

Горные экосистемы и их компоненты. Труды международной конференции. Часть 3. Москва. 2007. С. 26–31.

СТРУКТУРА, ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И УРОВЕНЬ ВИДОВОЙ
ПОЛНОЧЛЕННОСТИ ОРНИТОЦЕНОЗОВ ДЖУГСКОГО ГОРНОГО МАССИВА
(ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

Перевозов А.Г.

Введение

Существует точка зрения, что видовое богатство сообществ зависит не только от современных условий среды, но и от особенностей исторического развития региона. Определение роли исторических факторов в формировании сообществ является одной из актуальных тем в экологических исследованиях последних десятилетий (Малышев, 1969; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Юрцев, 1987; Ricklefs, 1987; Wright et al. 1993; Latham, Ricklefs 1993). Сложность решения данного вопроса в значительной мере связана с методическими проблемами. Традиционные подходы решения этой задачи следующие: 1) сравнительный анализ современных и древних биот по палеоботаническим данным; 2) сравнительный анализ биот, расположенных в экологически сходных регионах, но с разной историей развития; 3) анализ связи видового богатства сообществ с физико-географическими условиями среды. Все они не лишены известных недостатков (Долуханов, 1980; Уиттекер, 1980; Кожаринов, Морозова, 1997). Один из новых методов, апробированный на примере сообществ высокогорных лугов и древесного яруса лесов Западного Кавказа, состоит в определении видовой неполночленности на основе анализа соотношения локального видового богатства на участках разной площади (Акатов и др., 2005). В результате исследований получены аргументы об относительно более высокой видовой полночленности субальпийских лугов и среднегорных лесов, по сравнению с высокогорными и низкогорными лесами и сообществами альпийского пояса. Сделано предположение, что неполночленными являются сообщества эволюционно более молодые вследствие особенностей их исторического развития (Акатов и др., 2003, 2005). Поскольку способность к расселению и скорость развития разных компонентов биоты, возможно, неодинакова, определенный интерес вызывает оценка степени видовой полночленности сообществ, образованных видами других систематических групп. Можно предположить, что птицы, как более подвижные, чем растения виды, способны быстрее формировать полночленные сообщества. С другой стороны, коэволюция сообществ и тесные

межвидовые взаимодействия, может быть, уравнивают скорость развития отдельных ее компонентов. Целью настоящей работы является анализ видовой полнотности орнитоценозов склонов гор Джуга и Бамбак, расположенных на Западном Кавказе, и сравнение полученных данных с представлениями о полнотности растительных сообществ исследуемой территории.

Материал и методика

Метод сбора фактического материала. Материал был собран в районе биосферной метеостанции «Джуга», расположенной в центральной части Кавказского заповедника (43°53' с. ш., 40°29' в. д.). Учетные маршруты охватывали склоны горы Джуга и Бамбак на абсолютных высотах от 1700 до 2975 м над ур. м. в типичных горно-лесных и горно-луговых ландшафтах. Сбор материала проводился в период с 12 июля по 5 августа 2006 г. методом маршрутного учета на неограниченной полосе с пересчетом данных на площадь по средним дальностям обнаружения (Равкин, 1967). В соответствии с этим методом, на маршруте фиксировались все встреченные виды птиц, а так же расстояние до них в момент обнаружения, характер пребывания птицы в биотопе (транзитная или находится постоянно), протяженность и длительность учета. При расчете плотности птиц использовалась формула:

$$\frac{N_1 \cdot 40 + N_2 \cdot 10 + N_3 \cdot 3 + N_4}{L} \quad (1),$$

где $N_1 \dots N_4$ — число особей, зарегистрированных, соответственно, на расстояниях 0—25 м, 26—100 м, 101—300 м, 301—1000 м; 40, 10, 3—коэффициенты, расширяющие полосу учета до 1 км; L — длина учетного маршрута. Учеты были проведены в 4 биотопах: альпийские луга и каменистые осыпи, субальпийские луга, березовое криволесье и верхне-горные букопихтарники. Альпийские луга представляют собой низкотравные сообщества, расположенные в верхнем поясе гор на абсолютных высотах 2500—2900 м над ур. м. На Джугском хребте склоны гораздо более крутые, чем на Бамбакском, поэтому на первом преобладают каменистые осыпи, а на втором альпийские луга. Ниже (1900—2500 м над ур. м.) располагается пояс субальпийских лугов, сформированный среднетравными и высокотравными сообществами. Березовое криволесье образует верхнюю границу леса (1800—2100 м над ур. м.) и состоит из невысоких искривленных деревьев (5—7 м) с низкой сомкнутостью крон (0,5—0,6) без выраженного подроста и подлеска. Березовое криволесье перемежается многими большими и малыми высокотравными полянами. Далее по склонам (1500—1800 м над ур. м.) пояс высокоствольных (20—30 м) верхнегорных букопихтарников с большой сомкнутостью крон (0,8—0,9) и развитым подростом и подлеском. Кроме пихты, в

небольшом количестве присутствует бук, сосна, высокогорный клен, осина, береза. Общая протяженность учетов более 90 км.

Метод анализа. Уровень видовой полнотности орнитоценозов определялся путем сопоставления их видового богатства с количеством видов в некотором модельном сообществе с аналогичной суммарной плотностью особей и относительной плотностью доминанта, структура обилия видов которого при этом имеет геометрическое распределение (Акатов, Чефранов, 2007). Такая модель распределения обилия видов соответствует гипотезе перехвата ниш Р. Уиттекера (Уиттекер, 1980). Она предполагает, что каждый вид в порядке снижения уровня конкурентного доминирования использует постоянную часть оставшихся ресурсов сообщества:

$$n_i = n_t r (1r)^{i-1} \quad (2),$$

где n_i —теоретическая плотность населения i вида; n_t — фактическая плотность населения основного доминанта; n_I — суммарная плотность всех птиц биотопа или экологической группы; $r = n_I/n_t$.

Считается, что геометрическое распределение обилия видов характерно для сообществ экстремальных условий среды, для отдельных ярусов сообществ, а также для небольших участков сообществ, имеющих на более широкой пространственной шкале логнормальное распределение видов (Уиттекер, 1980).

В соответствии с этой моделью, сообщества экстремальных местообитаний характеризуются более высоким уровнем доминирования видов (т. е. более высокими значениями r) и, соответственно, при определенном (конечном) числе особей на стандартных площадках (n_t), меньшим числом видов (N), чем сообщества, расположенные в более благоприятных условиях.

Было предположено, что минимальная плотность вида в модельном распределении соответствует одной особи, обитающей на всей обследованной площади. Она составила 0,034; 0,069; 0,030 и 0,060 особей/км² для альпийского, субальпийского поясов, березового криволесья и букопихтарника, соответственно. Общая плотность особей в модельных сообществах равна плотности, выявленной в результате учетов.

Уровень видовой полнотности орнитоценозов оценивался для конкурентных сообществ птиц, т.е. групп видов, обитающих в одном биотопе и использующих сходные пищевые ресурсы. Таким образом, были выделены 3 группы: 1) насекомоядные птицы, 2) растительноядные птицы, 3) хищники и 4) некрофаги. В связи с малочисленностью видов в 3^{ей} и 4^{ой} группах они условно были объединены в общую группу.

Результаты и обсуждение

Состав, видовое разнообразие и структура распределения плотности птиц

За период исследования нами было отмечено 52 вида птиц. Максимальное видовое разнообразие (28 видов) наблюдалось в субальпийском поясе, минимальное — в альпийском (16 видов); в березовом криволесье — 23, в пихтарнике — 26 видов птиц. Специфичные виды альпийского пояса — сапсан, улар, пестрый дрозд и чернушка. Для пестрого дрозда, летние встречи которого крайне редки, г. Джуга — новая точка распространения. Для субальпийского пояса специфичны 6 видов птиц: перепел, коростель, стриж черный, стриж белобрюхий, пеночка кавказская и болотная камышевка. В березовом криволесье 1 характерный вид: серая славка. Только в пихтарнике встречены 11 видов птиц: канюк, черный, зеленый и большой пестрый дятел, желтоголовый королек, серая мухоловка, певчий дрозд, зарянка, черноголовый поползень, пищуха и зяблик. Максимальная плотность населения птиц в пихтарнике — 532 особи/км², минимальная — в альпийском поясе — 185 особи/км² (табл. 1).

Таблица 1

Состав и плотность населения птиц исследуемого района

Список видов птиц		Биотопы и протяженность учетных маршрутов			
		Пихтарник	Березовое криволесье	Субальпийский пояс	Альпийский пояс
		26,8 км	14,45 км	33,1 км	16,4 км
		Плотность населения птиц (особей/км ²)			
1	бородач (<i>Gypaetus barbatus</i>)	0	0,69	0	0,43
2	сип белоголовый (<i>Gyps fulvis</i>)	0	0,14	0	1,1
3	беркут (<i>Aquila chrysaetos</i>)	0	0	0,39	0,61
4	ястреб перепелятник (<i>Accipiter nisus</i>)	0	0	1,21	2,44
5	канюк (<i>Buteo buteo</i>)	0,04	0	0	0
6	сапсан (<i>Falco peregrinus</i>)	0	0	0	0,61
7	пустельга обыкновенная (<i>Falco tinnunculus</i>)	0	0	1,21	5,24
8	тетерев кавказский (<i>Lururus mlkosiewiczi</i>)*	0	8,3	18,13	0
9	улар кавказский (<i>Tetraogallus caucasicus</i>)	0	0	0	13,41
10	перепел обыкновенный (<i>Coturnix coturnix</i>)	0	0	2,42	0
11	коростель (<i>Crex crex</i>)	0	0	0,06	0
12	стриж черный (<i>Apus apus</i>)	0	0	2,24	0
13	стриж белобрюхий (<i>Apus melba</i>)	0	0	1,21	0
14	дятел черный (<i>Dryocopus martius</i>)	1,49	0	0	0
15	дятел большой пестрый (<i>Dendrocopos major</i>)	5,6	0	0	0
16	дятел зеленый (<i>Picus viridis</i>)	1,49	0	0	0
17	жаворонок рогатый (<i>Eremophila alpestris</i>)	0	0	1,21	4,88
18	ласточка городская (<i>Delichon urbica</i>)	0,12	1,38	0	30,18

19	конек горный (<i>Anthus spinoletta</i>)	0	4,15	148,43	115
20	конек лесной (<i>Anthus trivialis</i>)	0	5,54	0	0
21	трясогузка горная (<i>Motacilla cinerea</i>) отмечена вне учетов				
22	сойка (<i>Garrulus glandarius</i>)	17,16	0	0,36	0
23	ворон (<i>Corvus corax</i>)	0,04	1,64	0	0
24	галка альпийская (<i>Pyrrhocorax graculus</i>)	0	0	0,03	0,73
25	оляпка (<i>Cinclus cinclus</i>) отмечена вне учетов				
26	крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	27,69	2,77	0	0
27	завирушка лесная (<i>Prunella modularis</i>)	20,75	37,58	1,03	0
28	завирушка альпийская (<i>Prunella collaris</i>)	0	0	0,09	6,89
29	королек желтоголовый (<i>Regulus regulus</i>)	115,78	0	0	0
30	пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i>)	0	4,15	0	0
31	пеночка кавказская (<i>Phylloscopus lorentzi</i>)	0	0	0,36	0
32	пеночка желтобрюхая (<i>Phylloscopus nitidus</i>)	40,37	80,97	2,02	0
33	славка серая (<i>Sylvia communis</i>)		2,77	0	0
34	мухоловка серая (<i>Muscicapa striata</i>)	25	0	0	0
35	дрозд пестрый (<i>Monticola saxatilis</i>)	0	0	0	0,61
36	дрозд певчий (<i>Turdus philomelos</i>)	26,12	0	0	0
37	дроз-деряба (<i>Turdus viscivorus</i>)	10,19	0	0	0,08
38	дрозд белозобый (<i>Turdus torquatus</i>)	1,49	6,23	0	0
39	чекан луговой (<i>Saxicola rubetra</i>)	0	0,21	11,66	0
40	горихвосткачернушка (<i>Phoenicurus ochrurus</i>)	0	0	0	3,05
41	зарянка (<i>Erithacus rubecula</i>)	5,97	0	0	0
42	камышовка болотная (<i>Acrocephalus palustris</i>)	0	0	3,11	0
43	московка (<i>Parus ater</i>)	135,63	25,19	0	0
44	поползень черноголовый (<i>Sitta krueperi</i>)	36,04	0	0	0
45	пищуха обыкновенная (<i>Certhia familiaris</i>)	15,67	0	0	0
46	щегол (<i>Carduelis carduelis</i>)	0,02	0,95	7,25	0
47	чечевица (<i>Carpodacus erythrinus</i>)	0	13,15	7,52	0
48	зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	21,46	0	0	0
49	вьюрок корольковый (<i>Serinus pusillus</i>)	0	1,64	8,55	0,08
50	клестеловик (<i>Loxia curvirostra</i>)	0,55	0,09	0,25	0
51	снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	22,35	1,43	0,02	0
52	чиж (<i>Spinus spinus</i>)	1,47	5,49	0,05	0
	итого	532	204	219	185

выделены доминанты и субдоминанты

Оляпка и горная трясогузка, обитающие строго вдоль рек и ручьев, т. е. там, где учеты не проводились, являются обычными видами данного региона. Самая многочисленная птица Джугского горного массива — горный конек, составляющий в альпийском и субальпийском поясе более половины всего населения птиц. Почти 40% птиц березового криволеся это желтобрюхие пеночки; почти 20% — лесные завирушки.

В пихтарнике желтоголовые корольки и москочки составляют почти половину всего населения птиц.

Самые редкие виды птиц, по результатам наших учетов, это перепелятник, канюк, пестрый дрозд, белобрюхий стриж, желна и серая славка, отмеченные единично. Коростель, перепел, сапсан были отмечены дважды.

Уровень видовой полночленности

Расчитав по формуле (2) количество видов в модельных сообществах и сопоставив их с фактическими данными, мы получили уровень полночленности в конкурентных сообществах птиц, значения которых представлены в таблице 2.

Таблица 2

Уровень видовой полночленности конкурентных сообществ птиц

Биотопы		Конкурентные сообщества		
		Хищники и падальщики	Насекомоядные	Растительные
альпийский пояс	N_f	6	7	3
	N_e	17	7	12
	N_f/N_e	0,35	1	0,25
	M	0	5	0
	S	6	2	3
	N_f/S	100%	29%	100%
субальпийский пояс	N_f	4	20	9
	N_e	6	5	11
	N_f/N_e	0,6	4	0,81
	M	0	13	0
	S	4	5	9
	N_f/S	100%	25%	100%
березовое криволесье	N_f	2	14	7
	N_e	3	10	12
	N_f/N_e	0,7	1,4	0,58
	M	0	12	0
	S	2	1	7
	N_f/S	100%	6%	100%
букопихтарник	N_f	1	21	5
	N_e	нет данных	25	9
	N_f/N_e	нет данных	0,84	0,55
	M	0	11	0
	S	1	10	5
	N_f/S	100%	47%	100%

N_f — фактическое количество видов, N_e — расчетное количество видов

M — количество перелетных видов, S — количество оседлых видов

Из таблицы видно, что изученные орнитоценозы характеризуются разной полночленностью, уровень которой варьирует от 0,25 (неполночленные) до 4 (перенасыщенные). Группа хищников и некрофагов недонасыщена во всех биотопах с максимальным уровнем полночленности в березовом криволесье. Сообщества растительных птиц, как хищников и некрофагов, неполночленны во всех

исследованных поясах с максимальным значением этого показателя в субальпийском поясе. Средний уровень полночленности орнитоценозов насекомоядных птиц, по приведенным в таблице значениям (1,56), дает основание считать сообщества насекомоядных птиц перенасыщенными. При этом отношение N_f / N_e наибольшее для насекомоядных птиц субальпийского пояса. Таким образом, степень полночленности орнитоценозов рассмотренных биотопов оказалась наиболее высокой в субальпийском поясе, а наиболее полночленными сообществами являются насекомоядные птицы.

Исследование видового богатства и степени полночленности древесной растительности и высокогорных растительных сообществ Западного Кавказа на основе сходного подхода (Акатов и др., 2005) показало результаты, которые хорошо согласуются с нашими расчетами по орнитоценозам. Так по данным В.В. Акатова с соавторами высокогорная древесная растительность, к которой относятся верхнегорные березовые леса и букопихтарники, расположенные на абсолютной высоте 1500—2100 м над ур. м., существенно недонасыщены видами (Акатов, Чефранов, 2007). Сравнение степени полночленности фитоагрегаций альпийских и субальпийских лугов свидетельствует об относительно большей полночленности последних (Акатов и др., 2003). Этот результат автор объясняет более длительным периодом существования субальпийского пояса и, следовательно, более продолжительной эволюцией субальпийских фитоценозов.

Применительно к орнитоценозам, сформированными очень мобильными организмами, высокий уровень насыщенности в субальпийском поясе может быть обусловлен не только длительностью развития сообщества, но и «экотонным эффектом». Наличие «экотонного эффекта» можно проверить, рассчитав степень специфичности фаун. Предполагается, что для биотопов с наличием «экотонного эффекта» характерна низкая видовая специфичность ценозов. Однако, по нашим данным, из 28 видов, отмеченных в субальпийском поясе, 6 (21%) являются специфичными. Например, в березовом криволесье уровень специфичности равен всего 4,4%. Но, при этом, специфичность фаун альпийского пояса и букопихтарника напротив несколько выше (25 и 42%, соответственно). Таким образом, влияние «экотонного эффекта» на полночленность субальпийских орнитоценозов нельзя исключить полностью, но роль этого фактора вряд ли можно признать определяющей.

Из трех рассмотренных конкурентных сообществ птиц наиболее насыщенными оказались орнитоценозы насекомоядных птиц. Учитывая, что в этом сообществе перелетных видов больше, чем в других рассматриваемых группах, мы решили проверить, существует ли зависимость между долей перелетных птиц в сообществе и его видовой полночленностью. Существование такой зависимости аргументировало бы наше

предположение о том, что миграционно активные организмы способны формировать насыщенные сообщества быстрее, чем менее активные, к которым в данном случае мы относим растительноядных птиц, хищников и некрофагов, обитающих на исследуемой территории, как правило, круглый год.

Характер соотношения доли оседлых видов в сообществе и уровня их видовой полнотности показан на рисунке. Из него следует, что между этими параметрами имеется отрицательная зависимость ($R^2 = 0,3945$; $y = -0,0176x + 2,2947$ $n=11$, $P \leq 0.05$). Т.е., чем больше перелетных видов в орнитоценозе, тем он насыщеннее.

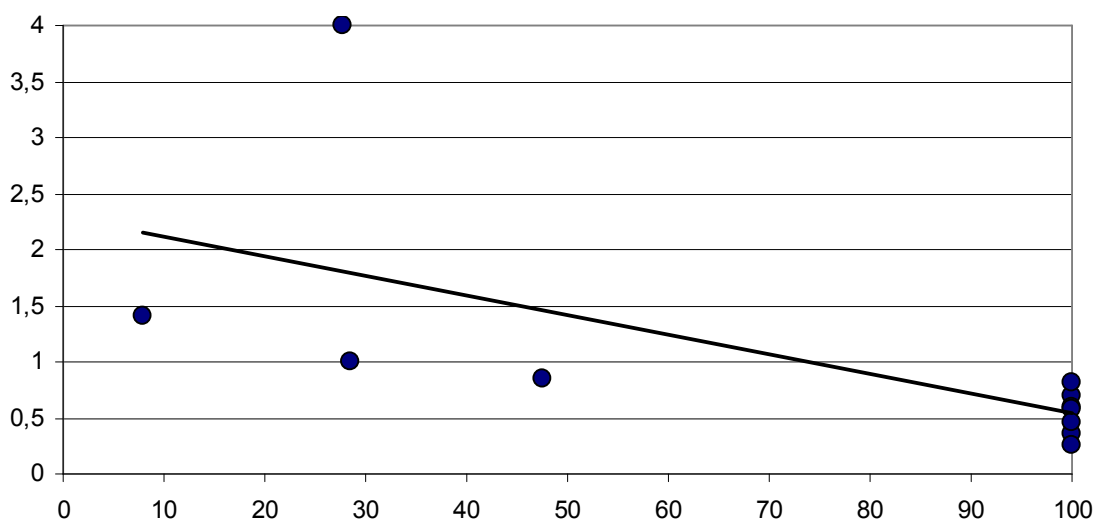


Рис. Зависимость уровня полнотности орнитоценозов от доли перелетных видов птиц

Дальнейший сбор материала по орнитоценозам среднегорья и низкогорья поможет подтвердить или опровергнуть высказанные в данной работе предположения.

Выводы:

1. В 4 высокогорных биотопах за период исследований отмечено 52 вида птиц. Плотность населения в альпийском поясе составляет 185 особей/км², в субальпийском — 204, в березовом криволесье — 219, в букопихтарнике — 532.

2. Наиболее полнотными являются сообщества птиц субальпийского пояса. По нашему предположению, это обусловлено большим эволюционным возрастом этого пояса, по сравнению с другими обследованными горными поясами. В меньшей степени, по нашему мнению, это явление обусловлено «экотонным эффектом».

3. Наибольший уровень видовой насыщенности характерен для сообществ насекомоядных птиц, подавляющее большинство которых перелетны, и, таким образом, более подвижны, по сравнению с другими орнитоценозами. Мобильность насекомоядных птиц позволяет им полнее использовать ресурсы и формировать более насыщенные сообщества.

4. Полученные нами результаты о неполночленности высокогорных сообществ птиц хорошо согласуются с аналогичными исследованиями по высокогорной древесной и травянистой растительности.

В заключении автор выражает благодарность инспекторам охраны и научным сотрудникам, помогавшим в проведении полевых работ, и д-ру биол. наук Акатову В.В., за помощь в написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2005. Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 4. С .308—317.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В., 2003. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 6. С .459—470.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., 2007. Локальное видовое богатство древесного яруса лесов острова Мадагаскар и Западного Кавказа: опыт тестирования исторической гипотезы путем анализа структуры распределения видов // Бюл. МОИП. Т. 112. № 1. С. 65—71.

Ескина Т.Г., 2001. Видовая неполночленность фитоценоза высокогорных полян Западного Кавказа (бассейн реки Белая) // Сб. науч. Трудов Майкопского Государственного Технологического Института. Майкоп: Изд-во МГТИ. С .232—237.

Равкин Ю.С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука, 1967. с. 66—75.

Раменский Л.Г., 1971. Избранные работы. Л.: Наука. 334 с.

Малышев Л.И., 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Ботан. журн. Т. 54. № 8. С .673—683.

Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.

Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.

Юрцев. Б.А. 1987. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Ботан. журн. Т. 57. № 11. С .1455—1470.

Ricklefs R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional process // Science. V. 235. P. 167—171.

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: Univ. Chicago. Press. P. 66—75.

Latham R.E., Ricklefs R.E., 1993. Continental comparisons of temperate zone tree species diversity // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago: Univ. Chicago. Press. P. 294—315.