

## Состояние популяций фоновых видов птиц в низкогорных лесах Северного Алтая и различия в состоянии орнитофаун Алтая и Прибайкалья

С. Е. ЧЕРЕНКОВ

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: cherenkov.s@yandex.ru*

Статья поступила 15.12.2019

После доработки 18.02.2020

Принята к печати 20.02.2020

### АННОТАЦИЯ

В низкогорных сосново-березовых лесах на постоянном маршруте (2,8 км) в 2016 и 2017 гг. с апреля по июль регулярно картировали птиц. Для каждого вида птиц оценивали гнездовую плотность, средний размер гнездовой территории и составляли растровые карты пространственного размещения (КПР) с масштабом растровой сетки 50 × 50 м. Сравнивая между собой КПР птиц одного вида, полученные на одной пробной площади (28 га) в разные годы, оценивали степень пространственной консервативности (СПК) популяции методом ранговой корреляции – Гамма. Статистическая зависимость СПК популяции и площади местообитания была показана ранее [Черенков, 2017]. Пространственное размещение особей в разные годы тем более независимо (случайно), чем больше площадь местообитания популяции в границах пробной площади. Для 15 видов получены достоверные ( $p < 0,05$ ) оценки СПК и определены площадь и насыщенность местообитания. Состояние вида оценивали по степени насыщенности местообитания. Средние оценки насыщенности близки у перелетных (49 %) и неперелетных (45 %) видов. Перелетные виды Алтая, зимующие на юго-востоке Азии, статистически не различались по насыщенности от видов, зимующих на юге Европы и севере Африки. При сравнении орнитофаун низкогорных лесов Алтая и Прибайкалья выявлены принципиальные различия. На Алтае количество фоновых гнездящихся перелетных видов почти в 2 раза больше, их средняя гнездовая плотность выше в 4 раза, а средняя степень насыщенности местообитаний выше в 2 раза, чем у птиц Прибайкалья. Межрегиональные различия в степени насыщенности местообитаний указывают на то, что большинство популяций перелетных видов Прибайкалья подвержены двукратному давлению факторов, ограничивающих рост численности, по сравнению с популяциями Алтая. Значимых различий в состоянии популяций неперелетных видов не выявлено. Близкие по значению показатели насыщенности местообитаний у неперелетных видов Алтая и Прибайкалья позволяют предположить, что суммарное влияние факторов, ограничивающих рост численности, сходно в обоих регионах. Близость показателей насыщенности местообитаний и гнездовой плотности перелетных и неперелетных видов Алтая показывает, что ни одна из стратегий переживания неблагоприятных условий не дает очевидных преимуществ. Различия в степени насыщенности местообитаний у перелетных видов Алтая и Прибайкалья, по-видимому, обусловлены разным уровнем смертности птиц на местах зимовки и/или на путях пролета.

**Ключевые слова:** горы Южной Сибири, Северный Алтай, низкогорные сосново-березовые леса, Прибайкалье, темнохвойная тайга, гнездящиеся лесные птицы (Passeriformes, Piciformes), гнездовая плотность, площадь местообитаний, насыщенность местообитаний, максимальная плотность, емкость среды обитания.

Гнездовая плотность (численность) – один из важнейших показателей, отражающих благополучие популяции птиц. Долговременные стационарные наблюдения за динамикой численности популяции позволяют выявить тенденцию (тренд) изменения численности и в ряде случаев установить причинные связи с факторами, инициировавшими эти изменения [Бурский, 2007; Соколов, 2007; Паевский, 2008]. Подобные подходы, традиционно применяющиеся для оценки состояния популяций, весьма трудоемки и требуют длительного времени для сбора первичных данных, что ограничивает возможность проведения исследований на большой площади, а локальность полученных оценок снижает их прогностическую ценность.

Разработка и тестирование подходов, позволяющих более оперативно оценивать состояние локальных популяций и орнитологических сообществ, опираясь на качественные первичные данные и короткие временные ряды наблюдений, представляются одной из важных задач. Актуальность поставленной задачи возрастает в условиях постоянного роста антропогенной нагрузки и масштабной деградации местообитаний птиц на местах как гнездования, так и зимовки и путей пролета.

**Место проведения работ.** Согласно географическому районированию Алтайской горной области район исследований входит в состав Северо-Алтайской провинции [Самойлова, 1982]. По ландшафтной классификации леса, в которых проводили исследования, относятся к низкогорным светлохвойно-мелколиственным [Цыбулин, 1999]. В Шебалинском районе (Республика Алтай) в нижнем течении р. Семы на правом борту долины летом 2015 г. заложен учетный маршрут – профиль (рис. 1), общей протяженностью 2800 м и с максимальным перепадом высот 271 м. На всем протяжении маршрута размечены и пронумерованы через каждые 25 м точки (пикеты). У каждого пикета выполнены геоботанические описания и фотосъемка. Для каждого четного номера профиля через 50 м с помощью GPS-навигатора определены географические координаты и высота над уровнем моря. Координаты западной точки профиля (№ 0):  $51^{\circ}37,287'$  с. ш.,  $85^{\circ}41,817'$  в. д., относительная высота 470 м; координаты точки “перегиба” профиля (№ 70):  $51^{\circ}36,698'$  с. ш.,  $85^{\circ}42,897'$  в. д., высота 621 м; координаты восточной точки профиля (№ 112) на берегу р. Семы:  $51^{\circ}37,165'$  с. ш.,  $85^{\circ}43,342'$  в. д., относительная высота 364 м.

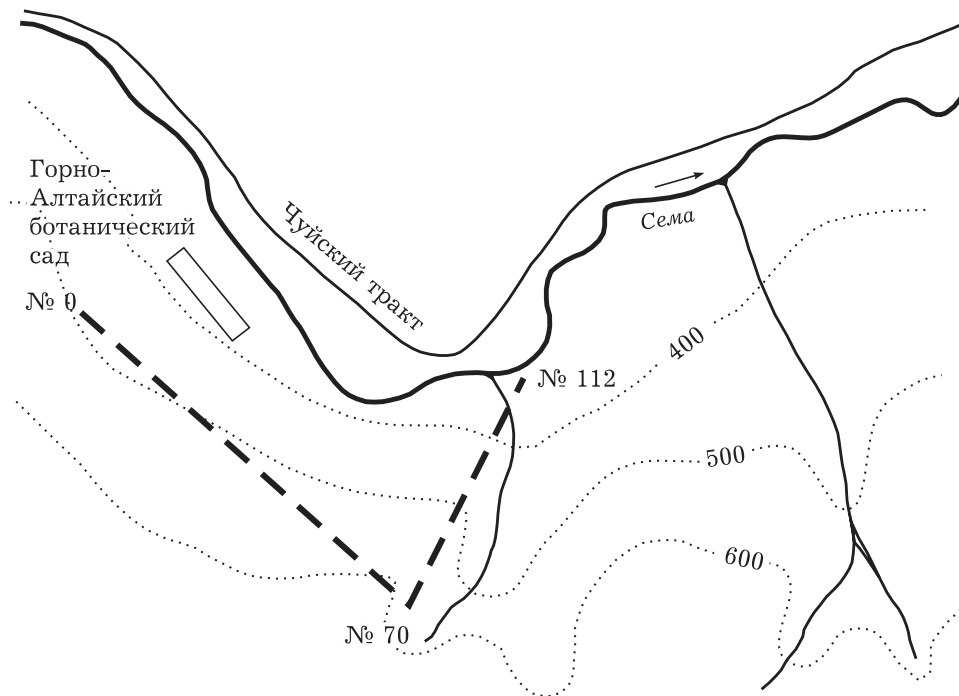


Рис. 1. Схема расположения учетного маршрута (профиля)

**Краткая характеристика растительности.** Профиль пересекает типичные для долины р. Катунь и низовьев р. Семь низкогорные сосново-березовые и березово-сосновые леса. Эти леса можно отнести к условно коренным сообществам, сохранившимся в относительно нетронутым виде в течение последних ста лет [Ермаков, 1988]. Леса занимают как низкие и пологие пойменную и надпойменную террасы, так и борт долины с крутизной склона от 5 до 30–40°. Флористическое богатство и своеобразие лесов во многом определяются горными лесными черноземовидными почвами [Шоба и др., 2011].

Пологообразующие породы – сосна (*Pinus sylvestris* L.) и береза (*Betula pubescens* Ehrh.). Сосна всегда занимает первый ярус. Береза, как правило, представлена во втором ярусе, но нередко входит и в состав первого. В целом для профиля долевое участие березы в древостое возрастает вверх по склону, а доля сосны – падает. Осина (*Populus tremula* L.) встречается эпизодически, лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.) – единично. Средняя высота древостоя первого яруса 24 м, максимальная 30 м. Средняя сомкнутость крон древостоя 1-го и 2-го ярусов 5 баллов (по 10-балльной шкале). Средний диаметр сосны на уровне груди около 40 см. Возраст старых сосен, определенный по спилам, 90–100 лет. Разновозрастные следы выборочных рубок и низовых гарей встречаются по всему массиву.

Третий древесный ярус сильно разрежен, выражен лишь на низинных участках склона и в складках рельефа и представлен козьей ивой (*Salix caprea* L.), черемухой (*Padus avium* Mill.) и рябиной (*Sorbus sibirica* Hedl.).

Подрост сосны практически отсутствует, березы и осины – малочислен.

Кустарниковый ярус в нижней и средней частях склона представлен калиной (*Viburnum opulus* L.), бузиной (*Sambucus sibirica* Nakai), спиреей (*Spiraea trilobata* L.), боярышником (*Crataegus sanguinea* Pall.); в верхней части склона на скальных участках – рододендронном (*Rhododendron ledebourii* Pojark.) и караганой (*Caragana arborescens* Lam.). Лишь спирея образует сомкнутые заросли на относительно больших (около 0,5 га) площадях.

Травянистый ярус развит на низких и выложенных участках склона; здесь к концу

июня высота травостоя достигает 1,5 м и более при 100%-й сомкнутости. На участках с большой крутизной склона, изобилующих каменистыми россыпями и скальными обнажениями, травостой разрежен. Более полное описание приведено в статье [Черенков, 2019а].

**Методика учета.** Учеты проводили на постоянном маршруте (см. рис. 1), размеченном и пронумерованном с регулярным шагом 25 м. Птиц учитывали методом картирования [Tomialojc, 1980; Приедниекс и др., 1986]. Для картирования использовали планшет, горизонтально закрепленный на штативе. На планшете крепили ленту из миллиметровой бумаги с нанесенными на ней номерами точек профиля. Во время учета птиц, обнаруженных визуально и по голосу, картировали в течение 5 мин с фиксированных точек (пикетов), расположенных на маршруте через 50 м. Для каждой птицы, обнаруженной в радиусе 100 м, отмечали: вид, пол (когда возможно), возраст (взрослая, молодая), координаты ( $x$ ,  $y$ ), поведение (поет, позывка, с кормом, со стройматериалом и др.). Дополнительно фиксировали координаты перемещения особей и координаты всех одновременно поющих самцов. Впоследствии всю информацию занесли в базу данных.

Учеты начинали в первый час после восхода солнца. За одно утро учет проводили только на одной половине маршрута (около 1,5 км), а в ближайший погожий день – на второй. Два неполных учета объединяли в один – полный. При следующем картировании птиц направление маршрута меняли на противоположное. Интервалы между полными учетами, как правило, составляли 4–6 дней. При сильном ветре, в снегопад и дождь учеты не проводили. В 2016 г. с 10 апреля по 27 июня и в 2017 г. с 11 апреля по 25 июня проведено по 15 полных учетов картирования.

**Оценка гнездовой плотности.** По данным учетов картирования для каждого вида птиц составляли видовые карты [Приедниекс и др., 1986] и определяли оптимальную полосу обнаружения. Гнездовую плотность оценивали по количеству гнездовых территорий, выявленных на оптимальной полосе обнаружения вида на всем протяжении учетного маршрута в каждый гнездовой сезон. Гнездовые территории, лишь частично вошедшие в полосу

обнаружения, оценивали в долях от средней площади гнездовой территории вида. Так, две территории, наполовину вошедшие в полосу обнаружения, расценивали как одну целую. Полученные значения локальной плотности пересчитывали на 100 га (1 км<sup>2</sup>). Полная информация об объеме выборок, гнездовой плотности и фенологии видов опубликованы ранее [Черенков, 2019а].

**Оценка средней площади гнездовой территории.** Все регистрации, отнесенные к одной или (в случае близкого соседства) нескольким гнездовым территориям, объединяли на карте контурами и определяли площадь и количество зарегистрированных на ней территориальных самцов, после чего вычисляли среднюю площадь гнездовой территории вида. Такой подход не учитывает возможное перекрывание территорий, и их реальная площадь может быть больше, однако в контексте данной работы площадь перекрывания не имеет принципиального значения.

**Карты пространственного размещения (КПР).** С помощью базы данных, аккумулирующей всю информацию о птицах, зарегистрированных во время учетов, генерировали растровые КПР для каждого вида. Масштаб сетки растровых карт 50 × 50 м. В каждом растровом квадрате карты отмечали суммарное число регистраций вида за один гнездовой сезон 2016 или 2017 г. В квадратах, где вид не отмечен, ставили “0”. Каждая карта отображала пространственное размещение вида на площади 28 га (50 м слева и справа от маршрута, при длине маршрута 2800 м). В пределах этой площади надежно регистрировали все виды птиц.

**Оценка степени пространственной консервативности (СПК) и площади местообитания.** Для расчета показателя СПК две КПР, отображающие пространственное размещение одного вида в разные годы (2016 и 2017), сравнивали между собой непараметрическим методом ранговой корреляции – Gamma. Достоверные ( $p < 0,05$ ) оценки корреляции рассматривали как показатель СПК вида.

Ранее показано, что в период гнездования площадь местообитания популяции находится в обратной линейной зависимости от показателя СПК. Под площадью местообитания понимаем область, потенциально пригодную для гнездования (размещения гнездовых террито-

рий) особей одного вида. Площадь местообитания каждого вида птицы определяли по уравнению:  $117 - 103,5 \text{ СПК}$  [Черенков, 2017]. Чем меньше площадь местообитания в границах пробной площади, тем более определено или предсказуемо пространственное положение особей популяции в разные годы и тем ближе показатель СПК к единице. Предложенная логика согласуется с базовыми представлениями теории информации о свойствах энтропии как меры неопределенности состояния физических систем [Вентцель, 1999]. Показатель СПК можно рассматривать как меру упорядоченности или предсказуемости пространственной организации популяции, т. е. как меру, обратную энтропии.

Русские и латинские названия видов приведены по Е. А. Коблику, Я. А. Редькину и др. [Коблик и др., 2006]. При подготовке и анализе данных использовали программы Access 2002, Excel 2002 и Statistica 8.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Состояние локальных популяций птиц Алтая.** Суммарное воздействие факторов на популяцию оценивали по соотношению максимальной и реальной гнездовой плотности. Под суммарным воздействием понимаем результирующее влияние всех факторов (абиотических, биотических, антропогенных) на гнездовую плотность популяции, оказываемое на всех этапах жизни: гнездования, кочевки, пролета, зимовки и пр. Разница между максимальной и реальной плотностью популяции (или разница между общей площадью местообитания, потенциально пригодной для вида, и площадью, реально занятой видом) характеризует суммарное отрицательное давление факторов среды на популяцию [Одум, 1975].

Попарно сравнивая между собой КПР птиц одного вида, полученные на одной пробной площади (28 га) в разные годы, оценивали СПК популяции. Статистически достоверные ( $p < 0,05$ ) оценки СПК получены для 15 из 25 проанализированных видов птиц. Для каждого из 15 видов оценивали ежегодную и среднюю межгодовую плотность гнездования ( $A$ ), среднюю площадь индивидуальной гнездовой территории ( $B$ ) и рассчитывали: площадь, занятую гнездовыми территориями локальной популяцией,  $D = A \cdot B$ ; площадь местообитаний популяции  $E = 117 - 103,5 \cdot \text{СПК}$ ;

насыщенность местообитаний (%)  $F = D100/E$ ;  
максимальную гнездовую плотность популя-

ции или емкость среды обитания в границах  
пробной площади  $G = E/B$  (таблица).

**Показатели состояния локальных популяций**

Год	Гнездовая плотность по годам и средняя (гнездовых территорий на 100 га)	Средняя площадь гнездовой территории, га	Степень пространственной консервативности популяции – СПК (коэфф. корреляции – Gamma)	Площадь, занятая популяцией, га, %	Площадь местообитаний, пригодная для популяции, га, %	Насыщенность местообитаний, %	Максимально возможная гнездовая плотность (гнездовых территорий на 100 га)
1	2	3	4	5	6	7	8
1. Обыкновенная чечевица, <i>Carpodacus erythrinus</i> Pallas							
2016	29,5	1,5	0,18	44	98	45	65,6
2017	32,1	1,5	0,18	48	98	49	65,6
2016 и 2017	30,8	1,5	0,18	46	98	47	65,6
2. Ополоник (длиннохвостая синица), <i>Aegithalos caudatus</i> Linnaeus							
2016	7,1	3	0,23	21	93	23	31,1
2017	13,4	3	0,23	40	93	43	31,1
2016 и 2017	10,3	3	0,23	31	93	33	31,1
3. Зяблик, <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus							
2016	46,4	1,6	0,24	74	92	81	57,6
2017	45,5	1,6	0,24	73	92	79	57,6
2016 и 2017	46	1,6	0,24	74	92	80	57,6
4. Серая мухоловка, <i>Muscicapa striata</i> Pallas							
2016	28,6	1	0,25	29	91	31	91,1
2017	41,1	1	0,25	41	91	45	91,1
2016 и 2017	34,9	1	0,25	35	91	38	91,1
5. Обыкновенный снегирь, <i>Pyrrhula pyrrhula</i> Linnaeus							
2016	23,8	2,2	0,26	52	90	58	41,0
2017	16,7	2,2	0,26	37	90	41	41,0
2016 и 2017	20,3	2,2	0,26	45	90	50	41,0
6. Певчий дрозд, <i>Turdus philomelos</i> C. L. Brehm							
2016	21,4	1,5	0,27	32	89	36	59,4
2017	19,6	1,5	0,27	29	89	33	59,4
2016 и 2017	20,5	1,5	0,27	31	89	35	59,4
7. Большая синица, <i>Parus major</i> Linnaeus							
2016	9,8	1,8	0,3	17	86	20	49,1
2017	8	1,8	0,3	14	86	16	49,1
2016 и 2017	8,9	1,8	0,3	16	86	18	49,1
8. Московка, <i>Parus ater</i> Linnaeus							
2016	38,4	1,8	0,32	67	84	80	47,9
2017	37,5	1,8	0,32	66	84	78	47,9
2016 и 2017	38	1,8	0,32	67	84	79	47,9

1	2	3	4	5	6	7	8
9. Садовая камышевка, <i>Acrocephalus dumetorum</i> Blyth							
2016	30,4	1	0,39	30	77	40	76,6
2017	35,7	1	0,39	36	77	47	76,6
2016 и 2017	33,1	1	0,39	33	77	43	76,6
10. Соловей-красношейка, <i>Luscinia calliope</i> Pallas							
2016	17	1,5	0,41	26	75	34	49,7
2017	17,9	1,5	0,41	27	75	36	49,7
2016 и 2017	17,5	1,5	0,41	26	75	35	49,7
11. Славка-мельничек, <i>Sylvia curruca</i> Linnaeus							
2016	10,7	1,5	0,42	16	74	22	49,0
2017	16,1	1,5	0,42	24	74	33	49,0
2016 и 2017	13,4	1,5	0,42	20	74	27	49,0
12. Лесной конёк, <i>Anthus trivialis</i> Linnaeus							
2016	16,1	2,5	0,48	40	67	60	26,9
2017	19,7	2,5	0,48	49	67	73	26,9
2016 и 2017	17,9	2,5	0,48	45	67	66	26,9
13. Мухоловка-пеструшка, <i>Ficedula hypoleuca</i> Pallas							
2016	8,9	1,5	0,79	13	35	38	23,5
2017	6,3	1,5	0,79	9	35	27	23,5
2016 и 2017	7,6	1,5	0,79	11	35	32	23,5
14. Пеночка-зарничка, <i>Phylloscopus inornatus</i> Blyth							
2016	53,6	0,5	0,87	27	27	99	53,9
2017	48,8	0,5	0,87	24	27	91	53,9
2016 и 2017	51,2	0,5	0,87	26	27	95	53,9
15. Синехвостка, <i>Tarsiger cyanurus</i> Pallas							
2016	3,6	2,5	0,98	9	16	58	6,2
2017	1,8	2,5	0,98	5	16	29	6,2
2016 и 2017	2,7	2,5	0,98	7	16	43	6,2

Отображение результатов на рис. 2 упрощает визуальную оценку состояний популяций и показывает различия в площади местообитаний и их насыщенность у разных видов птиц в границах пробной площади.

Оценив состояние локальных популяций сосново-березовых лесов Алтая по степени насыщенности местообитаний (см. таблицу), можно констатировать, что из 15 проанализированных видов только 3 – пеночка-зарничка, зяблик и москковка – реализуют условия среды обитания близко к 100 %. Для этих видов отмечена высокая стабильность показателей гнез-

довой плотности в различные годы [Черенков, 2019a]. Состояние популяций этих видов в пределах исследованного градиента среды можно оценить как оптимальное. Низкий уровень насыщенности местообитаний отмечен у мухоловки-пеструшки, большой синицы и славки-мельничка. Насыщенность остальных видов можно охарактеризовать как среднюю.

Подробнее остановимся на видах с минимальными показателями насыщенности местообитаний.

Мухоловка-пеструшка – перелетный вид, расширяющий границы гнездового ареала,

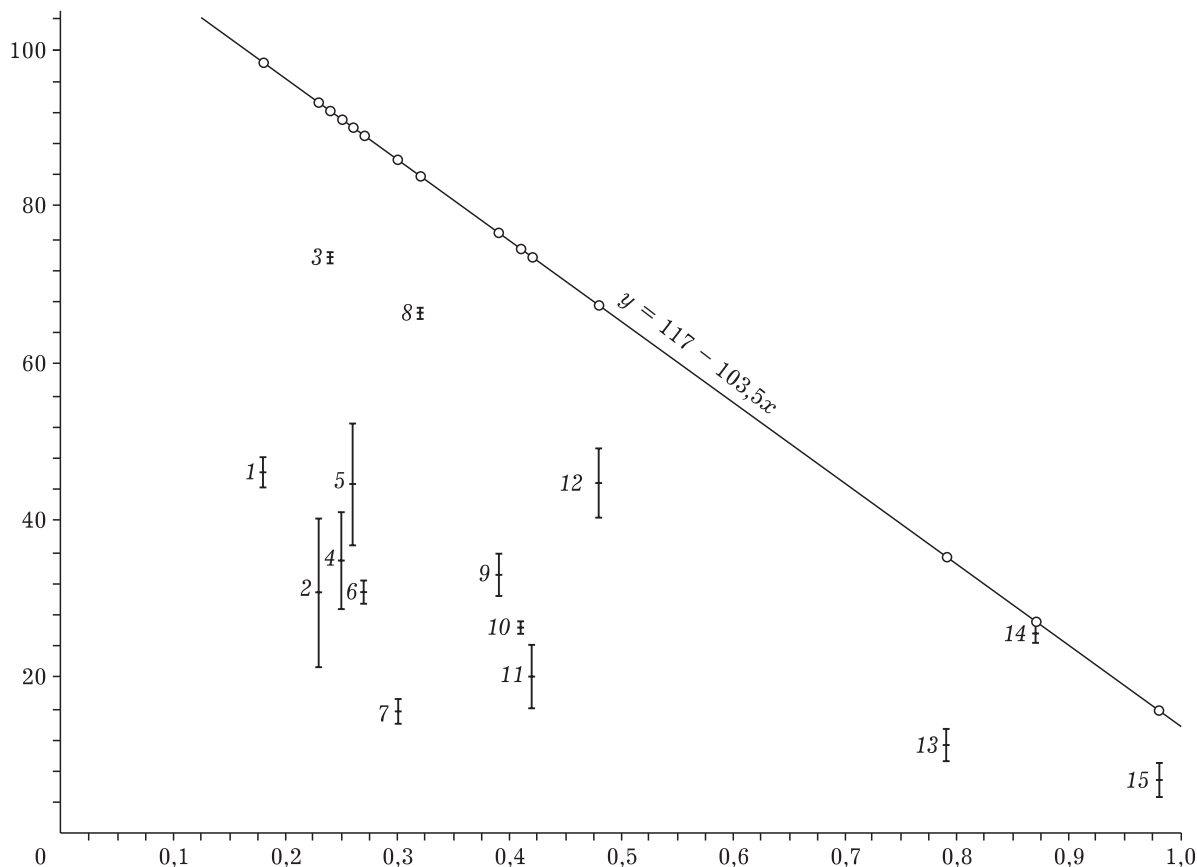


Рис. 2. Максимальная и занятая в 2016–2017 гг. площадь местообитания 15 видов птиц. Ось  $y$  (% га) – при соответствующих значениях СПК, ось  $x$  – коэффициент корреляции – Gamma. Максимальная площадь местообитаний определена по модели  $y = 117 - 103,5x$ .

1 – *Carpodacus erythrinus*; 2 – *Aegithalos caudatus*; 3 – *Fringilla coelebs*; 4 – *Muscicapa striata*; 5 – *Pyrrhula pyrrhula*; 6 – *Turdus philomelos*; 7 – *Parus major*; 8 – *Parus ater*; 9 – *Acrocephalus dumetorum*; 10 – *Luscinia calliope*; 11 – *Sylvia curruca*; 12 – *Anthus trivialis*; 13 – *Ficedula hypoleuca*; 14 – *Phylloscopus inornatus*; 15 – *Tarsiger cyanurus*

в том числе и в юго-восточном, и восточном направлении [Баранов, 2012]. В прошлом столетии, по данным П. П. Сушкина [1938], ближайшее место регистрации вида было в Барнаульском округе. В 1980–1983 гг. вид не был отмечен на Северном Алтае при проведении масштабных орнитологических исследований [Цыбулин, 1999]. По всей вероятности, относительно низкая степень насыщенности местообитаний пеструшки на Северном Алтае отражает начальную стадию экспансии.

Большая синица южно-таежной зоны Западной Сибири – оседлый вид, переживающий зиму только в окрестных населенных пунктах. Концентрация вида в поселках Алтая в зимний период отмечена С. М. Цыбулиным [1999]. От успешности зимовки во многом зависит обилие вида в гнездовой период [Гашков, 2007]. По данным С. М. Цыбулина, обилие

вида в низкогорьях Северного Алтая в первой половине лета (1980–1983 гг.) составляла в крупных поселках 25, в лиственнично-березовых лесах – 20, в пойменных сосново-березовых лесах – 18, в осиново-березовых и сосново-березовых лесах на водоразделах – 13 и 9 особей/км<sup>2</sup> соответственно. Предпочтение в качестве гнездовых станций поселений человека и лесных пойм и низкое обилие вида на водоразделах в лесах таежного типа отмечены от средней тайги до лесостепи [Равкин, Равкин, 2005]. По-видимому, низкая насыщенность видом сосново-березовых лесов обусловлена высокой смертностью птиц в осенне-зимний период, а возможно, и низким качеством местообитаний. Учитывая вероятность межвидовой конкуренции [Хохлова, 2014; Samplonius, Both, 2019], можно предполагать, что низкая насыщенность ле-

сов большой синицей способствует их заселению мухоловкой-пеструшкой.

Славка-мельничек – перелетный вид. Высокая неоднородность распределения вида в границах гнездового ареала отмечена В. А. Паевским [2008]. Как в европейской, так и азиатской части ареала на разных широтах гнездовая плотность в наиболее предпочитаемых видом биотопах варьировала: от 100–150 [Рогачева, 1988; Tomiałojć, Stawarczyk, 2003; Паевский, 2010б], до 10–20 особей/км<sup>2</sup> и менее [Приедниекс и др., 1989; Шутов, 1990; Зимин и др., 1993]. По мнению В. А. Паевского, распределение вида не соответствует классической схеме “уменьшения плотности от центра к периферии ареала” и нуждается в более тщательном исследовании. По данным С. М. Цыбулина [1999], обилие вида в низкогорьях Северного Алтая в 80-х годах прошлого века было относительно низким во всех типах лесных и лесостепных местообитаний и не превышало 13 особей/км<sup>2</sup>, в сосново-березовых лесах – 11 особей/км<sup>2</sup>. На основании полученных данных (см. таблицу) можно констатировать, что низкая гнездовая плотность популяции славки-мельничка в сосново-березовых лесах не лимитирована площадью местообитаний, реальная плотность популяции в 3–4 раза ниже максимально возможной. Для установления причин, определяющих низкую насыщенность местообитаний, необходимы исследования по демографии вида.

Получив представление о степени насыщенности местообитаний 15 видов (см. таблицу), сравним по этому показателю группы перелетных и неперелетных птиц Алтая. Средняя насыщенность в группе неперелетных видов (ополовник, обыкновенный снегирь, большая синица и московка) 45 %, в группе перелетных видов (прочие виды, см. таблицу) – 49 %. Достоверных различий по степени насыщенности местообитаний между группами неперелетных и перелетных птиц не выявлено.

Перелетные виды Алтая, зимующие на юге-востоке Азии, – обыкновенная чечевица, садовая камышевка, соловей-красношейка, пеночка-зарничка и синехвостка – статистически не отличаются по средней и дисперсии показателей насыщенности местообитаний от видов, зимующих в Северной Африке и на юге Европы, – зяблик, серая мухолов-

ка, певчий дрозд, славка-мельничек, лесной конек, мухоловка-пеструшка.

**Сравнительный анализ состояния популяций птиц Алтая и Прибайкалья.** Полученные ранее оценки насыщенности местообитаний для видов, обитающих в темнохвойных лесах Прибайкалья [Черенков, 2019б], сравнили с оценками насыщенности птиц Алтая (рис. 3). Выявлены существенные различия ( $p = 0,07$ ;  $t = 1,96$ ) по степени насыщенности местообитаний между группами перелетных птиц. (Для Прибайкалья показатели насыщенности определены для четырех перелетных видов: синехвостка *Tarsiger cyanurus* Pallas; соловей-свистун *Luscinia sibilans* Swinhoe; корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus* Pallas; восточная малая мухоловка *Ficedula (parva) albicilla* Pallas.) Средняя насыщенность местообитаний для перелетных птиц Алтая составила 49 % ( $n = 11$ ), а для перелетных птиц Прибайкалья – 27 % ( $n = 4$ ). Статистически значимых различий по степени насыщенности местообитаний между группами неперелетных птиц Алтая и Прибайкалья не выявлено (см. рис. 3). В среднем для группы неперелетных видов показатели насыщенности составляли соответственно 45 % ( $n = 4$ ) и 57 % ( $n = 5$ ). (Для Прибайкалья показатели насыщенности местообитаний определены для пяти неперелетных видов: московка, поползень *Sitta europaea* Linnaeus, большой пестрый дятел *Dendrocopos major* Linnaeus,

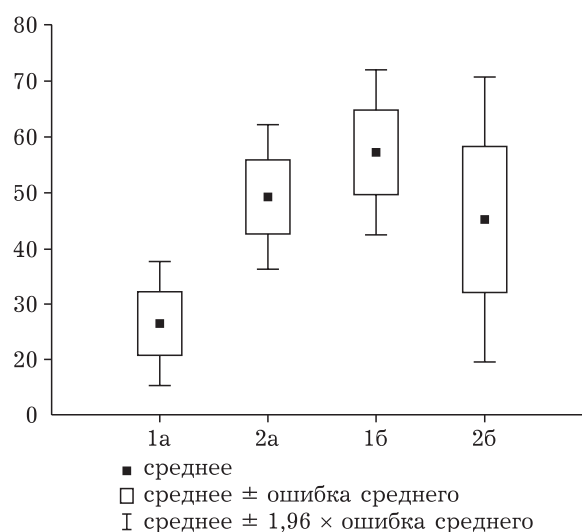


Рис. 3. Насыщенность местообитаний (%) фоновыми видами Прибайкалья (1) и Северного Алтая (2): а – перелетные; б – неперелетные



пищуха *Certhia familiaris* Linnaeus, желтоголовый королек *Regulus regulus* Linnaeus).

Различия в насыщенности местообитаний для перелетных видов Алтая и Прибайкалья (см. рис. 3) существенны и близки к порогу достоверности. Однако эти различия показаны для ограниченных и несимметричных наборов видов, и остается неясным, отражают ли эти выборки состояние двух орнитофаун. Если влияние факторов, ограничивающих численность видов, не избирательно, а носит массовый характер, то можно ожидать, что гнездовая плотность у большинства перелетных видов Прибайкалья будет ниже, чем у перелетных видов Алтая. Сравнение показателей гнездовой плотности относительно полных наборов видов (воробьиные и дятлообразные) Алтая и Прибайкалья подтвердило наличие принципиальных различий между фаунами. По данным учетов картирования [Черенков, 2018, 2019а] в гнездовой период на постоянных маршрутах зарегистрировано в сосново-березовых лесах Алтая 24 перелетных и 14 неперелетных видов при средней гнездовой плотности 16,1 и 12 территорий на квадратный километр, а в темновойных лесах Прибайкалья – 14 перелетных и 13 неперелетных видов при средней гнездовой плотности 4 и 13 территорий на квадратный километр соответственно. Статистические различия показателей гнездовой плотности между группами перелетных видов Алтая и Прибайкалья (рис. 4) высоки и достоверны ( $p \geq 0,01$ ) как

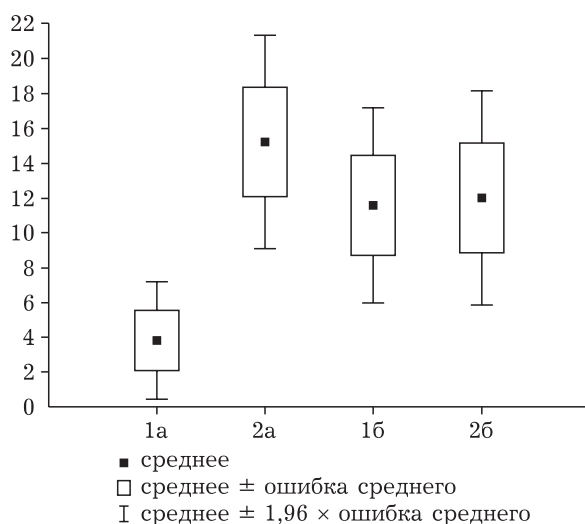


Рис. 4. Гнездовая плотность (территорий на км<sup>2</sup>) фоновых видов Прибайкалья (1) и Северного Алтая (2): а – перелетные; б – неперелетные

по средним значениям ( $t = 2,6$ ), так и по дисперсии ( $F = 5,6$ ). Значимых различий гнездовой плотности между группами неперелетных и перелетных видов Алтая и неперелетных видов Прибайкалья не выявлено.

## ОБСУЖДЕНИЕ

По литературным данным спад численности у перелетных видов и относительно стабильная численность у оседлых и кочующих видов птиц Прибайкалья прослеживается с конца XX – начала XXI в. По данным регулярных учетов (1984–2007 гг.) численности птиц Баргузинского хребта показана выраженная тенденция снижения обилия у дальних мигрантов и слабо выраженная или невыраженная у ближних мигрантов и оседлых видов [Ананин, 2011]. В дельте р. Селенги отмечено снижение обилия как у пролетных, так и у гнездящихся перелетных видов, зимовки которых расположены в Юго-Восточной Азии [Фефелов и др., 2001]. (Близкая динамика показана на многолетних (1978–1993 гг.) рядах данных гнездовой плотности воробьиных птиц Центральной Сибири: для 15 оседлых или кочующих видов отмечен рост; для 8 перелетных видов, зимующих на юге Европы, – относительная стабильность; снижение гнездовой плотности отмечено для 15 видов, зимующих в Северной Африке, и для 29 перелетных видов, зимующих в Южной и Юго-Восточной Азии [Бурский, 2007].)

Многолетние ряды, отражающие динамику численности птиц на территории Алтая, по-видимому, отсутствуют. На Северо-Восточном Алтае гнездовое обилие птиц оценено в основных типах местообитаний в начале 1960-х [Равкин, 1973] и в конце 1990-х годов [Торопов, Граждан, 2010]. За 40-летний период в местообитаниях, где не произошло существенной трансформации растительного покрова в результате сукцессии или антропогенного воздействия, не выявлено “никаких направленных изменений” в составе населения птиц [Граждан и др., 2000; Торопов, Граждан, 2010]. На Северном Алтае масштабные исследования орнитофауны проводили в начале 1980-х годов [Цыбулин, 1999]. В 2016–2017 гг. в низкогорных сосново-березовых лесах повторно оценена гнездовая плотность птиц и показано, что за 35-летний пе-

риод качественный и количественный состав птиц в этих лесах практически не изменился. Увеличилась лишь гнездовая плотность соловья-красношейки, обыкновенного снегиря и обыкновенного дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes* Linnaeus) [Черенков, 2019а].

Результаты настоящей работы (см. рис. 3 и 4) позволяют выделить следующие специфические особенности, характерные для фоновых видов двух регионов:

а) отсутствие существенных расхождений в показателях насыщенности местообитаний и гнездовой плотности для перелетных видов Алтая и Прибайкалья указывает на то, что суммарное давление факторов, ограничивающих численность популяции, сходно или близко в обоих регионах, т. е. условия на местах гнездования принципиально не различаются для птиц, гнездящихся в этих регионах;

б) близость показателей насыщенности местообитаний и гнездовой плотности перелетных и неперелетных видов Алтая показывает, что ни одна из стратегий переживания неблагоприятных условий не дает существенных преимуществ;

в) значительные различия в насыщенности местообитаний перелетными видами Алтая и Прибайкалья говорят о наличии двукратно преобладающем давлении факторов, ограничивающих численность перелетных птиц Прибайкалья.

Литературные и оригинальные данные, по-видимому, отражают две тенденции: 1) относительную стабильную и высокую гнездовую плотность и степень насыщенности местообитаний для перелетных видов Алтая и Прибайкалья и для перелетных видов Алтая; 2) отрицательную динамику численности или относительно низкую плотность и степень насыщенности местообитаний перелетных видов Прибайкалья. Эти тенденции позволяют предположить, что популяции фоновых лесных перелетных птиц Алтая и Прибайкалья зимуют в разных районах или области их зимовок перекрываются незначительно; популяции птиц Прибайкалья в большей степени (в 2 раза!) подвержены риску гибели на путях пролета и/или в районах зимовки, чем популяции Алтая. Отмеченные тенденции прослеживаются не только на видах, зимующих в Юго-Восточной Азии, где смертность птиц особенно высока [Kamr et al., 2015], но и для

видов, зимующих в Южной Европе, Северной Африке и на Ближнем Востоке. Так, певчие дрозды Прибайкалья не только имеют более низкую гнездовую плотность [Черенков, 2018], что вполне ожидаемо для периферической части ареала, но и отличаются особой осторожностью по отношению к человеку. К поющим самцам в Прибайкалье крайне сложно подойти даже на 100 м, в то время как на Алтае к ним легко можно подойти на 15–20 м. Учитывая, что певчий дрозд не является объектом охоты (отлова) на местах гнездования, то наиболее вероятно, что столь различная реакция птиц была сформирована в районах зимовки и/или на путях пролета.

#### ТЕСТИРОВАНИЕ МЕТОДИКИ

Применяя новый подход для оценки площади местообитаний [Черенков, 2017], важно тестировать точность получаемых оценок с помощью независимых методов. В качестве тестового вида выбрана пеночка-зарничка. Площадь местообитания зарнички, рассчитанная по формуле  $117-103,5 \times \text{СПК}$ , оценена в 27 % от общей площади, на которой проводили наблюдения (см. таблицу, рис. 2).

В пределах профиля зарничка ежегодно занимала гнездовые территории в 2016 и 2017 гг. на одной и той же площади [Черенков, 2019а]. На рис. 5 вся пробная площадь представлена 28 квадратами  $100 \times 100$  м. Только в десяти квадратах (36 %) с № 17 по № 26 регулярно отмечали территориальных птиц. Плотность регистраций в квадратах № 20–22 максимальная, что указывает на оптимальные условия среды обитания. Количество регистраций в квадратах № 17–19 и 23–26 ниже, чем в квадратах № 20–22; это позволяет предположить, что не вся площадь в этих квадратах была одинаково пригодна. По соотношению плотности регистраций в занятых видом квадратах можно оценить площадь пригодных для вида местообитаний на 7–8 га, т. е. 25–30 % от всей пробной площади. Эта оценка площади местообитаний локальной популяции очень близка к оценке, ранее предсказанной моделью (см. таблицу и рис. 2).

Чтобы показать, что размещение зарнички детерминировано условиями среды, сравнили карты пространственного размещения вида с картами растительного покрова. Регу-

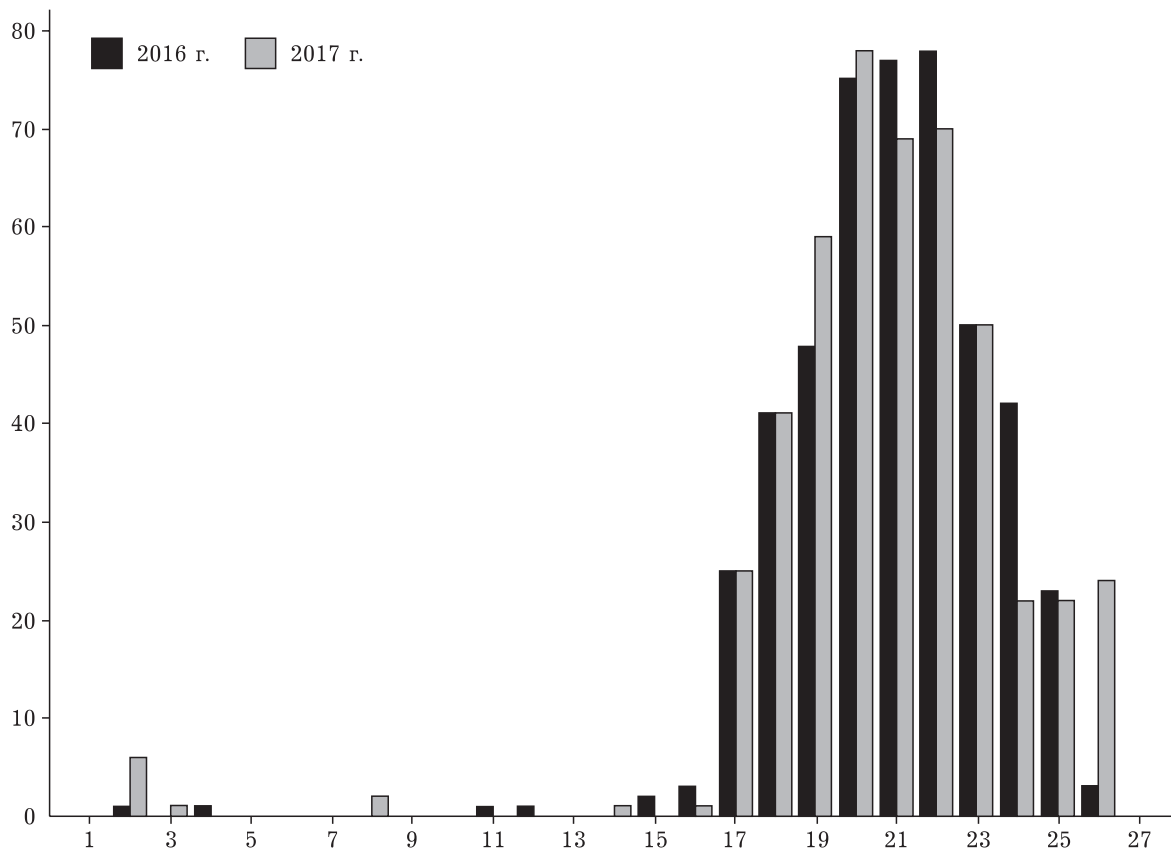


Рис. 5. Суммарное количество регистраций пеночки-зарнички (ось  $y$ ) в учетах картирования 2016 и 2017 гг. в квадратах  $100 \times 100$  м, вдоль учетного маршрута (ось  $x$ )

лярные геоботанические описания были выполнены на площадках  $25 \times 25$  м вдоль осевой линии профиля. Методом множественной регрессии показана высокая достоверная зависимость ( $R = 0,88$ ;  $F = 61,7$ ;  $p < 0,01$ ) пространственного распределения пеночки-зарнички от качественного и количественного состава древесно-кустарникового яруса:

$$Y = -1,64 + 0,74X_1 + 0,7X_2 + 0,37X_3 + 6,34X_4 + 0,01X_5 + 0,02X_6,$$

где  $Y$  – количество регистраций пеночки-зарнички в квадратах растровой карты в гнездовые периоды 2016 и 2017 гг.;  $X_1$  – количество стволов сосны (*P. sylvestris*) в 3-м ярусе древостоя ( $t = 4,18$ );  $X_2$  – количество стволов березы (*B. pubescens*) в 1-м ( $t = 6,66$ ) и  $X_3$  – во 2-м ярусе древостоя ( $t = 3,76$ );  $X_4$  – количество стволов черемухи (*P. avium*) во 2-м ярусе древостоя ( $t = 5,15$ );  $X_5$  и  $X_6$  – количество стволиков рододендрона (*R. ledebourii*) ( $t = 5,21$ ) и караганы (*C. arborescens*) ( $t = 5,33$ ) в подлеске. Для каждой независимой пере-

менной в скобках указаны значения критерия Стьюдента  $t$ .

Регрессионная модель объясняет 77 % ( $R^2 = 0,77$ ) дисперсии пространственного размещения зарнички через независимо измеренные параметры среды обитания: качественно-количественный состав древесно-кустарникового яруса. Высокий уровень детерминации указывает как на сильную связь пространственного размещения пеночки-зарнички с условиями среды, так и на высокий уровень насыщенности местообитаний.

Проведенный тест показывает, что предложенный подход позволяет рассчитывать площадь местообитания птиц по показателям СПК с весьма высокой точностью.

Работа выполнена при поддержке Алтайского филиала Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН “Горно-Алтайского ботанического сада” (АЛТФ ЦСБС СО РАН). Автор выражает глубокую признательность директорам Е. В. Баняеву и А. А. Ачимовой и сотрудникам М. Б. Ямтырову, Л. В. Казанцевой и Т. П. Крупиной, без ор-

ганизационной и дружеской поддержки которых выполнение работы было бы невозможно.

Искренне благодарю моих друзей А. С. Голубцова и А. В. Фильчагова за поддержку и помощь в работе.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ананин А. А. Многолетняя динамика обилия фоновых видов птиц Баргузинского хребта в гнездовой период // Вестн. БГУ. Биология, география. 2011. Вып. 4. С. 93–99.
- Баранов А. А. Птицы Алтае-Саянского экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия. Т. 1. Красноярск: КГПУ, 2012. 464 с.
- Бурский О. В. Опыт многолетнего исследования сообщества птиц // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: материалы Рос. науч. совещ. М., 2007. С. 25–38.
- Вентцель Е. С. Теория вероятностей: учеб. для вузов. 6-е изд., стереотип. М.: Высш. шк., 1999. 576 с.
- Гашков С. И. Биология большой синицы (*Parus major* L.) южной тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2007. 24 с.
- Граждан К. В., Равкин Ю. С., Торопов К. В., Митрофанов О. Б. Многолетние изменения населения птиц Северо-Восточного Алтая // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: материалы Междунар. конф. (Томск, 14–17 марта 2000 г.). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2000. Т. 2. С. 41–43.
- Ермаков Н. Б. Сосновые леса горного Алтая: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / АН СССР. Сиб. отд-ние. Центр. сиб. ботан. сад. Новосибирск, 1988. 201 с.
- Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В., Анненков В. Г., Яковлева М. В. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск, 1993. 219 с.
- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: КМК, 2006. 256 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Паевский В. А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.; СПб. 2008. 235 с.
- Паевский В. А. Популяционные исследования птиц при стационарном многолетнем отлове и мечении // Рус. орнитол. журн. 2010а. Т. 19, экспресс-выпуск № 564. С. 659–670.
- Паевский В. А. Биология размножения, морфометрия и популяционная динамика пяти видов славков рода *Sylvia* на Куршской косе (Восточная Прибалтика) // Рус. орнитол. журн. 2010б. Т. 19, экспресс-выпуск № 602. С. 1783–1799.
- Приедниекс Я., Курессо А., Курлавичюс П. Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике. Рига: Зинатне, 1986. 63 с.
- Приедниекс Я., Страздс М., Страздс А., Петриньш А. Атлас гнездящихся птиц Латвии 1980–1984. Рига: Зинатне, 1989. 352 с.
- Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 374 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии: численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
- Рогачева Э. В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 309 с.
- Самойлова Г. С. Ландшафтная структура физико-географических регионов Горного Алтая // Вопросы географии. 1982. № 121. С. 154–164.
- Соколов Л. В. Глобальное потепление климата и динамика численности пролетных популяций птиц в Европе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: материалы Рос. науч. совещ., г. Москва, ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, 21–22 февраля 2007 г. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 8–24.
- Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей Северо-Западной Монголии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1938. Т. 2. 433 с.
- Торопов К. В., Граждан К. В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2010. 394 с.
- Фефелов И. В., Тупицын И. И., Подковыров В. А., Журавлев В. Е. Птицы дельты Селенги. Иркутск: Вост.-Сиб. издат. компания, 2001. 320 с.
- Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49–65.
- Цыбулин С. М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука, 1999. 518 с.
- Черенков С. Е. Подход к диагностике экологического состояния популяций гнездящихся лесных птиц (Passeriformes, Piciformes) // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 3. С. 231–244. [Cherenkov S. E. An Approach to Evaluating Ecological Status of Populations in Forest-Nesting Birds (Passeriformes and Piciformes) / Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 3. P. 203–214].
- Черенков С. Е. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц темнохвойного леса северного склона хребта Хамар-Дабан // Рус. орнитол. журн. 2018. Т. 27, № 1616. С. 2503–2524.
- Черенков С. Е. Фаунистический состав, фенология и гнездовая плотность птиц низкогорных лесов нижнего течения р. Семы (Республика Горный Алтай) // Рус. орнитол. журн. 2019а. Т. 28, № 1742. С. 1089–1129.
- Черенков С. Е. Состояние популяций фоновых видов птиц темнохвойной тайги Прибайкалья // Сиб. экол. журн. 2019б. Т. 26, № 3. С. 285–292. [Cherenkov S. E. Ecological Status of Populations of the Most Common Bird Species in the Dark-Coniferous Taiga of Baikal // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, N 3. P. 231–237.]
- Шоба С. А., Добровольский Г. В., Алябина И. О., Урусевская И. С., Чернова О. В., Бушнеев А. Н. Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: АСТ, 2011. 632 с.
- Шутов С. В. Плотность гнездования массовых видов воробьиных (Passeriformes) на Приполярном Урале и некоторые закономерности ее пространственного изменения в поймах Южной Субарктики // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 5. С. 93–99.
- Kamp J., Oppel S., Ananin A. A., Durnev Y. A., Gashv S. N., Hölzel N., Mishchenko A. L., Pessa J., Smirenski S. M., Strelnikov E. G., Timonen S., Wolanska K., Chan S. Global population collapse in a supra-abundant migratory bird and illegal trapping in China // Conserv. 2015. Biol. 29. P. 1684–1694.

Samplonius J. M., Both C. Climate Change May Affect Fatal Competition between Two Bird Species // *Cur. Biol.* 2019. Vol. 29. P. 327–331.

Tomialojc L. The combined version of the mapping method – Bird census work and nature conservation. Göttingen, 1980. P. 92–106.

Tomiałojć L., Stawarczyk T. Awifauna Polski. Rozmieszczenie, liczebność i zmiany. T. II. PTPP “pro Natura”. Wrocław, 2003. 870 S.

## Ecological population status of the most common bird species in Northern Altai low-mountain forests and the principal difference in avifauna status in Altai and Baikal regions

S. E. CHERENKOV

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS  
119071, Moscow, Leninskii prosp., 33  
E-mail: cherenkov.s@yandex.ru*

In 2016 and 2017 from April to July the bird individual nesting home ranges were regularly mapped along the permanent census route (2.8 km) in the Altai low-mountain forest dominated by pine and birch. Based on the mapping results, for each bird species the nesting densities and average sizes of the bird individual nesting home range were estimated. Raster maps of spatial allocation (MSA) at the scale of the raster grid of  $50 \times 50$  m were obtained for each species. The degree of spatial conservatism (DSC) for each local population was inferred from the pairwise comparisons of the specific MSAs obtained at the same area (28 hectares) in different years with the use of the Gamma rank correlation method. Dependence of the population habitat area on DSC was demonstrated earlier [Cherenkov, 2017]. The more habitat area is found, the less dependent the individual spatial allocation within a population is observed in the different years. Based on the specific habitat areas, average sizes of the individual nesting home range and nesting densities estimated, the maximum possible nesting density and habitat saturation are calculated for each species. The significant DSC estimates ( $p < 0,05$ ) were obtained for 15 species, their habitat areas and habitat saturation were found. The population status was inferred from the degree of habitat saturation. Average estimates of the degree of habitat saturation were close in migratory and non-migratory species (49 % and 45 %, respectively). The Altai birds wintering in Southeast Asia did not differ in the degree of habitat saturation from those wintering in Southern Europe and North Africa. A comparison of avifauna status of the Altai and Baikal regions revealed the substantial differences. Number of the most common migratory species nesting in Altai is almost twice higher than that nesting in the Baikal region. For these species, in Altai the average nesting density is four times higher and habitat saturation is twice higher than in the Baikal region. The latter difference evidences for the twice more intensive pressure of some factors limiting the population numbers of migratory species in the Baikal region compared to Altai. At the same time, there were no significant differences in ecological population status of the non-migratory species between these regions. Close estimates of the degree of habitat saturation in the non-migratory species in the Altai and Baikal regions support a suggestion that the integrate influence of factors limiting their population numbers is similar in both regions. Close estimates of the degree of habitat saturation and nesting density in the migratory and non-migratory Altai species show that neither of the two strategies of surviving gives a pronounced advantage. Difference between the Altai and Baikal regions in the degree of habitat saturation in the migratory species is seemingly determined by the different mortality levels in the wintering areas and on the routes of migrations.

**Key words:** South Siberian mountains, Northern Altai, low-mountain mixed (*Pinus-Betula*) forests, Baikal Region, dark-coniferous taiga, forest-nesting birds (Passeriformes, Piciformes), nesting density, area of habitats, saturation of habitats, maximum density, carrying capacity of habitat.