

# СВЯЗЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГНЕЗДОВЫХ ОРНИТОЦЕНОЗОВ С ВЫСОТНЫМИ ПОЯСАМИ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

А.Г. Перевозов

## ВВЕДЕНИЕ

Разные виды птиц имеют эколого-биологические особенности по типу питания, способу гнездования и миграционной активности. Соотношения групп видов сходных по определенным признакам отражают разные типы экологической структуры сообществ. Можно предположить, что эти соотношения меняются с изменением среды вдоль высотного градиента, что и было показано на примере трофической структуры орнитоценозов Анд (Terborgh, 1977) и Альп (Klosius, 2008). Однако подобные работы весьма редки, а на Кавказе вовсе не проводились. Поэтому анализ высотных изменений экологической структуры орнитоценозов является еще одной гранью, которая может расширить наши знания о природе сообществ птиц. В данной статье мы рассматриваем характер высотных изменений гнездовых орнитоценозов на Западном Кавказе с позиции их экологической структуры.

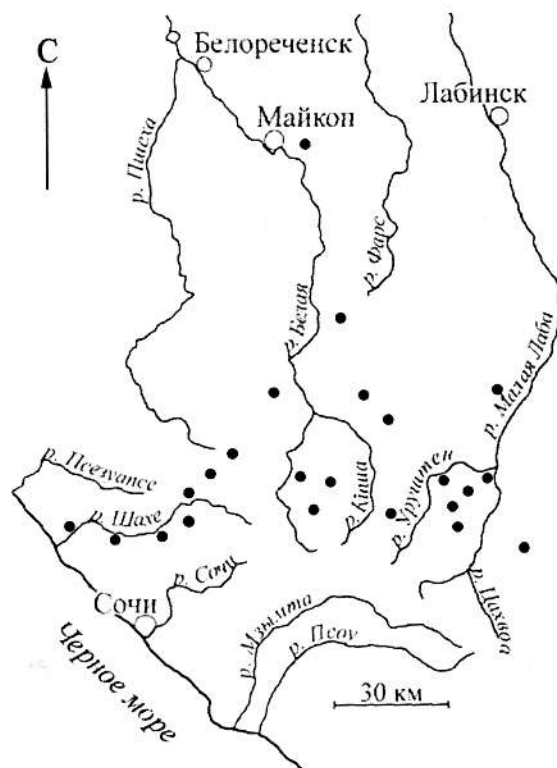
## МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами изучения были гнездовые сообщества птиц основных высотных поясов в бассейнах рек Шахе, Белая и Малая Лаба. Сбор материала проводился в весенне-летние периоды 2007-2009 гг. стандартным методом маршрутного учета (Равкин, 1967). На каждом маршруте фиксировались следующие показатели: дата, время начала и конца учета, все увиденные или услышанные виды птиц, расстояние от наблюдателя до каждой особи в момент обнаружения, транзитная особь или резидентная, километраж. Расчет плотности населения птиц производился по формуле:

$$\frac{N_1 \cdot 40 + N_2 \cdot 10 + N_3 \cdot 3 + N_4}{L}$$

где  $N_1 \dots N_4$  – число особей, зарегистрированных соответственно на расстояниях: 1 – 0-25 м, 2 – 26-100 м, 3 – 101-300 м, 4 – 301-1000 м; 40, 10, 3 – коэффициенты, расширяющие полосу учета до 1 км;  $L$  – расстояние, пройденное с учетом по биотопу в километрах. Для транзитных птиц пройденное расстояние заменялось на время учетов в часах, умноженное на среднюю скорость полета птиц – 30 км/ч.

Все учеты были проведены автором в ненарушенных или слабо нарушенных местообитаниях. Выше 650 м над ур. м. учеты были проведены на территории Кавказского заповедника; на южном макросклоне от 200 до 650 м над ур. м. – на территории Сочинского заказника (рис. 1). Результаты учетов по отдельным видам птиц были опубликованы ранее (Перевозов, 2008, 2009, 2010).



**Рисунок 1.** Схема района исследований. Точки – условные центры учетных участков в 2007–2009 гг.

Для нивелирования фенофаз, связанных с высотной поясностью, сначала учеты проводились в нижнем поясе гор (конец мая), затем в среднем (начало июня) и верхнем (конец июня – начало июля). Ориентируясь на растительные пояса в районе исследований мы выделили 8 биотопов в бассейне реки Белая; 7 – в бассейне реки Шахе; 7 – в бассейне реки Малая Лаба.

В 2007 г. был обследован северный макросклон в бассейне реки Белая к югу от Майкопа ( $44^{\circ}36'$  с.ш.;  $40^{\circ}10'$  в.д.) до Главного кавказского хребта (ГКХ). Учеты были проведены от подножий вверх по склону в следующих биотопах: 1) нижнегорные дубравы с доминированием *Quercus robur* (200-350 м над ур. м.); 2) дубравы с доминированием *Quercus petraea* (350-500 м); 3) среднегорные широколиственные леса с доминированием *Fagus orientalis* (500-650 м);

4) среднегорные буко-пихтарники с присутствием широколиственных видов *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Ulmus glabra*, *Tilia begoniifolia* и др. (650-1500 м); 5) верхнегорные буко-пихтарники с участием *Betula litwinowii*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Acer trautvetteri* (1500-1800 м); 6) березовое криволесье (1800-2100 м); 7) субальпийский (1800-2300 м) и 8) альпийский (2300-3000 м) горные пояса.

В 2008 г. был обследован бассейн реки Шахе к северу от поселка Большой Кичмай (43°48' с.ш.; 39°41' в.д.) до ГКХ. Учеты проводились в следующих биотопах: 1) пойменные леса из *Alnus incana*, *Populus alba* и *P. nigra*; 2) и 3) нижнегорные широколиственные леса с высоким обилием *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia begoniifolia* и *Castanea sativa* в первом ярусе и с участием *Buxus colchica* в подлеске на двух высотных участках (200-350 м и 350-600 м над ур. м.); 4) и 5) леса с доминированием *Fagus orientalis*, так же на двух высотных участках (600-1500 м и 1500-1800 м); 6) субальпийская (1800-2300 м) и 7) альпийская (2300-2800 м) растительность Фишт-Оштенского горного массива.

В 2009 г. был обследован бассейн реки Малая Лаба к югу от поселка Псебай (44°06' с.ш.; 40°48' в.д.) до ГКХ. Учеты были проведены в следующих биотопах: 1) среднегорные широколиственные леса с доминированием *Quercus petraea* и присутствием *Alnus incana* и *Fagus orientalis* (650-850 м над ур. м.); 2) среднегорные широколиственные леса с доминированием *Fagus orientalis* и присутствием *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Ulmus glabra*, *Tilia begoniifolia*, *Alnus incana* (820-1450 м); 3) среднегорные буко-пихтарники с присутствием *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Ulmus glabra*, *Tilia begoniifolia* (900-1450 м); 4) верхнегорные буко-пихтарники с присутствием *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea* (1450-1900 м); 5) березовое криволесье (1800-2100 м); 6) субальпийские луга (2100-2500 м); 7) альпийские луга (2500-3000 м).

Всего с учетами было пройдено 450 км (табл. 1).

Для удобства анализа мы использовали такие понятия как нижний, средний и верхний пояс гор. Под термином нижний пояс гор мы подразумеваем широколиственные леса. Средний пояс гор – это смешанные леса. Верхний пояс, или высокогорье – альпийские и субальпийские луга, а также леса субальпийского типа (березовое криволесье).

При анализе экологической структуры мы разделили птиц по следующим экологическим особенностям:

**По типу питания.** Насекомоядные – питающиеся беспозвоночными животными; растительноядные – питающиеся частями растений; хищные – питающиеся позвоночными животными и падалью.

**По типу гнездовых биотопов.** Дендрофилы – гнездящиеся на деревьях и кустарниках; камофилы – гнездящиеся в травянистых местообитаниях; склерофилы – гнездящиеся на обнажениях геологических пород; лимнофилы – гнез-

дящиеся в водных или околородных стациях. Как правило, именно эти группы в отношении птиц и называют собственно «экологическими группами». Чтобы избежать путаницы, мы их будем называть «биотопические группы».

**По типу миграционной активности.** Оседлые – большая часть популяции обитает круглый год в районе исследований; ближние мигранты – большая часть популяции зимует за пределами района исследований, но северная граница ареала зимовки расположена в непосредственной близости; дальние мигранты – встречаются в районе исследований только в период гнездования.

Кроме того, при анализе экологической структуры мы определяли уровень специфичности орнитоценозов. Для этого мы рассчитали долю специфических видов в каждом орнитоценозе. Специфическими мы считали те виды, которые в пределах одного бассейна были отмечены только в данном орнитоценозе.

Таблица 1  
Суммарный километраж учетных маршрутов

место проведения учетов	бассейн р. Белая	бассейн р. Шахе	бассейн р. Малая Лаба
биотоп	2008	2009	2009
пойменные леса		12.8	
широколист. полидоминантные леса		20	
широколист. полидоминантные леса		20.40	
дубравы (д. черешчатый)	20		
дубравы (д. скальный)	22.75		20
букняки	20.6	20	20.7
буко-пихтарники (среднегорный)	20		16.5
буко-пихтарники (верхнегорный)	21.1	20	20
березовое криволесье	21		20
субальпийские луга	29.3	20	20
альпийские луга	25.5	20	20
<b>Всего 450.65 км</b>	<b>180.25</b>	<b>133.2</b>	<b>137.2</b>

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Высотные изменения трофической структуры.

Из 102-х учетных видов птиц 68 являются насекомоядными, 15 – растительноядными и 19 – хищными.

На рисунке 2 показана зависимость видового богатства разных трофических групп птиц от абсолютной высоты. Из него видно, что число видов насекомоядных птиц в орнитоценозах снижается с увеличением высоты над уровнем моря. Видовое богатство растительноядных птиц практически не меняется на

высотном градиенте в пределах лесного пояса, но снижается выше границы леса (около 1800-2000 м над ур. м.).

Для видового богатства хищных птиц характерна обратная тенденция. Вследствие этого соотношение трофических групп в сообществах несколько меняется по мере увеличения абсолютной высоты (табл. 2). Например, в бассейне реки Малая Лаба в нижнем поясе гор доля насекомоядных птиц составляет 74% от общего видового богатства, растительоядных и хищных видов – 13%, а в верхнем поясе – насекомоядных – 64%, растительоядных и хищных по 18%. В целом, соотношение видов птиц разных трофических групп в орнитоценозах является весьма сходным на разных высотных уровнях и в бассейнах разных рек. На всех высотных уровнях наиболее высокое видовое богатство наблюдается у насекомоядных видов, но в высокогорье доля их участия незначительно снижается.

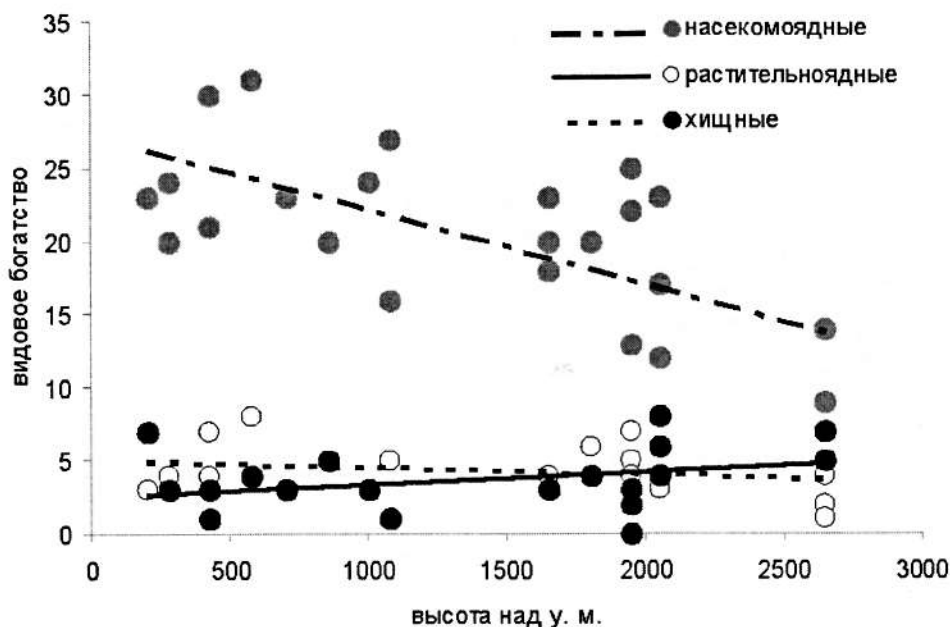
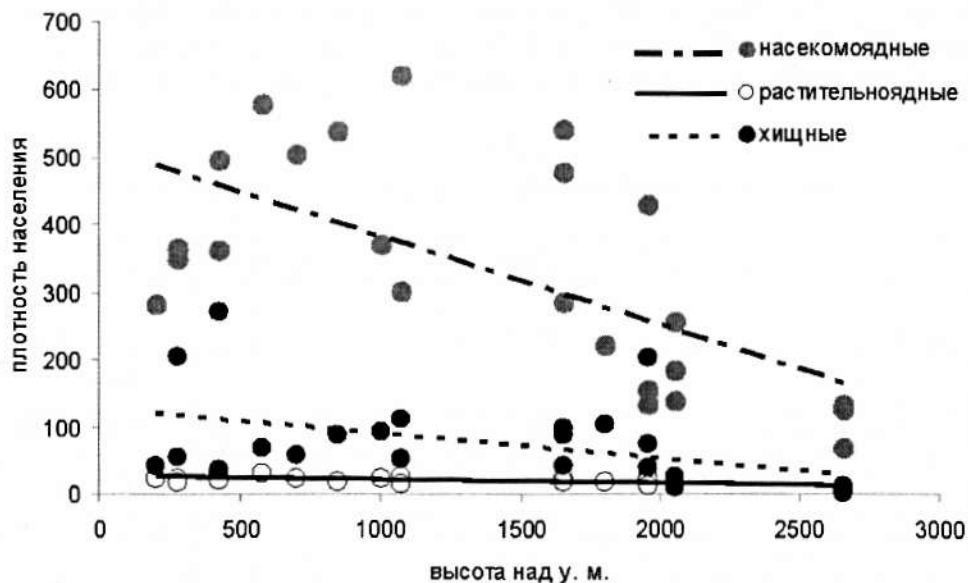


Рисунок 2. Изменение видового богатства трофических групп вдоль высотного градиента



**Рисунок 3.** Изменение плотности населения трофических групп вдоль высотного градиента

На рисунке 3 показана динамика суммарной плотности птиц разных трофических групп вдоль высотного градиента. Из него следует, что по мере увеличения абсолютной высоты плотность населения насекомоядных птиц значительно уменьшается.

Плотность населения растительноядных и хищных птиц в лесном поясе низкая и становится еще ниже в альпийском поясе. Соотношение плотности населения трофических групп (табл. 3) в бассейне реки Белая довольно стабильно на всех высотных уровнях. По численности преобладают насекомоядные птицы (85%, 81%, 83%), а доля растительноядных (5%, 4%, 6%) и хищных (10%, 16%, 11%) птиц невелика. В бассейне реки Шахе доля насекомоядных птиц увеличивается с 63% в нижнем поясе гор до 71% в среднем и 82% в верхнем. При этом доля участия хищных птиц уменьшается с 21% в нижнем поясе до 5 и 8% в среднем и верхнем. Доля растительноядных птиц одинаково мала на всех высотных уровнях (4%, 5% и 8%). В бассейне реки Малая Лаба по мере увеличения абсолютной высоты растет доля участия хищных птиц с 12% в нижнем и 13% в среднем поясе до 30% в верхнем, а доля участия насекомоядных птиц, напротив, падает с 85% и 83% в нижнем и среднем поясах до 63% в верхнем. В целом видно, что во всех высотных поясах численность насекомоядных птиц наиболее высокая. Таким образом, соотношение плотности населения в бассейне реки Белая остается стабильным на всем высотном

профиле. В бассейне реки Шахе в высокогорье доля насекомоядных птиц увеличивается, а хищных – снижается. В бассейне реки Малая Лаба, напротив, в высокогорье доля насекомоядных птиц снижается, а хищных – растет.

Таблица 3  
Соотношение плотности населения трофических групп птиц

бассейн	пояс гор	нижний		средний		верхний	
	трофические группы	среднее число ос./км <sup>2</sup>	%	среднее число ос./км <sup>2</sup>	%	среднее число ос./км <sup>2</sup>	%
Белая	насекомоядные	481	85	550	81	274	83
	растительоядные	28	5	25	4	21	6
	хищные	54	10	106	16	35	11
Шахе	насекомоядные	332	63	297	71	127	82
	растительоядные	21	4	22	5	13	8
	хищные	174	33	99	24	14	9
Малая Лаба	насекомоядные	521	85	377	83	138	63
	растительоядные	22	4	18	4	14	6
	хищные	73	12	61	13	66	30

Полученные результаты свидетельствуют об изменении трофической структуры сообществ птиц вдоль высотного градиента (табл. 4).

Таблица 4  
Коэффициенты парной корреляции между различными характеристиками трофических групп птиц и абсолютной высотой

Трофические группы	N	видовое богатство	плотность
насекомоядные	22	-0.689*	-0.639*
растительоядные	22	0.211	-0.672*
хищные	22	0.433**	0.436**

**Обозначения:** N – количество точек; \* $p < 0.01$ ; \*\* $p < 0.05$ ; \*\*\* $p < 0.1$

Видовое богатство и плотность населения насекомоядных птиц характеризуются статистически значимой отрицательной зависимостью от высоты.

У растительноядных птиц статистически значимая зависимость от высоты над уровнем моря обнаружена только по плотности населения. Видовое богатство растительноядных птиц не зависит от высоты. Характеристики сообществ хищных птиц имеют статистически значимую положительную корреляцию с высотой. То есть видовое богатство и плотность населения хищных птиц увеличивается вдоль высотного градиента.

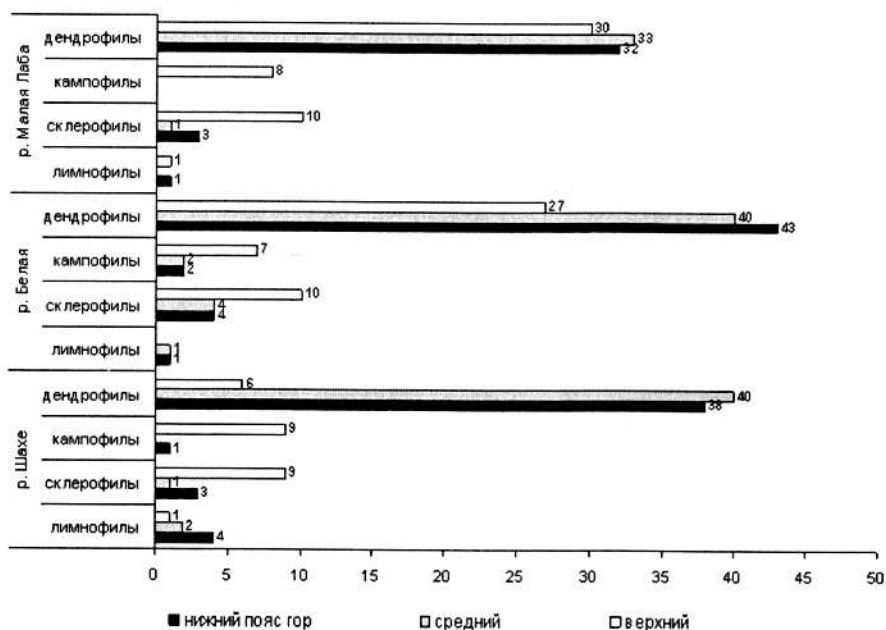
Полученные нами результаты хорошо согласуются с результатами исследований в других горных системах. Так, например, в Альпах из 5-ти трофических групп (всеядные; зерноядные; насекомоядные, кормящиеся на поверхности земли; насекомоядные, кормящиеся на стволах деревьев; насекомоядные, кормящиеся в кронах деревьев) зависимость от высоты над уровнем моря показана лишь для 2-х последних групп, то есть насекомоядных (Klosius, 2008). В Андах также из трех трофических групп птиц (зерноядные, нектароядные, насекомоядные) с высотой видовое богатство уменьшается только у насекомоядных (Terborgh, 1977).

**Высотные изменения гнездовой структуры.** Преобладающей биотопической группой являются дендрофилы (55.9%). Довольно высокая доля участия кампофилов, приуроченных в основном к субальпийскому и альпийскому поясу (18.6%). Доля склерофилов, гнездящихся в основном на скалах среднегорного пояса, составляет 19.6%. Лимнофилов, включая 4 вида реофилов, всего 5.9%. В целом соотношение экологических групп приблизительно соответствует распространению соответствующих ландшафтов. В исследуемом районе по площади преобладают леса. Значительная доля площади приходится на альпийские и субальпийские луга. Площадь лесных полей небольшая. Доля водных и околоводных местообитаний минимальна и видовая емкость их незначительна.

Характер высотного распределения биотопических групп показан на рисунке 4. На всех трех профилях в нижнем и среднем поясе гор характер их распределения сходный. Отличия видны только в высокогорье. В нижнем поясе встречаются представители всех биотопических групп. Единственное исключение – это отсутствие кампофилов в нижнем поясе гор долины реки Малая Лаба. Однако участие склерофилов, кампофилов и лимнофилов в нижнем поясе не превышает 4-х видов. Основу населения птиц нижнего пояса составляют дендрофилы. Еще больше снижается участие склерофилов, кампофилов и лимнофилов в среднем поясе. В высокогорье распределение биотопических групп в разных долинах рек отличается. В верхнем поясе гор долины реки Шахе преобладают кампофилы и склерофилы, меньше дендрофилов и лишь один лимнофил (летующий черныш). В высокогорьях бассейнов рек Белая и Малая Лаба преобладают дендрофилы, поскольку здесь выражены субальпийские леса. При этом кампофилов и склерофилов здесь столько же, сколько в высокогорье долины реки Шахе. Таким образом, увеличение видового богатства высокогорий в долинах рек Белая и Малая Лаба происходит за счет дендрофильных видов.



Большая часть видов относится к дендрофилам, которые преобладают на всех высотных поясах, кроме высокогорий бассейна реки Шахе, где большинство видов относится к склерофилам и кампофилам.

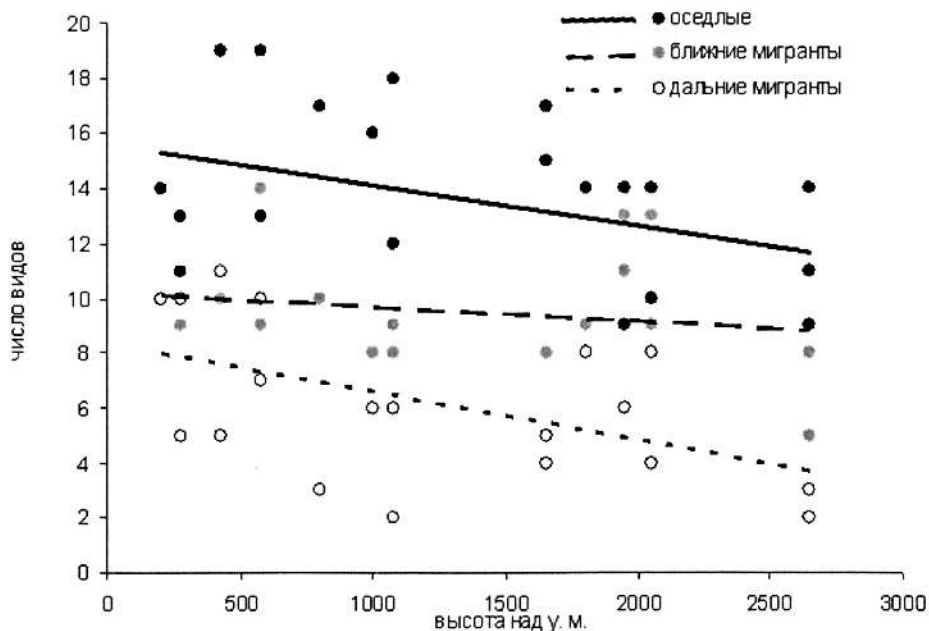


**Рисунок 4.** Распределение биотопических групп по высотным ярусам. Подписано количество видов в каждой биотопической группе

**Высотные изменения миграционной структуры.** Птиц, которые могут успешно круглогодично существовать в умеренных и высоких широтах немного. Чтобы использовать сезонно появляющиеся в большом количестве ресурсы, необходимы миграции (Гаврилов, 2008). Миграционная активность сообщества сказывается на конкурентных отношениях. Оседлые виды птиц имеют возможность в течение всей жизни формировать свои конкурентные отношения с соседями и, таким образом, полнее использовать ресурсы. Мигрирующие виды для формирования конкурентных отношений имеют небольшой промежуток времени между прилетом и началом гнездования. Поэтому они чаще разделяют ресурсы, поселяясь в разных биотопах и, таким образом, менее эффективно используют ресурсы и формируют недонасыщенные сообщества (Pianka, 1966; Morse, 1971; Able, Noon, 1976; Terborgh, 1971; Terborgh, Weske, 1975; McCain, 2009). В связи с этим характеристика сообществ птиц с точки зрения их миграционной активности является важной составляющей их структуры.

Соотношение экологических групп по типу миграционной активности в районе исследований следующее: преобладают оседлые виды (41%), дальних ми-

грантов – 32%, ближних – 27%. Анализ зависимости между числом видов в разных миграционных группах и абсолютной высотой показал, что с увеличением высоты видовое богатство всех трех групп птиц немного снижается, причем несколько более интенсивно дальних мигрантов и менее – других двух групп (рис. 5, табл. 5).



**Рисунок 5.** Зависимость видового богатства разных миграционных групп от абсолютной высоты

Таблица 5  
Зависимость видового богатства  
миграционных групп от абсолютной высоты

миграционные группы	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
оседлые виды	22	-0.396	<0.1
ближние мигранты	22	-0.373	<0.1
дальние мигранты	22	-0,521	<0.05

**Высотные изменения степени специфичности орнитоценозов.** На рисунке 6 показана высотная динамика уровня специфичности орнитоценозов. Из него видно, что в основном значения данного показателя не высоки – до 11%. Максимальная специфичность на всех трех профилях отмечена в орнитоценозах альпийских лугов (28-44%). Относительно высокой специфичностью также характеризуются пойменные леса в бассейне реки Шахе (28%).

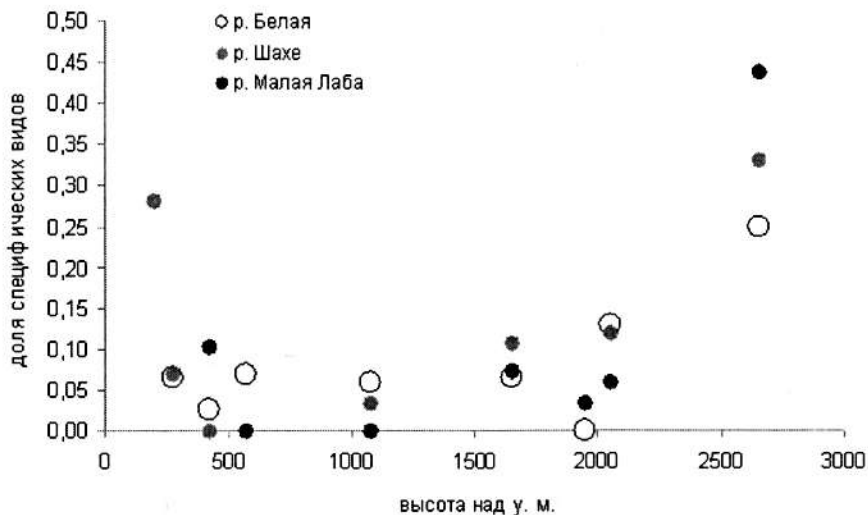


Рисунок 6. Доля специфических видов в орнитоценозах

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, экологическая структура гнездовых сообществ птиц изменяется с абсолютной высотой. Доля участия насекомоядных видов птиц как по видовому богатству, так и по численности снижается с увеличением абсолютной высоты, однако во всех высотных поясах они преобладают. Видовое богатство и обилие хищных и растительноядных птиц остается стабильно невысоким на всем высотном профиле.

Немногочисленные склерофилы и кампофилы, которые представлены не более 10 видами в каждом высотном поясе, тяготеют к высокогорью. Доминирующие по численности и видовому богатству дендрофилы относительно равномерно представлены на всем высотном профиле (от 27 до 43 видов), кроме верхнего пояса бассейна реки Шахе, где отмечено всего 6 видов. Лимнофилы встречаются единично во всех поясах, кроме нижнего пояса бассейна реки Шахе, где учтено 4 вида.

Во всех высотных поясах района исследований преобладают оседлые виды птиц; несколько ниже видовое богатство дальних мигрантов, еще ниже – ближних. С увеличением высоты над уровнем моря видовое богатство всех этих групп птиц в среднем немного снижается, причем несколько сильнее – дальних мигрантов и слабее – других двух групп.

Доля специфических видов особенно высока (до 25-44%) в сообществах птиц альпийского пояса и, как исключение, в пойменных лесах бассейна реки Шахе. Специфичность отдельных орнитоценозов лесного пояса (дубовых, буковых, буково-пихтовых лесов) не превышает 11%.

## ЛИТЕРАТУРА:

- Гаврилов В.М., 2008. Экологические и функциональные предпосылки освоения птицами умеренных и высоких широт Евразии // Орнитология. Вып. 35. С. 6–12.
- Перезов А.Г., 2008. Высотные изменения некоторых характеристик летнего населения птиц на Западном Кавказе // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 18. Майкоп. С. 232–245.
- Перезов А.Г., 2009. Гнездовая орнитофауна бассейна р. Шахе (Западный Кавказ) // Животный мир горных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 401–405.
- Перезов А.Г., 2010. Гнездовое население птиц бассейна Малой Лабы и Фарса (Северо-Западный Кавказ) // Кавказский орнитологический вестник. Вып. 22. Ставрополь. С. 128–138.
- Равкин Ю.С., 1967. Структурные особенности населения птиц северо-восточного Алтая // Орнитология. Вып. 8. С. 175–191.
- Able K.P., Noon B.R., 1976. Avian community structure along elevational gradients in the northeastern United States // *Oecologia*. Vol. 2. P. 275–294.
- Klosius H., 2008. Species richness and composition of birdassemblages along an elevational gradient in the Eastern Alps (National Park Gesause, Austria). Diplomarbeit. Wien: Universitdt Wien. 44 p.
- McCain C.M., 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be “higher” in the tropics // *Ecology letters*. Vol. 12 (6). P. 550–560.
- Morse D., 1971. The foraging of warblers isolated on small islands // *Ecology*. Vol. 52. P. 216–228.
- Pianka E.R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // *American Naturalist*. Vol. 100. P. 33–46.
- Terborgh J., 1971. Distribution on environmental gradients; theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru // *Ecology*. 52 (1). P. 23–40.
- 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*. Vol. 56 (3). P. 562–576.