоши субальпийского (1800–2300 м) и альпийского (2300–2800 м) горных поясов (хребет Пастбище Абаго, г. Тыбга, Джуго-Бамбакский горный массив).

На южном макросклоне учеты проведены в следующих биотопах: нижнегорные широколиственные леса с высоким обилием *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia begoniifolia* и *Castanea saliva* в верхнем ярусе древостоя и с участием *Vixus colchica* в подлеске на двух высотных участках (200–350 и 350–600 м над ур. м.); леса с доминированием *Fagus orientalis*, также на двух высотных участках (600–1500 м и 1500–1800 м); субальпийский (1800–2300 м) и альпийский (2300–2800 м) пояс Фишт-Оштенского горного массива. Подробная характеристика растительного покрова и климатических особенностей района исследований имеется в специальных работах (Иванченко и др., 1982; Зернов, 2000; Французов, 2006; Акатов и др., 2009).

Исследования проведены в ненарушенных или мало нарушенных местообитаниях (в основном на территории Кавказского заповедника и Сочинского заказника) в весенне-летний период 2007–2008 гг. Сбор материала и расчеты плотности населения птиц проводились методом маршрутного учета Равкина (1967) с небольшими изменениями. Учеты начинали, как правило, через 1 ч после восхода солнца и вели в течение 1–4 ч. Учеты проводились во второй половине дня, если утром шел дождь, а затем устанавливалась хорошая погода, и вокальная активность птиц была высокая. За время одного учета удавалось пройти от 3 до 10 км со средней скоростью 2–3 км/ч. В каждом биотопе прокладывали 2–3 маршрута, которые обследовали 1–2 раза. Учетные маршруты проходили по тем тропам или лесным дорогам, которые не нарушали естественной сомкнутости крон деревьев. На крутых склонах учеты проводились, как правило, при движении вдоль высотных изолиний или сверху вниз. В каждом биотопе

суммарная протяженность учетных маршрутов 20–22.75 км, а общая протяженность в 14 биотопах 289 км. Для нивелирования фенофаз, связанных с высотной поясностью, сначала учеты проводили в нижнем поясе (конец мая–начало июня), затем в среднем (начало–середина июня) и верхнем (середина–конец июня) поясах гор. Т.е. в каждом поясе учеты приходились на период массового пения птиц. Изменения в методике Е.С. Равкина на нескольких учетах касались увеличения учетного маршрута до 10 км и проведения учета во второй половине дня.

При анализе видового богатства и плотности населения насекомоядных птиц нами тестировались следующие факторы.

Высота и ярусность растительности. Зависимость видового богатства птиц от структуры растительности показана в работе Макарута (MacArthur et al., 1962). Для тестирования данного фактора мы использовали литературные данные по структуре растительного покрова Западного Кавказа (Грудзинская, 1953; Ильин и др., 1980; Французов, 2006; Акатов и др., 2009), а также неопубликованную информацию (Акатов, личное сообщение). В качестве основного показателя использовали количество ярусов растительности, а в качестве косвенного показателя структуры растительности — высоту верхнего яруса, поскольку структурированность растительных сообществ коррелирует с этим показателем.

Видовое богатство деревьев и кустарников. Предполагается, что чем выше видовое богатство растительных сообществ, тем больше ассортимент трофических ресурсов для консументов и, соответственно, выше их видовое богатство (Пианка, 1981; Rotenberry, 1985; Poulsen, 2002). Влияние данного фактора на видовое богатство и плотность населения насекомоядных птиц оценивали только для лесных биотопов. Для этих целей использовали два показателя — число видов деревьев на площади 3000 м² и общее число видов деревьев и кустарников на площади 3000 м². Исходные данные о древесной растительности на 81-й пробной площади, заложенной вдоль высотного градиента в бассейнах обеих рек, любезно предоставлены В.В. Акатовым. Усредненные значения этих характеристик представлены в табл. 1.

Площадь местообитаний. Существует предположение, что число видов в местообитаниях зависит от их площади: чем большую территорию занимает местообитание, тем оно благоприятнее для видообразования и долговременного выживания, тем большее число видов, при прочих равных условиях, будет обитать на его локальных участках (Engstrom et al., 1984; Taylor et al., 1990; Lomolino, 2001). Корреляция между площадью местообитаний в горах и локальным видовым богатством птиц показана на примерах разных горных систем: Анды (Terborgh, 1977; Rahbek, 1997;

Таблица 1. Количественная характеристика населения насекомоядных птиц разных высотных поясов бассейнов рек Шахе (южный макросклон) и Белая (северный макросклон) и анализируемых факторов среды

Высота над ур. м.		<i>Nb</i>	<i>D</i>	<i>St</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>Lt</i>	<i>Nt</i>	<i>Ntb</i>
Южный макросклон	275	21	351	0.48	3.09	29	4	10	12.33
	500	21	363	0.48	3.09	29	4	5.4	10.33
	1250	24	369	0.54	4.53	30	3	6.5	11.50
	1650	20	221	0.40	4.30	32	3	3.2	7.60
	2050	17	184	0.18	1.91	0.5	2	—	—
	2650	9	70	0.33	1.08	0.1	1	—	—
Северный макросклон	275	25	386	0.32	5.09	24	3	7.75	11.50
	425	29	501	0.41	13.06	25	3	7	11.75
	575	31	621	0.42	2.15	34	3	7.35	11.30
	1000	27	613	0.56	2	32	5	6	9.05
	1650	24	500	0.54	1	32	5	3.80	6.80
	1950	25	366	0.36	0.50	10	3	4.70	8.30
	2050	16	255	0.25	3.62	0.5	2	—	—
	2650	12	143	0.33	1.08	0.1	1	—	—

Примечания: *Nb* – число видов птиц; *D* – плотность населения птиц (экз./км²); *St* – доля оседлых видов птиц; *S* – индекс площади; *h* – высота растительности, м; *Lt* – количество ярусов растительности; *Li* – индекс ярусности; *Nt* – среднее число видов деревьев на 3000 м²; *Ntb* – среднее число видов деревьев и кустарников на 3000 м².

Kattan, Franco, 2004), Гималаи (Raza, 2007), Альпы (Klosius, 2008). Влияние данного фактора мы оценивали с помощью индекса площади (табл. 1). Для этого мы наложили произвольную сетку на карту растительности Западного Кавказа (Исаченко, Попова, 1989) и подсчитали количество квадратов, приходящихся на каждый биотоп. Наименьшее количество квадратов принято за единицу, а остальные индексы рассчитаны на его основе. Т.к. березовое криволесье ввиду своего очень ограниченного распространения не отражено на карте, его площадь условно принята за 0.5.

Доля оседлых видов птиц. По мнению некоторых исследователей, видовое богатство и плот-

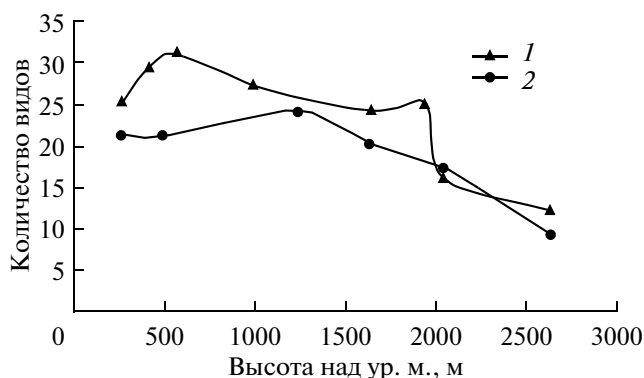


Рис. 1. Изменение видового богатства насекомоядных птиц вдоль высотного градиента: 1 – бассейн р. Белая, 2 – бассейн р. Шахе.

ность населения сообществ птиц могут определяться степенью оседлости составляющих его видов, которая в свою очередь определяется сезонностью климата. Предполагается, что мигрирующие птицы используют ресурсы менее эффективно и поэтому формируют недонасыщенные видами и особями сообщества (Cody, 1974; Terborgh, Weske, 1975; Able, Noon, 1976; Mönkkönen et al., 2006). Для определения влияния данного фактора мы сопоставили долю оседлых видов птиц с видовым богатством и плотностью населения птиц, предполагая, что если данный фактор оказывает влияние, то доля оседлых видов птиц будет положительно коррелировать с изучаемыми параметрами.

При анализе данных использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Лакин, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные по видовому богатству и плотности населения насекомоядных птиц в бассейнах рек Белая (северный макросклон) и Шахе (южный макросклон) представлены в табл. 2. Всего на двух макросклонах отмечено 57 видов насекомоядных птиц (53 – на северном и 47 – на южном макросклонах), относящихся к семи отрядам.

Динамика видового богатства сообществ птиц на обоих макросклонах (рис. 1) имеет следующие особенности: 1) с увеличением высоты над уровнем моря видовое богатство снижается ($r_p = -0.673$, $n =$

Таблица 2. Видовой состав и плотность населения (экз./км²) насекомоядных птиц бассейнов рек Шахе (южный макросклон) и Белая (северный макросклон)

Вид	Южный макросклон						Северный макросклон							
	Ш. 1	Ш. 2	Бук. н.	Бук. в.	Суб.	Альп.	Д.ч.	Д.с.	Бук.	С.г.б.п.	В.г.б.п.	Б.к.	Суб.	Альп.
<i>Crex crex</i>	—	—	—	—	2.7	—	—	—	0.5	—	—	0.6	0.3	—
<i>Eudromias morinellus</i>	—	—	—	—	—	1.5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cuculus canorus</i>	—	—	—	0.3	0.2	—	5.2	1.8	1.2	—	—	2.6	—	—
<i>Caprimulgus europaeus</i>	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Apus apus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.4	—	—	—
<i>A. melba</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Merops apiaster</i>	—	—	—	—	—	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—
<i>Picus viridis</i>	—	—	2	—	—	—	1.5	2.6	2.9	2	—	—	—	—
<i>Dryocopus martius</i>	2.2	—	—	—	—	—	—	1.3	2.6	0.5	1.4	—	—	—
<i>Dendrocopos major</i>	1	6	10	—	—	—	28.6	18.4	19.3	18.7	12.8	6.2	—	—
<i>D. medius</i>	2	2.9	3	—	—	—	—	0.4	—	—	—	—	—	—
<i>D. leucotos</i>	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—
<i>D. minor</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0.9	3.4	0.5	—	—	—
<i>Delichon urbica</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.3	—	0.6	6.2	—	0.1	0.6
<i>Eremophila alpestris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.6	—
<i>Anthus trivialis</i>	—	—	—	1	—	—	1.7	8.9	1.6	—	—	13.3	—	3.8
<i>A. spinoletta</i>	—	—	—	—	109	49.9	—	—	—	—	—	2.4	200.1	112.3
<i>Motacilla cinerea</i>	5.5	16.2	6	—	2	—	—	—	—	4.5	—	—	—	—
<i>M. alba</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4.4	—	—	—	—	—
<i>Lanius collurio</i>	—	2	—	—	—	—	—	1.8	4.9	—	—	—	—	—
<i>Oriolus oriolus</i>	—	—	—	—	—	—	3.2	2	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>P. graculus</i>	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	0.1	1
<i>Troglodytes troglodytes</i>	21.8	18.3	8.7	7.8	—	—	8.7	17.6	26.6	68.8	46.4	17.9	—	—
<i>Prunella collaris</i>	—	—	—	—	0.5	3.5	—	—	—	—	—	—	—	10.3
<i>P. modularis</i>	—	0.5	3	9.5	16.7	—	—	—	3.9	4.5	11.8	35.7	5.1	0.1
<i>Locustella naevia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.8	2.3	0.5
<i>Acrocephalus palustris</i>	4	3.9	—	—	9	—	—	—	2.9	—	—	1	2.7	—

Таблица 2. Окончание

Вид	Южный макросклон						Северный макросклон							
	Ш. 1	Ш. 2	Бук. н.	Бук. в.	Суб.	Альп.	Д. ч.	Д. с.	Бук.	С. г. б. п.	В. г. б. п.	Б. к.	Суб.	Альп.
<i>Sylvia atricapilla</i>	72.7	60.6	9.5	3	0.5	—	11	11.4	22.9	6.2	2.4	2	—	—
<i>S. communis</i>	—	0.5	—	—	1	—	1	2.3	5.3	—	—	6.7	1.1	—
<i>Phylloscopus collybita</i>	3.5	—	—	4.5	—	—	35.6	38.2	16.5	8.5	1.4	—	—	—
<i>Ph. lorenzii</i>	—	—	—	—	5.7	—	—	—	—	—	—	20.6	0.5	—
<i>Ph. sibilatrix</i>	—	—	2	1	—	—	30.6	10.1	—	—	—	—	—	—
<i>Ph. nitidus</i>	26.7	9.3	47.8	31.2	0.5	—	18.9	24.1	68.4	54.7	77.3	8.5	—	—
<i>Regulus regulus</i>	—	—	1.5	6.5	—	—	—	—	—	55.5	32.2	—	—	—
<i>R. ignicapillus</i>	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ficedula semitorquata</i>	—	—	5.5	0.5	—	—	20.8	3.1	2.4	—	—	—	—	—
<i>F. parva</i>	12	5.9	33.5	0.5	—	—	17.5	4.1	9.5	7.2	—	—	—	—
<i>Muscicapa striata</i>	10	37.3	13.5	2.5	—	—	1.5	—	1	2	5.7	—	—	—
<i>Saxicola rubetra</i>	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	0.5	18.3	0.5
<i>Oenanthe oenanthe</i>	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	8.1	8.1	2.4
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	3	—	—	—	—	—	4.5	20.2	0.5	2	—	—	—	—
<i>P. ochruros</i>	—	—	—	—	6	1.3	—	—	—	—	—	—	8.1	5
<i>Erithacus rubecula</i>	7	8.5	34	43.5	—	—	24.7	25.5	41.7	68.7	26.8	24.8	—	—
<i>Turdus torquatus</i>	—	—	—	3.5	19.7	1	—	—	—	—	3.8	21.9	3.7	5.4
<i>T. merula</i>	40.6	32	56.1	—	—	—	14.7	28.4	46	54.7	2.8	—	—	—
<i>T. philomelos</i>	27.6	14.4	13.2	—	—	—	7.2	8.6	17.4	12.3	6.6	0.1	—	—
<i>T. viscivorus</i>	—	—	0.5	2	—	—	9.1	0.7	0.5	9.5	10.9	1.4	0.5	—
<i>Aegithalos caudatus</i>	—	—	—	—	7	—	—	1.3	9.7	—	—	—	—	—
<i>Parus palustris</i>	—	—	—	—	0.5	—	—	10.5	8.7	3	2.4	—	—	—
<i>P. ater</i>	70.7	116.2	89.5	78.5	—	—	4.5	116.3	112.3	122.9	128.4	59.5	—	—
<i>P. caeruleus</i>	13	3.4	3.5	7	—	—	2.7	4.8	16	0.5	15.6	92.4	—	—
<i>P. major</i>	22.5	1	—	—	—	—	85.3	76.9	126	37.8	29.9	23.8	—	—
<i>Sitta europaea</i>	0.5	18.6	13.5	0.5	—	—	40	48.7	31.1	25	11.4	0.5	—	—
<i>S. krueperi</i>	—	2.5	5.2	3.5	—	—	—	—	—	18	25.1	4.8	—	—
<i>Tichodroma muraria</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.8	—
<i>Certhia familiaris</i>	4	3.4	6	15	—	—	7.5	10.1	13.6	19.5	34.1	6.2	—	—
Общая плотность населения	350.8	363.4	369.5	221.8	184.5	70	386.6	500.4	621.2	613	500.3	366.3	256.4	142.9
Общее видовое богатство	21	21	24	20	17	9	25	29	31	27	24	25	16	12

Биотопы: Ш.1 – широколиственные леса от пос. Солох-Аул до южной границы КГПБЗ; Ш. 2 – широколиственные леса от южной границы КГПБЗ до кордона Бабук-Аул; Бук. н - буковые леса от кордона Бабук-Аул до верхнегорных букопихтарников; Бук. в. - верхнегорные букопихтарники; Суб - субальпийский пояс; Альп. - альпийский пояс. Д. ч. - дубравы с преобладанием дуба черешчатого; Д. с. - дубравы с преобладанием дуба скального; С. г. б. п. и В. г. б. п. – среднегорный и верхнегорный букопихтарник; Б. к. -березовое криволесье. Латинские названия видов птиц и порядок их расположения приведены согласно “Списку птиц Российской Федерации” (Коблик и др., 2006).

= 14, $P < 0.05$); 2) максимальные значения видового богатства, как на южном, так и на северном макросклонах, наблюдаются не в нижних частях профилей (пояс дубовых лесов), а несколько выше — в поясе буковых лесов. При этом буковые леса на северном макросклоне произрастают в интервале 400–600 м, а на южном макросклоне — в интервале 1000–1500 м над ур. м.; 3) видовое богатство птиц на северном макросклоне в 2007 г. было выше, чем на южном макросклоне в 2008 г. во всех высотных поясах, но наиболее выражено в середине высотных профилей.

Характер изменения плотности населения (рис. 2) имеет те же особенности, что и характер изменения видового богатства. Так, аналогичным образом с увеличением высоты над уровнем моря происходит общее снижение плотности населения ($r_p = -0.648$, $n = 14$, $P < 0.05$). Максимальная плотность населения на обоих макросклонах также приходится на буковые леса. На всем высотном профиле северного макросклона в 2007 г. плотность населения насекомоядных птиц была выше, чем на соответствующих высотных поясах южного макросклона в 2008 г.

Между видовым богатством и плотностью населения птиц имеется высокая корреляция ($r_p = 0.953$, $n = 14$, $P < 0.01$).

Зависимость видового богатства и плотности населения птиц от факторов, указанных в разделе “Материал и методика” и представленных в табл. 3, следующая: наибольшее влияние на варьирование видового богатства и плотности населения птиц оказывают высота и структура растительного покрова. Небольшое (статистически не значимое) влияние на эти характеристики оказывает доля оседлых видов в орнитоценозах. Не выявлено влияние на исследуемые характеристики видового богатства древесных видов растений и площади местообитаний.

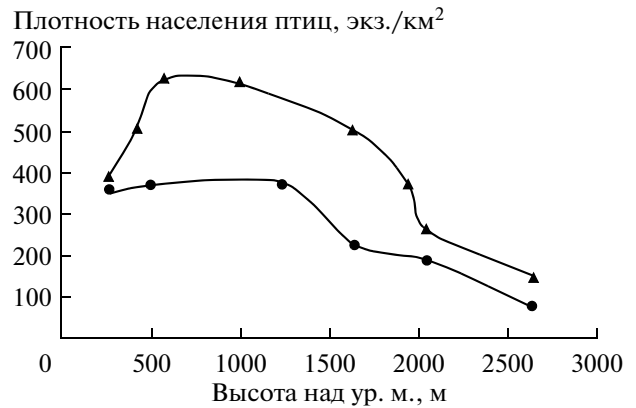


Рис. 2. Изменение плотности населения (экз./км²) насекомоядных птиц вдоль высотного градиента: 1 — бассейн р. Белая, 2 — бассейн р. Шахе.

ОБСУЖДЕНИЕ

До 1970–1980-х гг. ученые практически не сомневались в линейной зависимости видового богатства биологических сообществ от абсолютной высоты и объясняли это явление закономерными изменениями комплекса высотнозависимых природноклиматических факторов (MacArthur, 1972; Brown, 1988; Begon et al., 1990). Наряду с материалами, подтверждающими данную закономерность в Аппалачах (Able, Noon, 1976), Андах (Terborgh, 1977; Blake, Loisele, 2000; Kattan, Franco, 2004), Саянах (Петров, Рудковский, 1985), Сьерра-Мадрэ (Navarro, 1992) и Хермоне (Nathan, Werner, 1999), появлялись данные, где максимальные значения видового богатства приходились на биотопы, расположенные ближе к середине высотных профилей. Примерами таких работ могут послужить исследования на Тайване (Lee et al., 2004; Ding et al., 2005), в Андах (Kattan, Franco, 2004; Herzog et al., 2005), Гималаях (Raza, 2007) и на Алтае (Цыбулин, 2009).

Изменения численности вдоль высотного градиента значительно реже становились объектом

Таблица 3. Зависимость видового богатства и плотности населения насекомоядных птиц от различных факторов

Фактор	n	Плотность населения		Видовое богатство	
		r_p	P	r_p	P
Высота растительного покрова, м	14	0.676	<0.01	0.598	<0.05
Количество ярусов растительности	14	0.685	<0.01	0.613	<0.05
Высота над уровнем моря, м	14	-0.648	<0.05	-0.673	<0.05
Индекс площади	14	0.242		0.254	
Число видов деревьев и кустарников на 3000 м ²	10	-0.183		0.296	
Число видов деревьев на 3000 м ²	10	0.267		0.384	
Доля оседлых видов птиц	14	0.502		0.391	

Обозначения: n — количество точек, r_p — коэффициент ранговой корреляции Спирмена, P — уровень значимости.

изучения. В работах, где приводятся такие данные, наблюдается корреляция численности с видовым богатством. Существуют примеры постепенного линейного уменьшения численности с набором абсолютной высоты (Дроздов, 1965; Able, Noon, 1976; Тильба, Казаков, 1985) и примеры, когда максимальная численность приходится на среднюю часть высотного профиля (Lee et al., 2004; Raza, 2007; Klosius, 2008; Цыбулин, 2009).

Полученные нами результаты подтверждают, что максимальные значения видового богатства и плотности населения птиц приходятся на среднюю часть склона. В первую очередь эти показатели орнитоценозов зависят от высоты и сложности вертикальной структуры растительности (MacArthur et al., 1962; Cody, 1974; Wiens, 1989; Terborgh, 1977; Rahbek, 1995).

Наиболее высокий уровень связи выявлен между видовым богатством и плотностью населения орнитоценозов ($r_p = 0.953$, $n = 14$, $P < 0.01$). Данная зависимость характерна для сообществ птиц (Wiens, 1989; Ding et al., 2005; Evans et al., 2006) и других таксоценозов (Jenkins et al., 1992; Brown, 2001). Было предложено несколько объяснений этой связи. Согласно одному из них более продуктивная среда поддерживает большее число особей и, таким образом, снижает вероятность случайного локального исчезновения видов, способствуя росту видового богатства сообществ (гипотеза “энергия – разнообразие” и сходная с ней гипотеза “зависимости вероятности исчезновения от численности”: MacArthur, 1965; Lomolino, 2001; Kaspari et al., 2003; Wright et al., 1993; Evans et al., 2006). Другим возможным объяснением тесной связи между видовым богатством и плотностью населения птиц может быть, напротив, зависимость второго параметра от первого. Так, в 1980–1990-е гг. ряд биологов обосновал точку зрения о значительном влиянии на локальное видовое богатство сообществ всего видового фонда – группы видов, обитающих в пределах данной области и потенциально способных существовать в этих сообществах (гипотеза видового пула: Cornell, 1985; Ricklefs, 1987). Известно, что размер видового фонда может определяться локальными и региональными факторами: современными условиями среды, скоростью и продолжительностью видообразования, а также редкими событиями истории, например тектоническими процессами или катастрофическими изменениями климата (Ricklefs, 1987). Историей формирования биотопов в плейстоцене объясняют, например, более низкое видовое богатство лесных птиц Панамы по сравнению с аналогичными лесами Африки (Karr, 1976). Обусловленное воздействием исторических факторов низкое видовое богатство сообществ может стать причиной не полного использования ресурсов и нишевого пространства местообитаний, а соответственно и относительно

низкой численности особей в таких сообществах. В частности, по мнению Эйзенберга (1983), относительно низкая плотность населения травяных млекопитающих экосистем саванного типа Юго-Восточной Азии, по сравнению с аналогичными местообитаниями Африки, связана не столько с разной экологической емкостью этих местообитаний, сколько с исторически обусловленным более бедным видовым составом сообществ Азии. Примеры влияния видового богатства на суммарную плотность населения в сообществах встречаются редко. Последние исследования все же свидетельствуют о том, что видовое богатство и численность птиц в основном определяются современными климатическими условиями среды (Hawkins et al., 2003; Mönkkönen et al., 2006). Вероятно, это касается и горных экосистем. Например, пик высоты растительного покрова, видового богатства и плотности населения птиц приходится не на нижний пояс гор; этот факт можно объяснить оптимальным сочетанием поступления солнечной энергии и влажности в среднем поясе гор, которое определяет высокую продуктивность сообществ (Барри, 1984). Аналогичное объяснение сходных результатов для других таксоценозов ранее приведено для Западного Кавказа (Придня и др., 2005) и других горных систем мира (Rahbek, 1995; Brown, 2001). Кроме этого, среди причин, определяющих максимум видового богатства в среднем поясе гор, обсуждались повсеместно распространенная антропогенная нарушенность нижнего пояса гор, которая привела к уменьшению видового богатства и плотности населения коренных сообществ (Lee et al., 2004; Raza, 2007; Цыбулин, 2009). В качестве объяснения данной закономерности приводится и теория жестких границ, или середины области (Colwell, Lees, 2000). Согласно этой теории в результате случайного распределения особей в некой ограниченной и однородной области максимальное видовое богатство должно приходиться на ее геометрический центр. Результаты исследований сообществ горных экосистем, где в качестве границ распространения особей служат вершины гор и их подножья (берег моря), приводятся авторами в качестве аргументов в пользу данной теории (Colwell et al., 2004). Однако все это не объясняет выявленные нами различия на северном и южном макросклонах в видовом богатстве и плотности населения птиц.

В поисках причины этого явления мы обратили внимание на другие характеристики, отличающие бассейны рек Белая и Шахе. В первую очередь – значительные различия в составе древостоев. Если на северном макросклоне доля участия пихты (*Abies nordmanniana*) в среднегорных в верхнегорных букопихтарниках, которые распространены на высотах 600–1800 м над ур. м., в среднем составляет 0.5–0.6, увеличиваясь по

мере набора высоты до 0.8–0.9, то на южном макросклоне пихта произрастает преимущественно на высотах 1000–1800 м над ур. м. и доля ее участия нередко составляет менее 0.1. Пихта является эдификатором лесов северного макросклона, и различия в составе древостоя могут оказывать существенное влияние на видовой состав и численность птиц среднего пояса гор. Механизм такого явления, возможно, обусловлен более разнообразной структурой смешанных древостоев, по сравнению с древостоями широколиственных лесов.

Другой причиной могут являться особенности климата и сезонного развития растений северного и южного макросклонов. По данным Кипиани (1996), весеннее развитие многих растений южного макросклона на определенных высотных уровнях происходит позже по сравнению с развитием растений на северном макросклоне, что объясняется близостью относительно холодного в этот период Черного моря, а также более продолжительным периодом залегания устойчивого снежного покрова на высотах более 600 м над ур. м. (Иванченко и др., 1982). В связи с этим можно предположить, что листогрызущие насекомые и другие беспозвоночные, составляющие кормовую базу насекомоядных птиц, на южном макросклоне развиваются позже, чем беспозвоночные на северном макросклоне. В период массового выкармливания птенцов кормовая база насекомоядных птиц среднегорных лесов южного макросклона может оказаться беднее, чем в аналогичных лесах северного макросклона. Поэтому она сможет поддерживать меньшее число птиц и, соответственно, более низкое видовое богатство орнитоценозов, чем на северном макросклоне. Данные объяснения мы рассматриваем лишь как гипотезы. Учитывая, что исследования на разных макросклонах проведены в разные годы, выявленные нами различия орнитоценозов могут быть связаны также с погодными и иными особенностями двух сезонов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит проф. В.В. Акатова за предоставленные материалы по видовому богатству и структуре лесных фитоценозов района исследований, а также за консультации при подготовке рукописи. Автор благодарит рецензента журнала за замечания и предложения, которые потребовали значительной переработки рукописи и способствовали существенному улучшению статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверин Ю.В., Насимович А.А., 1938. Птицы горной части Северо-Западного Кавказа // Труды Кавказского государственного заповедника. Вып. 1. М.: Красный пролетарий. С. 5–56.
- Акатов В.В., Загурная Ю.С., Чумаченко Ю.А., Локтинова О.А., Грабенко Е.А., 2009. Растительный и почвенный покров заповедника // Труды Кавказского заповедника. Вып. 19. Майкоп: Качество. С. 11–20.
- Барри Р.Г., 1984. Погода и климат в горах. Л.: Гидрометиздат. 311 с.
- Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н., 1987. Горы. М.: Мысль. 399 с.
- Грудзинская И.А., 1953. Широколиственные леса предгорий северо-западного Кавказа // Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–186.
- Дроздов Н.Н., 1965. География летнего населения птиц в избранных ландшафтах Азербайджана // Орнитология. Вып. 7. С. 166–199.
- Зернов А.С., 2000. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК. 664 с.
- Иванченко Т.Е., Царева Ф.П., Юрченко В.П., Панов В.Д., 1982. Климат туристских маршрутов Западного Кавказа в бассейнах рек Белая и Шахе. Л.: Гидрометеиздат. 33 с.
- Ильин А.И., Гаршина Т.Д., Король Л.Г., Коркешко А.А., 1980. Каштановые леса // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д.: Изд-во Ростовского ун-та. С. 142–158.
- Исаченко Т.И., Попова Т.Н., 1989. Карта растительности // Кавказ. Атлас туриста. М.: ГУГК СССР. с. 18–19.
- Кипиани В.В., 1996. Сезонные явления в лесных и луговых сообществах // Летопись природы Кавказского заповедника за 1992–1995 гг. (рукопись). Сочи. С. 178–188.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.
- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. М.: Высшая школа. 343 с.
- Петров Ю.С., Рудковский В.П., 1985. Летняя орнитофауна приенисейской части Западного Саяна // Орнитология. Вып. 20. С. 76–83.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.
- Придня М.В., Ромашин А.В., Шеедер Т.Х., 2005. Анализ параметров биоразнообразия горных лесных экосистем Северного Кавказа // Экологический вестник Северного Кавказа. Т. 1. № 2. С. 5–16.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.
- Тильба П.А., Казаков Б.А., 1985. Структура летнего населения птиц центральной части Западного Кавказа // Птицы Северо-Западного Кавказа. Сб. науч. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 34–53.
- Французов А.А., 2006. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lypsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach в бассейне р. Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. СПб. № 9. С. 76–85.
- Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск: Наука. 243 с.

- Эйзенберг Д.Э.*, 1983. Плотность и биомасса тропических млекопитающих // Биология охраны природы. М.: Мир. С. 55–77.
- Able K.P., Noon B.R.*, 1976. Avian community structure along elevational gradients in the northeastern United States // *Oecologia*. V. 2. P. 275–294.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.*, 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Boston: Blackwell Scientific Publications. 945 p.
- Blake J.G., Loiselle A.B.*, 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica // *Auk*. V. 117. № 3. P. 663–686.
- Brown J.H.*, 1988. Species diversity. Analytical Biogeography. London: Chapman and Hall. P. 57–89. – 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity // *Global Ecology and Biogeography*. V. 10. P. 101–109.
- Cody M.L.*, 1974. Competition and the structure of bird communities. Monogr. Pop. Biol. №. 7. Princeton: Princeton Univ. Press. 318 p.
- Colwell R.K., Lees D.C.*, 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 15. № 2. P. 70–76.
- Colwell R.K., Rahbek C., Gotelli N.J.*, 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? // *American Naturalist*. V. 163. № 3. P. 1–23.
- Cornell H.V.*, 1985. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // *American Naturalist*. V. 126. P. 565–569.
- Ding T.S., Yuan H.W., Shu G., Lin Y.S., Lee P.F.*, 2005. Energy flux, body size and density in relation to bird species richness along an elevational gradient in Taiwan // *Global Ecology and Biogeography*. V. 14. P. 299–306.
- Engstrom R.T., Crawford R.L., Baker W.W.*, 1984. Breeding bird populations in relation to changing forest structure following fire exclusion: a 15-year study // *Wilson Bull.* V. 96. № 3. P. 437–450.
- Evans K.L., James N.A., Gaston K.J.*, 2006. Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna // *Global Ecology and Biogeography*. V. 15. № 4. P. 372–385.
- Graham G.L.*, 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient // *J. of Biogeography*. V. 17. № 6. P. 657–668.
- Hawkins B.A., Porter E.E., Diniz-Filho F.J.A.*, 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds // *Ecology*. 84 № 6. P. 1608–1623.
- Herzog S.K., Kessler M., Bach K.*, 2005. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau // *Ecography*. V. 28. № 2. P. 209–222.
- Janes S.W.*, 1994. Variation in the species composition and mean body size of an avian foliage-gleaning guild along an elevational gradient: correlation with arthropod body size // *Oecologia*. V. 98. № 3–4. P. 369–378.
- Jenkins B., Kitching R.L., Pimm S.L.*, 1992. Productivity, disturbance and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats // *Oikos*. V. 65. P. 249–255.
- Karr J.R.*, 1976. Within- and between-habitat avian diversity in African and neotropical lowland habitats // *Ecological Monographs*. V. 46. № 4. P. 457–481.
- Kaspari M., O'Donnell S., Kercher J.R.*, 2000. Energy, density and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient // *American Naturalist*. V. 155. № 2. P. 280–293.
- Kaspari M., Yuan M., Lecanne A.*, 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants // *American Naturalist*. V. 161 № 3. P. 459–477.
- Kattan G.H., Franco P.*, 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects // *Global Ecology and Biogeography*. V. 13 № 5. P. 451–458.
- Klosius H.*, 2008. Species richness and composition of bird assemblages along an elevational gradient in the Eastern Alps (National Park Gesause, Austria). Diplomarbeit. Wien: Universität Wien. 44 p.
- Lee P.F., Ding T.S., Hsu F.H., Geng S.*, 2004. Breeding bird species richness in Taiwan: distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization // *J. of Biogeography*. V. 31. P. 307–314.
- Lomolino M.V.*, 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views // *Global Ecology and Biogeography*. V. 10. P. 3–13.
- MacArthur R.H.*, 1965. Patterns of species diversity // *Biological Review*. V. 40. P. 510–533. – 1972. Geographical ecology, patterns in the distribution of species. New York: Harper and Row. P. 269.
- MacArthur R.H., MacArthur J.W., Preer, J.* 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements // *American Naturalist*. V. 96. № 888. P. 167–174.
- Mönkkönen M., Forsman J.T., Bokma F.*, 2006. Energy availability, abundance, energy–use and species richness in forest bird communities: a test of the species–energy theory // *Global Ecology and Biogeography*. V. 15. P. 290–302.
- Nathan R., Werner Y.L.*, 1999. Reptiles and breeding birds on Mt. Hermon: Patterns of altitudinal distribution and species richness // *Israel J. of Zoology*. V. 45. № 1. P. 1–33.
- Navarro S.*, 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico // *Condor*. V. 94. № 1. P. 29–39.
- Poulsen B.O.*, 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation // *Biodiversity and Conservation*. V. 11. P. 1551–1566.
- Rahbek C.*, 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? // *Ecography*. V. 18. № 2. P. 200–205. – 1997. The relationship among area elevation and regional species richness in neotropical birds // *American Naturalist*. V. 149. № 5. P. 875–902.
- Raza R.H.*, 2007. Diversity and rarity in floral and avifaunal assemblages in the Western Himalaya: a study of patterns and mechanisms to devise viable biodiversity conservation strategies. Ph. D. Thesis. Wildlife institute of India. 34 p.
- Ricklefs R.E.*, 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes // *Science*. V. 235. P. 167–171.

- Rohde K.*, 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause // *Oikos*. V. 65. P. 514–527.
- Rosenzweig M. L.*, 1995. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press. 436 p.
- Rotenberry J. T.*, 1985. Role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? // *Oecologia*. V. 67. № 2. P. 213–217.
- Taylor D.R., Aarssen L.W., Loehle C.*, 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies // *Oikos*. V. 58. P. 239–250.
- Terborgh J.*, 1977. Bird species diversity on an Andean elevation gradient // *Ecology*. V. 58. P. 1007–1019.
- Terborgh J., Weske J.S.*, 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds // *Ecology*. V. 56. № 3. P. 562–576.
- Wiens J.A.*, 1989. The ecology of bird communities. V. 1. Foundations and patterns. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 539 p.
- Wright D.H., Currie D.J., Maurer B.A.*, 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales // *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago: Chicago University Press. Chicago. P. 66–74.
- Yee D.A., Steven A.J.*, 2007. Abundance matters: a field experiment testing the more individuals hypothesis for richness–productivity relationships // *Oecologia*. V. 153. P. 153–162.

CHANGES IN THE SPECIES DIVERSITY AND DENSITY OF INSECTIVORE BIRDS ALONG ALTITUDINAL GRADIENT IN THE WESTERN CAUCASUS

A. G. Perevozov

Caucasus State Biosphere Naturl Reserve, Maikop 385000, Russia

e-mail: perevozov-kgz@mail.ru

Changes in the species diversity and density of insectivore birds are analyzed along an altitudinal profile of 200–2800 m a. s. l. on the northern and southern (SM) macroslopes of the Western Caucasus. During a breeding season, 14 biotopes were studied using 20.00–22.75 km transects in each of them. A total of 57 insectivore bird species was observed. The conclusions were as follows: 1) the bird species diversity and density decrease with increasing the altitude; 2) the highest density and diversity of bird populations were found in beech forests of the middle mountain belt; 3) in 2007, both parameters were higher on the northern macroslope in all the belts than in 2008 on the southern macroslope; 4) there is high correlation between the bird species diversity and density. The dependence of the ornithocenosis characteristics on the altitude and vegetation is shown. Probable causes of the regularities revealed are discussed.