

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
«КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. В.П. Астафьева»

А.А. Баранов, А.С. Блинецов

**ПЕТРОФИЛЬНЫЕ ПТИЦЫ
ЮЖНОЙ ЧАСТИ
СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Монография

КРАСНОЯРСК
2014

ББК 28.6
Б 241

Рецензенты:

А.П. Савченко,

доктор биологических наук

Е.В. Екимов,

кандидат биологических наук

Баранов А.А., Блиźnieцов А.С.

Б 241 Петрофильные птицы южной части Средней Сибири: монография / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. – Красноярск, 2014. – 216 с.

ISBN 978-5-85981-809-9

Рассматриваются основные закономерности пространственно-биотопического размещения, биологии и экологии птиц скал и каменистых осыпей в различных широтных зонах и ландшафтных ярусах Алтае-Саянской горной системы, расположенных в пределах Средне-сибирского региона. Показывается зависимость изменения общей плотности населения и видового состава петрофильных птиц в подзонах от степени опустынивания зональных ландшафтов.

Книга предназначена для зоологов, биогеографов, экологов, работников природоохранных организаций и охотничьего хозяйства, преподавателей, аспирантов и студентов биологических специальностей

ББК 28.6

Издается при финансовой поддержке проекта 12/12 «Инновационный подход в профессиональной подготовке педагогических кадров по предметам естественнонаучного цикла» Программы стратегического развития КГПУ им. В.П. Астафьева на 2012–2016 годы.

ISBN 978-5-85981-809-9

© Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева, 2014

© Баранов А.А., Блиźnieцов А.С., 2014

Оглавление

Введение	4
ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ.....	6
1.1. Общая характеристика природных условий района исследований	6
1.2. География полевых стационарных и маршрутных исследований	16
1.3. Материалы и методики	18
ГЛАВА 2. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЛАНДШАФТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕТРОФИЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	22
2.1. Видовой состав и генезис петрофильного комплекса птиц	22
2.2. Особенности широтных зон и ландшафтных ярусов южной части Средней Сибири	29
2.3. Общие закономерности ландшафтного распределения петрофильных видов птиц южной части Средней Сибири	55
ГЛАВА 3. ПРОСТРАНСТВЕННО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПЕТРОФИЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	68
3.1. Видовое разнообразие и плотность населения птиц скально-каменистых местообитаний	68
3.2. Население птиц скальных останцов Убсу-Нурской котловины	87
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ПЕТРОФИЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	104
4.1. Экологические группы петрофильного комплекса птиц	105
4.2. Разнообразие гнездовых сооружений и способы их размещения	126
4.3. Биотопические преференции птиц петрофильного комплекса	148
4.4. Использование скально-каменистых местообитаний непетрофильными видами птиц	169
Заключение	180
Библиографический список	182

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. «Каждое животное приспособлено к особым экологическим условиям, и поэтому его ареал состоит из пятен подходящих биотопов, окруженных преградами, состоящими из неподходящих местообитаний», – Э. Майр [1947].

Изучение адаптивных особенностей экологии животных относится к числу важнейших и пока еще недостаточно разработанных проблем современной биологии. В настоящее время эта проблема рассматривается в нескольких направлениях. Одним из них является выяснение общих черт развития адаптаций в процессе эволюции.

Небольшое количество работ посвящено экологической конвергенции с изучением механизмов адаптаций птиц различных систематических групп к определенным условиям, в том числе и скально-каменистым местообитаниям.

Под петрофильной группировкой птиц следует понимать комплекс видов, использующих различные формы скальных образований (скальные обнажения на склонах гор, береговые скальные обрывы, скальные останцы, каменистые склоны и осыпи обломочного материала) в качестве гнездовых станций. Обязательным условием для включения того или иного вида в состав петрофильного комплекса является формирование у его популяций длительных устойчивых связей со скалами, выступающими в роли укрытия или субстрата для гнездовых сооружений.

Петрофильные птицы, которым посвящена настоящая монография, чрезвычайно разнородная группа птиц. Объединяет их потребность в скальных образованиях для успешного размножения и выведения потомства. Поскольку число скально-каменистых биотопов ограничено, такая потребность проявляется как лимитирующий экологический фактор, заставляющий взаимодействовать различные виды

птиц. В местах совместного гнездования возникают разнообразные поведенческие и экологические связи, приводящие к образованию комплексов видов, зависящих друг от друга, со сложными внутри- и межвидовыми взаимоотношениями. В настоящей работе петрофильные птицы рассматриваются как специализированная экологическая группировка птиц, возникшая на базе особенностей размножения под влиянием одного направляющего фактора.

Возникновение явления петрофильности у птиц, по-видимому, самым тесным образом связано с историей формирования горных ландшафтов. Существенной особенностью гор является широкое распространение в них различных форм вертикального расчленения рельефа в виде выходов на поверхность скал, камней, крупно- и мелкообломочных осыпей и так далее. Населяя подобные биотопы, птицы петрофильного комплекса оказываются, пожалуй, одной из наиболее специализированных группировок в составе горной авифауны. В этой связи изучение птиц скально-каменистых биотопов может внести существенный вклад в разработку концепции о путях и механизмах формирования авифауны гор в целом.

Глава 1.

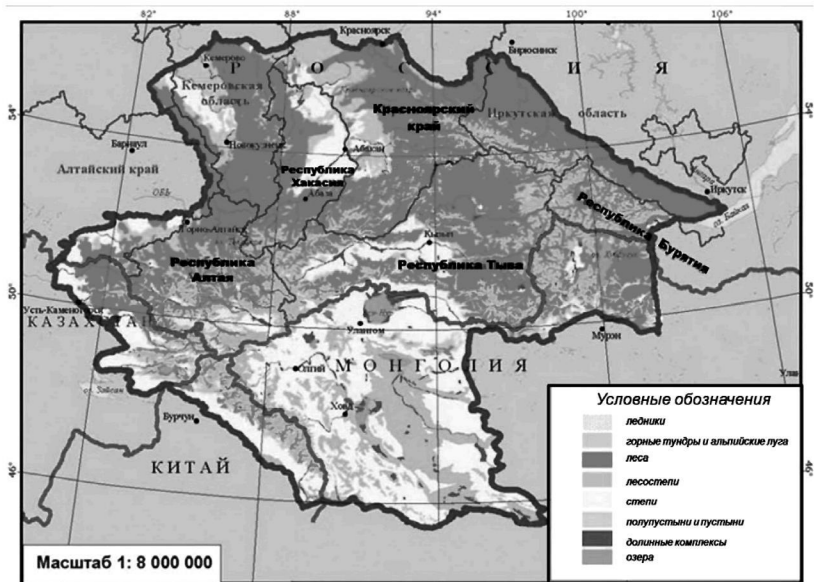
ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ

1.1. Общая характеристика природных условий района исследований

Южная часть Средней Сибири – огромная территория, по своему происхождению на западе связанная с Алтаем, на востоке – с горами Прибайкалья. Исследуемая область расположена на территории Алтае-Саянского экорегиона, который по программе «Global 200» экспертами Всемирного фонда дикой природы WWF включен в список девственных и малоизмененных экорегионов мира [Алтае-Саянский..., 2001] (рис. 1).

В рассматриваемую область входят горные системы – Кузнецкий Алатау, Западный и Восточный Саяны, Восточно-Тувинское нагорье, Восточный и Западный Танну-Ола, горные массивы Юго-Западной Тывы и обширные межгорные котловины – Минусинская, Тувинская, Убсу-Нурская и Урэг-Нурская.

Поскольку район исследований в географическом отношении совпадает с Алтае-Саянской горной страной, то для общей характеристики геоморфологии, климата и других природных условий региона наряду с прочими приводятся сведения, содержащиеся в научной литературе об Алтае-Саянской горной системе.



*Рис. 1. Карта Алтае-Саянского экорегиона
(зеленым цветом выделена граница экорегиона)*

Южная части Средней Сибири представляет собой своеобразную область жизни, характеризующуюся сложным сочетанием элементов горного ландшафта, трансформированного, с одной стороны, сильным влиянием полупустынь и сухих степей Центральной Азии, фрагменты которых проникают в горы до значительных высот, и, с другой стороны, воздействием зональной тайги восточной части Западной и Средней Сибири.

Реки описываемой области принадлежат к двум системам – р. Енисей и р. Чулым. Две особенности их важны как биологический фактор. Одна заключается в значительной скорости течения, зависящей от резкого рельефа. Даже Енисей в пределах более ровной части Минусинской котловины по выходе из Саян течет довольно быстро. Скорость большинства притоков его еще значительнее. Именно поэтому

речные косы и отмели состоят большей частью из грубого материала, гальки, а не из песка. Эти условия привлекательны для некоторых петрофильных видов, проявляющих различную связь с водоемами – оляпка, горная, маскированная и белая трясогузки. Другая особенность состоит в позднем половодье. Ледоход на Енисее – в пределах Минусинской котловины – и на его притоках происходит около 20 апреля при сравнительно слабом подъеме воды. В тайге и горах снег тает позднее, именно он и дает основной подъем воды. Это происходит в последнюю треть мая и даже в первые числа июня. В это время прилет птиц водно-болотного комплекса уже закончен. Вода, достигая наивысшего уровня, подтопляет луга и связанные с рекой болота. Обе эти особенности сильно влияют на численность и состав береговой фауны [Сушкин, 1914].

Характерной чертой региона является высокая мозаичность ландшафтов, выраженная сочетанием горных экосистем и различных по площади межгорных котловин, которые включают биомы горной тундры, леса, степи, полупустыни и настоящие пустыни.

Положение Алтае-Саянской горной страны в центре Евразийского материка, на границе сибирских и центрально-азиатских ландшафтов, в удалении от морей и океанов, определяет преобладание здесь в течение года континентальных воздушных масс, сформированных над центрально-азиатскими степными и пустынными нагорьями, которые в условиях горно-котловинного рельефа создают континентальный, а в межгорных котловинах – резко континентальный климат [Манаков, 2003].

По степени воздействия преобладающего западного переноса воздушных масс эта горная страна может быть разделена на более увлажненные западную и северную части и более сухие восточную и южную.

Значительное простираение региона с севера на юг приводит к появлению широтной зональности, которая проявляется в различиях ландшафтов северных и южных котловин и склонов одной и той же экспозиции на разных широтах.

Широтная зональность в пределах котловин прослеживается довольно четко, хотя и осложнена своеобразными местными условиями. Здесь хорошо прослеживаются подзоны настоящих (типичных), сухих и опустыненных степей. Подзона настоящих (типичных) степей охватывает в основном Июсо-Ширинскую (Чулымо-Енисейская) котловину Минусинской впадины. Подзона сухих степей включает степи Тувинской котловины, переходные от типичных степей Минусинской к опустыненным степям Убсу-Нурской котловины. Растительный покров последней является переходным от степей Средней Сибири к пустыням и полупустыням северо-западной Монголии. Урэг-Нурская котловина расположена уже на значительных высотах, поэтому её общий ландшафтный облик представлен горными опустыненными степями, существенно отличающимися от других котловин [Соболевская, 1950; Калинина, 1957]. В то же время в северной Тоджинской котловине в основном развит горнолесной пояс, а лесостепи и степи представлены только небольшими островами на южных экспозициях.

Южные макросклоны хребтов Танну-Ола и Сангилен почти до вершин (особенно в Западном Танну-Ола и на горном массиве Монгун-Тайга) лишены древесной растительности и поэтому сюда проникают многие степные виды. На хребте Академика Обручева леса уже занимают значительную часть южных склонов, а севернее, в Восточном Саяне, они почти целиком покрывают склоны [Средняя Сибирь, 1964]. Различные включения интразонального характера еще более увеличивают расчлененность мезорельефа.

Для региона характерен длительный этап континентального развития, особенно для ее восточной части, сложенной древнейшими породами, пронизанными различными интрузиями. Алтае-Саянская горная страна, состоящая из плосковершинных нагорий и хребтов, соответствующих районам глыбовых поднятий и межгорных впадин, отвечающих областям глыбовых опусканий, представляет собой палеозойское складчатое сооружение с громадной амплитудой высот, достигающих 3500 м и более (самая высокая точка Средней Сибири – гора Мунку-Хайрхан-Ула имеет высоту 3976 м и находится на юго-западе республики Тыва в горном массиве Монгун-Тайга) [Алпатьев, 1976].

Главные черты орографического устройства поверхности рассматриваемой области являются отражением ее сложной и длительной геологической истории, основными этапами которой были: 1) геосинклинальное развитие в нижнем палеозое; 2) постепенное сокращение геосинклинали и превращение ее в платформу в среднем палеозое; 3) платформенное развитие в верхнем палеозое, мезозое и палеогене с местными глыбовыми опусканиями и длительной континентальной денудацией, повлекшей пенеппенизацию страны, обусловившую глубокое срезание и нивелирование древних геологических структур. В результате возникла слабоприподнятая холмисто-равнинная страна, местами заболоченная, с низкими холмистыми грядами и отдельными возвышенностями. Остатки пенеппена прекрасно сохранились на вершинах горных хребтов и нагорий в виде выровненной, слабо всхолмленной поверхности гор с отдельными выпуклыми гольцами и скалистыми выходами коренных пород; 4) альпийские глыбовые движения в миоплиоцене, резко нарушившие поверхность этого пенеппена, разделив ее на области поднятий и относительных опусканий и создавшие современное расположение хребтов и впадин,

в значительной мере predeterminedенное предшествующими этапами геологического развития.

Таким образом, современный рельеф области сформировался в результате интенсивных тектонических движений неогена и нижнечетвертичного времени, которые имели преимущественно дизъюнктивный характер и нередко совпадали с зонами древних широтных разломов. Амплитуда молодых поднятий превышала 1000 м. В восточных районах по линиям разломов в верхнетретичное, а затем и нижнечетвертичное время произошли излияния базальтов, образовавших обширные базальтовые плато хребта Обручева.

Глыбовые поднятия пенеплена, возникновение хребтов и нагорий обусловили резкое изменение климатических условий в сторону похолодания и развития горного оледенения. В течение четвертичного периода территория региона дважды подвергалась оледенению, что также сыграло важную роль в создании рельефа высокогорных районов. Горные хребты и нагорья несут хорошо сохранившиеся следы последнего оледенения в виде каров, цирков, трогов, ригелей, конечных морен, ледниковых озер, межгорных долин и котловин – бывших ледоемов, а в депрессионных типах рельефа – эрозионно-аккумулятивных ледниковых форм. Современное оледенение сохранилось только в Юго-Западной Туве – в массиве Монгун-Тайга и в небольшой мере на хребтах Шапшальском и Цаган-Шибэту.

Большое значение для формирования современных черт рельефа имели и имеют денудационные процессы, причем разрушение горных пород и последующий снос естественно протекают различно в горах и котловинах вследствие различия климатических условий. В горах преобладает гравитационное движение масс продуктов разрушения с образованием обвалов и осыпей, а у подножия гор – делювиальных шлейфов. На вершинах хребтов, так называемых гольцах,

в зоне вечной мерзлоты преобладают процессы морозного выветривания, создающие россыпи горных пород (курумы) и нагорные террасы. Не меньшее значение имеет здесь и некоторая подвижность пропитанных водой в летние месяцы продуктов разрушения горных пород, обуславливающая развитие типично тундровых форм рельефа – каменных многоугольников, полигональной тундры и т.д. В пределах котловин, в зоне сухих степей, широко распространены процессы аридной денудации со значительной ролью эолового фактора в разрушении горных пород и переносе продуктов выветривания, что приводит к образованию остаточных гор с полупустынными формами выветривания, отдельных котловин выдувания, обширных песчаных массивов, иногда с развитием на них барханов и т.д. В поясе среднегорья значительный вклад в формирование рельефа вносит эрозионная деятельность рек [Кушев, 1957; Гвоздецкий, 1970].

В целом можно сказать, что по своему рельефу Саянская горная система – это высокая, в большей части своего протяжения сильно холмистая страна. Очень сложная система хребтов и складок, образующих западную часть Саяна, делит описываемую местность на северную и южную части. Северная часть может быть описана как неправильной формы котловина, вытянутая с юга на север, и к северу открытая и сильно понижающаяся. Наиболее низкие части этой котловины лежат с западной стороны от Енисея и тянутся от области нижнего течения Абакана к Ачинску. С запада котловина ограничена восточными склонами Кузнецкого Алатау. С юга лежат северные предгорья Саяна. Восточную границу, наименее резкую, образует Манское плоскогорье – горная страна, связанная на юге с Саяном и образующая водораздел рр. Мана, Сисим и Туба с одной стороны и р. Кан – с другой. К северу эта котловина не имеет определенной границы. Наиболее низкая часть ее, лежа-

щая к западу от Енисея, вскоре за 56 параллелью переходит в низменную заболоченную область, широко раскинувшуюся на север между рр. Енисей и Обь. Часть страны, лежащая к югу от Саяна, также представляет котловину. С севера она замкнута Саяном и его отрогами, с запада – хребтами Алтая. Южную границу образуют северные склоны Танну-Ола, а с востока эта впадина не резко ограничена обширной гористой страной истоков Енисея, которая образована отрогами и хребтами, связанными частью с Саянами, частью с Танну-Ола.

Значительная амплитуда высот и разнообразное строение рельефа, для которого характерно чередование межгорных котловин, лежащих на разных высотах, с хребтами и нагорьями, различная ориентация хребтов по отношению к путям движения влагосодержащих воздушных масс – все это обуславливает разнообразие его природных условий, влияющее на формирование биоразнообразия птиц.

Особенности рельефа южной части Средней Сибири играют существенную роль в формировании местного климата, который определенным образом влияет на распространение многих видов птиц. Зимой в пределах региона широко развиты температурные инверсии: в горных районах на высотах 1500–2000 м температура на 15–20° выше, чем в нижележащих котловинах, эти специфические условия гор позволяют зимовать многим видам птиц, как местных популяций, так и с северных территории Средней Сибири. В теплый период среднегорный и высокогорный пояса значительно холоднее котловин. Все котловины отличаются малоснежьем и глубоким промерзанием почв.

Из-за сильной пересеченности рельефа осадки распределяются весьма неравномерно. В степных местностях Минусинской котловины количество осадков невелико, летняя засуха здесь обычное явление. Зимой снега мало, да вдоба-

вок он выдувается ветрами. Еще резче выражена бедность осадков в степных районах Тывы. Напротив, в тайге и горах осадки чрезвычайно обильны. Снежный покров в Саянах очень толстый. Летние осадки также обильны и часты. При отсутствии снеговых вершин резко бросается в глаза обилие рек, текущих с Саянских хребтов. Танну-Ола значительно беднее осадками: северный склон его представляет по бедности водой крайне резкий контраст с Саянским хребтом. Количество атмосферных осадков в высокогорье составляет 1500 – 2000 мм, а в котловинах – 350 – 500 мм. Большая часть осадков приурочена к теплой половине года. В условиях сложного горного рельефа на формирование климатических особенностей большое влияние оказывает экспозиция склонов. С экспозицией крупнейших элементов рельефа сопряжено различие в количестве выпадающих осадков.

К различию в количестве осадков прибавляется и различие в инсоляции, что в совокупности обуславливает резкую асимметрию ландшафтных черт южных и северных склонов хребтов. Роль экспозиции средних и даже мелких форм рельефа не менее существенна. Южные и северные склоны предгорий и участков среднегорья при равном количестве осадков в силу разной инсоляции имеют значительно отличающийся баланс влаги в почве и, следовательно, различный комплекс условий для формирования растительности. Склоны северной экспозиции, как правило, заняты лесом, южной – степью [Ефимцев, 1957].

Высотой местности, рельефом, инсоляцией и влажностью определяется характер растительного покрова, который в свою очередь является фактором первостепенной важности среди условий существования фауны. Сложность рельефа, пестрота распределения почв, неравномерность осадков создают такую же сложную в деталях картину распределения растительных формаций.

Вышеуказанные различия в соотношении тепла и влаги хребтов и котловин обуславливают четкое и своеобразное проявление вертикальной поясности и расселение птиц в горах Алтай-Саянского экорегиона. Здесь выделяются снизу вверх следующие пояса: степной пояс, тяготеющий к котловинам, верхняя граница которого чаще всего лежит в пределах абсолютных высот 600 м, а в обширной и теплой Тувинской котловине поднимаются до 1000 м (отдельные пятна степей могут подниматься до высоты 1600 – 1800 м, например, в Убсунурской котловине); лесной пояс, занимающий большую часть склонов хребтов и поднимающийся, как правило, в Саянах до 1700 – 1800 м, а в горах Тувы и на Алтае – до 2000 – 2200 м; высокогорный безлесный пояс, сменяющий лесной и достигающий высот 3000 – 3500 м и более.

Для анализа распространения петрофильных птиц и выявления особенностей их распределения, связанных с вертикальной поясностью гор, мы применяем предложенную А.Г. Исаченко [1962; 1965] и использованную Р.Л. Беме [1974] и И.К. Гавриловым [1999] ярусность расположения горных ландшафтов.

Наиболее крупные морфоструктуры описываемой области, представляющие собой сводообразные поднятия, включают, как правило, несколько ярусов рельефа. Соответственно поднятию выделяют низко-, средне- и высокогорный ярусы рельефа (к двум последним приурочено распространение высокогорной растительности), причем в центральной части свода формировался высокогорный ярус рельефа, в краевой – среднегорный, у подножья – низкогорный. Эта закономерность четко прослеживается для всех крупных морфоструктур Алтае-Саянской области [Алтае-Саянская..., 1962].

Намеченные три яруса – предгорья, среднегорье и высокогорье – находят свое отражение и в климате [Али-

сов, 1956; Ефимцев, 1957]. Каждый ярус охватывает часть высотно-поясного спектра, имеющего много общего в своем генезисе. В пределах одного и того же яруса может оказаться несколько поясов, которые сменяют друг друга не только и часто не столько по высоте, сколько в горизонтальном направлении – в зависимости от географического положения и местных орографических особенностей, например, на склонах разных экспозиций [Исаченко, 1965]. Высотные пояса в горах Саян и Алтая как бы замещают друг друга и довольно часто происходит их смешение, что, как правило, приводит к формированию в таких условиях своеобразных сообществ птиц с разными экологическими потребностями. В качестве примера могут служить горные тундры, доминирующие в гольцовом поясе Восточного Танну-Ола, и пустынно-степные высокогорья в Западном Танну-Ола или же остепненные луга и горные степи в юго-западной части Западного Саяна и южной оконечности Восточного Саяна, выклинивающие горно-таежные ландшафты [Баранов, 1980; Гаврилов, 1999].

1.2. География полевых стационарных и маршрутных исследований

Предлагаемая работа основана на результатах многолетних полевых исследований автором на территории южной части Средней Сибири. Основные полевые работы проводились на стационарах в различных точках Алтае-Саянской горной системы – на территории республик Тыва и Хакасия, а также в южной части Красноярского края. Комплексные полевые исследования организовывались и проводились Среднесибирской научной школой экологии и биогеографии «PEREGRINUS» под руководством и при непосредственном участии доктора биологических наук, профессора Александра Алексеевича Баранова.

Полевые работы проводились как на маршрутах, так и в стационарных условиях. Модельными участками, где проводили основные стационарные работы, были избраны на территории Минусинской котловины следующие: долина р. Белый Июс (куэстовая гряда Сундуки), р. Черный Июс (между деревнями Подкамень и Устинкино), в Убсу-Нурской котловине – скальные останцы, расположенные в долине р. Тес-Хем (урочище Цаган-Тологой и кластер заповедника Убсу-Нурская котловины Ямаалыг в окрестностях хр. Агар-Даг-Тайга), шельфовая часть хр. Танну-Ола – припойменные скальные обнажения, каменистые склоны и осыпи в долинах рек Кады-Халыын, Шалаш, Ирбитей, Деспен, Шивилиг-Хем, Харалыг-Хем, в Урэг-Нурской котловине – скальные останцы в долине р. Каргы (урочище Семигорки), каменистые склоны и выходы горных пород хр. Хурен-Тайга (от границы с Монголией до средней части хребта) (*цветная вкладка*, рис. 2).

На избранных участках наиболее широко представлен весь спектр видового разнообразия птиц скал и каменистых осыпей южной части Средней Сибири и специфические особенности пространственной организации населения этих птиц. Полевые работы проводились ежегодно в течение весенне-летнего периода (май-июль) на одном из стационаров.

Кроме того, ежегодно предпринимались маршрутные экспедиции (на двух автомобилях – УАЗ-39099) для изучения пространственного размещения птиц в различных котловинах путем сплошного обследования территорий на отдельных ключевых участках. На таких территориях учетные работы проводились в течение 2 – 5 дней. Основные автомобильные экспедиции были предприняты по следующим маршрутам:

- 1). Красноярск – р. Сесерлиг – р. Улуг-Хем – р. Каа-

Хем-р. Кара-Дыт – Саглы-бажи – р. Каргы – р. Кады-Халыын – р. Ирбитей – р. Теректиг-Хем – р. Тес-Хем (9.05.2005 – 3.06.2005 г.);

2). Красноярск – р. Ус – р. Сесерлиг – р. Ужарлыг-Хем – р. Деспен – р. Ирбитей – оз. Убсу-Нур – р. Торгалыг и Шалаш – р. Хам-Дыт – Кады-Халыын – р. Саглы – р. Каргы – Толаитинские озера – р. Моген-Бурень – Орта-Халыын – Чадан – Кызыл-Мажалык – р. Шеми – пос. Тээли и пос. Бай-Тал – пойма р. Ак-Суг – Западный Саян – р. Абакан – Красноярск (5.05.2006 – 13.06.2006 г.);

3). Красноярск – р. Хадын – р. Тес-Хем (урочище Цаган-Тологой) – долина р. Тес-Хем в окрестностях оз. Дус-Холь – оз. Шара-Нур – оз. Торе-Холь – Самагалтай – р. Харалыг-Хем и р. Шевелиг-Хем – р. Белый Июс – Красноярск (15.05.2007 – 14.07.2007 г.);

4). Красноярск – р. Сесерлиг – р. Тес-Хем (урочище Цаган-Тологой) – долина р. Тес-Хем (кластер Ямаалыг) – р. Шивилиг-Хем – р. Деспен – р. Торгалыг и Шалаш – р. Кады-Халыын – Западный Саян (р. Ак-Суг) – р. Белый Июс (респ. Хакасия) – Красноярск (12.05.2011 – 15.06.2011 г.).

1.3. Материалы и методики

При изучении видового состава птиц и их экологии использовались общепринятые методики [Кузякин, 1958; Второв, 1960; Дроздов, 1962; Кузякин, 1962; Merikallio, 1946; Jarr, 1956; Наумов, 1963, 1965; Дробялис, 1990; Савченко, 1996; Бибби, 2000]. Для видовой и подвидовой идентификации птиц использовались коллекционные материалы зоологического музея Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева. Определение птиц в природе осуществлялось визуально с помощью бинокля и по голосам. Определение до подвида проводилось под руководством А.А. Баранова, а также по Иванову

[1978], Степаняну [1990] и сводкам «Птицы Советского Союза» [1951; 1952; 1954].

Изучение видового разнообразия петрофильных птиц и пространственной организации их населения в разных ключевых участках проводилось в ходе маршрутных учетов (пеших), а также во время рекогносцировочных экскурсий на ключевых участках в ходе автомобильных маршрутных экспедиций. Поиск гнезд осуществлялся методом сплошного осмотра гнездопригодных биотопов и наблюдений. Фиксировались местообитания, места расположения и состояние содержимого гнезд, птиц с кормом, поведение, время, характер пребывания их в момент наблюдения, как рекомендуют руководства по методам учета птиц [Новиков, 1953; Bibby, 1992; Гудина, 1999]. Координаты и высота над уровнем моря для всех встреч и гнездящихся пар, а также протяженность учетных маршрутов фиксировались с помощью спутникового навигатора – GARMIN GPSmap-60Cx. Полученные данные уже в полевых условиях заносились в компьютер (ноутбук), а в стационарных условиях обрабатывались в программе Google Earth Pro 4.3 и наносились на спутниковые снимки.

При обработке данных использовались стандартные статистические методы [Лакин, 1973].

При выявлении степени сходства видового состава птиц скально-каменистых местообитаний различных подзон (межгорных котловин и ландшафтных ярусов) использовался коэффициент общности, который рассчитывался по формуле П. Жаккара: $K = \frac{c \times 100\%}{a + b - c}$, где a и b – число видов в первой и второй котловине, соответственно, c – число общих видов для этих двух котловин.

Для получения показателей плотности населения птиц проводились учеты с использованием метода маршрутного

учета с фиксированными полосами обнаружения всех птиц [Bibby, 1998]. Нами было выделено три полосы дальности обнаружения – 0 – 25, 26 – 100 и 101 – 300 м.

При учете на склоне расстояние до птицы оценивалось в проекции на учитываемую поверхность. Для склонов, близких к 90° (отвесные скалы), расстояние измерялось в проекции на их основание.

Расчет плотности населения производился с использованием программы DISTANCE 6.0. RELEASE 2 [Buckland, 1993; Laake, 1994].

Птицы, связанные с гнездовыми участками, учитывались в основном визуально, а также по голосам, причем поющий самец принимался за пару.

Общая протяженность учетных маршрутов составила: 350 км – пеших и 1400 км – автомобильных. Для получения сравнимых индексов плотности населения птиц в различных межгорных котловинах и ландшафтных ярусах количественные показатели численности (встречаемости) каждого вида пересчитывались на площади 1 га.

Для оценки обилия и степени доминантности отдельных видов птиц была использована шкала А.П. Кузьякина с соавторами [1962] (табл. 1).

Таблица 1

**Шкала оценки численности и степени доминантности вида
(количество особей на 1 км²)**

Очень многочисленный	$n > 100$
Многочисленный	$10 < n < 100$
Обычный	$1 < n < 10$
Редкий	$0,1 < n < 1$
Очень редкий	$n < 0,1$

Изучение основных аспектов экологии отдельных видов птиц проводилось по методикам «Исследование продуктивности вида в пределах ареала» [1973] и «Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов» [1977]. Особенности гнездовой биологии различных видов птиц выявлялись путём визуальных наблюдений за гнездящимися парами из специализированных палаток – скрадков.

Птицы, их гнездовые сооружения и содержимое гнезд фиксировались на цифровые фото- и видеокамеры. За период полевых исследований собраны обширные видео- и фотоматериалы по гнездовой биологии особо охраняемых видов хищных птиц и типичных представителей скально-каменистых местообитаний южной части Средней Сибири.

Для проведения полевых работ в Минусинской котловине ежегодно в весенне-летний сезон привлекались 1-2 учебные группы студентов факультета естествознания Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева.

В работе использованы оригинальные фотографии Близнецова А.С., Баранова А.А. и Бабенко В.Г.

Русские и латинские названия видов, подвидов и их систематическое положение приведены по Л.С. Степаняну [1975; 1978; 1990; 2003].

Глава 2.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЛАНДШАФТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕТРОФИЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

2.1. Видовой состав и генезис петрофильного комплекса птиц

На территории южной части Средней Сибири петрофильная группировка, использующая различного типа скальные образования для гнездования и выведения потомства, представлена 49 видами птиц, у которых в той или иной степени проявляется петрофильность (табл. 2). В видовом составе птиц скал и каменистых осыпей наиболее разнообразен отряд воробьинообразных птиц *Passeriformes* – 10 семейств (28 видов) – это 57,1% всей авифауны скальных сообществ южной части Средней Сибири. Далее по степени значимости следуют соколообразные *Falconiformes* – 2 семейства (11 видов) – 22,4%; гусеобразные *Anseriformes* – 1 семейство (3 вида) – 6,1%; совообразные *Strigiformes* – 1 семейство (2 вида) – 4,1%. Остальные 5 отрядов птиц составляют вместе 10,2% (стрижеобразные *Apodiformes*, аистообразные *Ciconiiformes*, курообразные *Galliformes*, голубеобразные *Columbiformes*, удообразные *Upupiformes* – по 1 семейству (по 1 виду) в каждом) от общего числа зарегистрированных видов птиц петрофильной экологической группировки птиц южной части Средней Сибири (рис. 3).



Рис. 3. Соотношение таксономических групп в составе петрофильного комплекса птиц южной части Средней Сибири (%):

1 – воробьинообразные, 2 – соколообразные, 3 – гусеобразные, 4 – совообразные, 5 – остальные 5 отрядов (стрижеобразные, аистообразные, курообразные, голубеобразные, удоодообразные)

Доля петрофильной группировки в общей фауне гнездящихся птиц южной части Средней Сибири составляет 15,8% [по Баранову, 2007].

По своему составу это весьма разнообразная и специфичная группа. Специфика выражается, прежде всего, в особенностях распространения как в вертикальном, так и горизонтально-широтном направлениях. На подгорных равнинах и в предгорьях южной части Средней Сибири обитает 45, из них 38 видов отмечено на гнездовье, в среднегорье – 40 (32 гнездится), а в субальпийском и гольцовом поясе 30 (23 гнездится) видов (рис. 4).

Процесс опустынивания зональных степей с севера на юг накладывает заметный отпечаток на структуру высотной поясности гор, обуславливая выпадение горнолесного пояса и способствуя проникновению полупустынных степей в высокогорный пояс. Это явление объясняет присутствие в высокогорном ярусе Монгун-Тайги и Западного

Танну-Ола таких видов, как горный гусь, мохноногий курганник, степной орел, беркут, бородач, черный гриф, балобан и домовый сыч. Таким образом, в результате выклинивания лесного пояса становится возможным обмен между высокогорьями и степными сообществами среднегорья, низкогорья и предгорной равнины [Седельников, 1988]. Наличие различных форм вертикального расчленения рельефа в виде выходов горных пород, скальных останцов и спускающихся с гор «языков» осыпей и курумов, при отсутствии горнолесного пояса, также способствует взаимопроникновению равнинных и горных птиц.

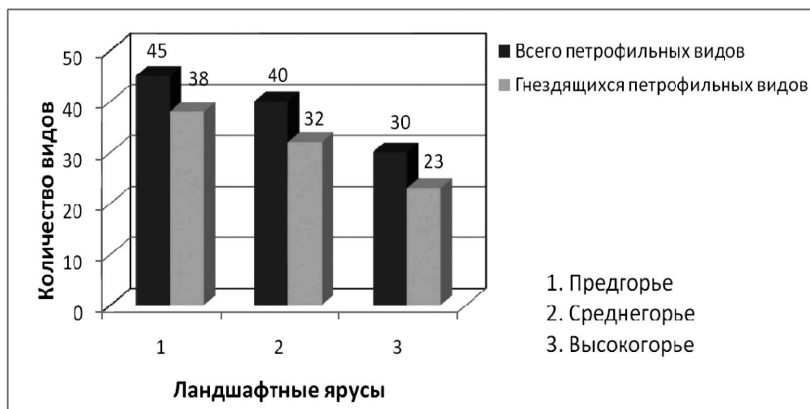


Рис. 4. Видовое разнообразие петрофильной группы птиц в различных ландшафтных ярусах южной части Средней Сибири

Опустынивание зональных степей и усиление экстремальности зональных условий обитания в южном направлении оказывает определенное влияние на различия в качественном составе птиц петрофильной группы южных и северных межгорных котловин. Мы можем наблюдать некоторое снижение этого показателя в северном направлении. В Убсу-Нурской котловине обитает 41 вид петрофильной группы, из них 35 видов отмечено на гнездовье, в Урэг-

Нурской – 40 (32 гнездится), в Тувинской – 34 (29 гнездится), в Минусинской – 30 (27 гнездится) видов птиц петрофильного комплекса (рис. 5).

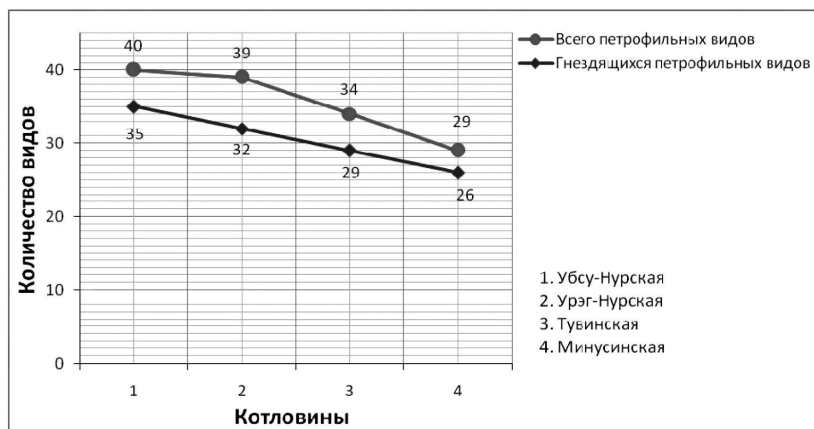


Рис. 5. Видовое разнообразие петрофильной группы птиц зональных степей (межгорных котловин) южной части Средней Сибири

По характеру пребывания птицы петрофильной группировки подразделяются следующим образом: гнездящиеся перелетные, гнездящиеся оседлые и гнездящиеся частично зимующие (табл. 2). Из них следует выделить группу видов, часть особей которых остается на зимовку, в то время как основная масса гнездящихся здесь птиц зимой покидает пределы региона. К ним относятся: сапсан, балобан, мохноногий курганник, галка и скальная овсянка.

Поскольку среднесибирская часть Алтае-Саянского экорегиона находится в центре Евразийского континента и более того – на стыке двух подобластей Палеарктики, авифауна ее гетерогенна. Она образована различными орнитогеографическими элементами и имеет самые тесные генетические связи с фаунами птиц сопредельных территорий, что существенным образом отражается и на составе птиц. В том

числе и птиц петрофильной группы южной части Средней Сибири.

Для выделения фаунистических комплексов в петрофильной экологической группировке было взято за основу орнитогеографическое деление Палеарктики Б.К. Штегмана [1938] с некоторыми коррективами, предложенными В.Г. Бабенко [2004] и А.А. Барановым [2007].

Скалы и каменистые осыпи, наряду с другими включениями интразонального характера, являются своего рода проводниками взаимопроникновения и смешения основных составляющих авифауны южной части Средней Сибири, т. е. представителей европейской, сибирской и монгольской фаун [Баранов, 2007]. Какова же роль этих фаунистических комплексов в видовом составе петрофильного комплекса? В составе горно-скальной группировки птиц южной части Средней Сибири элементы авифаунистических комплексов распределяются следующим образом: монгольские (М) – 22 вида, тибетские (Т) – 10, транспалеарктические (ТП) – 7, широкораспространенные (ШИР) – 4, голарктические (ГОЛ) – 3, китайские (К) – 2, арктические (А) – 1 вид (рис. 6).

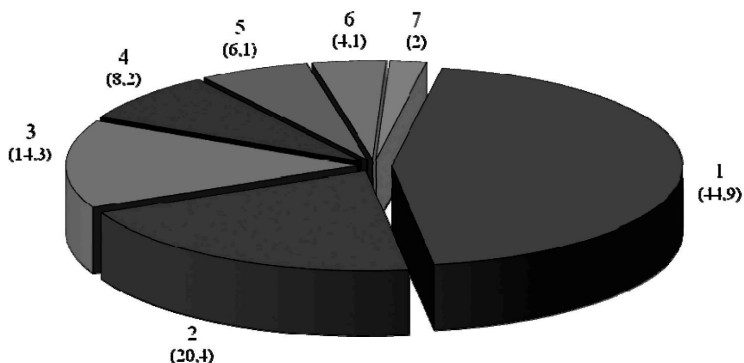


Рис. 6. Элементы авифаунистических комплексов в составе петрофильной группировки (%): 1 – монгольские; 2 – тибетские; 3 – транспалеарктические; 4 – широкораспространенные; 5 – голарктические; 6 – китайские; 7 – арктические

Таким образом, основу петрофильного комплекса птиц южной части Средней Сибири составляют элементы монгольского и тибетского типов фауны (65,3%). Подобное соотношение можно объяснить как особенностями конкретного типа фауны, так и происхождением самого явления петрофильности, возникшего в результате адаптации птиц к суровым условиям обитания.

Так, монгольский фаунистический комплекс характеризуется значительной ксерофильностью и суровостью климатических условий холодной приподнятой пустыни. Здесь все эндемики являются степными и пустынными формами (кроме некоторых видов, связанных с водоемами). Общая доля петрофильной группы птиц в монгольском авифаунистическом комплексе южной части Средней Сибири составляет 37,9 %.

Тибетский тип фауны, как и предыдущий, экологически легко определяется как открытый ландшафт. Однако связан он с местностью, расположенной выше границы произрастания древесной растительности, то есть с альпийской зоной. Сходство тибетского и монгольского типов фауны вполне очевидно. Географическое расположение холодной, уже приподнятой пустыни Монголии и альпийской пустыни Тибета (по соседству друг с другом), а также отсутствие преграды между альпийской зоной и степью в виде лесной зоны делает эту близость фаун весьма понятной. Происхождение современной орнитофауны альпийской зоны, и, в частности, тибетской, от более древней степной орнитофауны монгольского типа на основании этого сходства было высказано академиком П.П. Сушкиным [1928]. Так как при образовании Тибетского нагорья участвовали главным образом дизъюнктивные процессы, то громадные площади, не изменяя существенно своего рельефа, были постепенно подняты без нарушения рельефа поверхности, а с ними

могла быть поднята и населявшая эти площади фауна. При таком поднятии к высокогорным условиям наиболее легко могла приспособиться именно монгольская фауна.

Таким образом, можно предположить, что петрофильность в высокогорье – явление, возникшее вследствие своеобразного формирования Тибетского нагорья. Фауна его была вместе с ним приподнята и впоследствии расселилась по всем высокогорным областям Палеарктики.

Кроме того, преимущественно скалистый ландшафт альпийской зоны способствует тому, что ряд представителей высокогорной группы альпийских скал и осыпей (будучи изначально наземно гнездящимися формами) хотя и не относится к облигатным петрофилам, но нередко в качестве укрытий для своих гнезд все же вынуждены использовать скальные образования. На территории исследуемого региона доля элементов петрофильной группы в составе тибетского комплекса составляет 62,5%.

Итак, приспособление к суровым условиям сопровождалось, по-видимому, жестким отбором, но те немногие формы, которые выжили, оказались весьма жизнеспособными. В таких условиях наличие на широких открытых пространствах скальных выходов с многочисленными укрытиями представленными щелями, нишами и полостями в каменистых осыпях, вероятно, способствовало возникновению явления петрофильности. Именно к монгольской и тибетской авифаунистическим группировкам относятся практически все (20 видов) облигатные петрофильные виды.

Представители транспалеарктического и широкопространенного комплексов являются высокопластичными видами в отношении выбора гнездовых стаций, и использование скал для них является, по-видимому, лишь одним из способов гнездования.

Присутствие элементов голарктического, китайско-

го и арктического авифаунистических комплексов в петрофильной группировке, возможно, объясняется связью их с открытыми пространствами.

2.2. Особенности широтных зон и ландшафтных ярусов южной части Средней Сибири

Птицы скал и осыпей тесно связаны в своем распространении с элементами открытых горных ландшафтов (скальные останцы, осыпи из обломочного материала, береговые скальные обнажения и т.д.) и вне их практически не встречаются. Большинство видов петрофильной группы имеют очень широкое распространение как в меридиональном направлении, так и в вертикальном, охватывая иногда все горы исследуемой области и поднимаясь по выходам скал в высокогорья или спускаясь в предгорья и выходя на равнины, где селятся в местностях с вертикальным расчленением рельефа. Это настоящие горные птицы, возникновение которых тесно связано с историей формирования горных ландшафтов [Беме, 1974].

В аридных условиях региона скалы и осыпи в различных широтных зонах и ландшафтных ярусах распространены неравномерно и образованы различными по происхождению и структуре горными породами. Учитывая выше сказанное, для характеристики пространственного и биотопического распределения птиц петрофильной экологической группы в различных широтных зонах и ландшафтных ярусах южной части Средней Сибири уместно будет хотя бы в краткой форме раскрыть особенности последних.

Подгорные равнины и предгорья. Подгорная равнина и предгорья межгорных котловин, лежащие в пределах 150 – 1600 м над уровнем моря, по существу являются горным образованием и имеют сходную авифауну, вследствие чего эту территорию можно объединить в один ландшафт-

ный ярус. По мнению Р.Л. Беме [1975], собственной горной фауны птиц здесь нет, и те горные птицы, которые гнездятся в предгорьях, пришли из вышележащего яруса. Существует несколько иное мнение, согласно которому возникновение ряда видов связано с открытыми пространствами и плоскогорьями Центральной Азии [Иоганзен, 1958]. Многие из них широко распространены по южному шлейфу Западного Танну-Ола и горного массива Монгун-Тайга.

Минусинская впадина в ландшафтном отношении представляет собой степи и лесостепи, расположенные в тектонической депрессии, на северо-западе частично открытая в сторону Западно-Сибирской равнины.

По отношению к общей зональности Северной Евразии Минусинская котловина по своему географическому положению принадлежит к зоне степей [Куминова, 1976]. Однако условия обитания в ее пределах значительно варьируют, что обусловлено отчасти широтной зональностью, а также многочисленными азональными и интразональными включениями.

Минусинская котловина представляется крайне мозаичной как в расположении элементов рельефа, так и в распределении растительных сообществ, что является, в том числе, причиной разнообразия местообитаний птиц и вместе с тем крайне неравномерным распределением гнездопригодных для петрофильных видов местообитаний. Подходящие условия появляются лишь там, где на выровненных участках с зональным типом растительности – различного рода степные сообщества [Куминова, 1976] – появляются выходы скальных пород на склонах куэстовых гряд и береговых скальных обрывах. Обширные плакорные участки, занимающие большую часть Минусинской впадины, не заселяются петрофильными видами.

Впадина имеет двухъярусное строение. Верхний ярус

образуют невысокие хребты и кряжи, сложенные коренными породами и имеющие отметки порядка 600 – 700 м. Склоны их преимущественно ассиметричны. Значительная часть занята лесными пространствами. На вершинах отдельных возвышенностей на поверхность выходят коренные породы в виде останцев, образованных преимущественно известняками (*цветная вкладка*, рис. 7).

Кряжи разделяют впадину на второстепенные котловины – Чулымо-Енисейскую, Сыдо-Ербинскую и Абакано-Минусинскую, днища которых постепенно понижаются от 300 м на юге до 150 м на севере, образуя нижний ярус высот. В связи с моноклинальным залеганием пород некоторые низкогорные массивы имеют характер куэстовых гряд, расчлененных сетью узких глубоких долин.

Чулымо-Енисейская котловина ограничена отрогами Восточного Саяна на востоке, Кузнецкого Алатау на западе, Солгонским кряжем на севере и Батенёвским кряжем на юге. Дно котловины имеет облик холмистой равнины, обрамленной низкогорными участками. Лишь там, где на поверхность выходят твердые породы, рельеф имеет резкие очертания. Северо-Западная часть котловины, а также территория, расположенная к югу от Солгонского кряжа, наиболее равнинны. Холмисто-грядовый рельеф, местами сопочный и куэстообразный, преобладает в ее западной и южной частях. В горах, окружающих приозерные впадины, расположены невысокие кряжи, имеющие куэстообразную форму. Таковы горные склоны, опускающиеся в сторону оз. Шира. Они имеют вид каменистых уступов, причудливо обработанных ветром гряд, россыпью глыб и валунов, шлейфами щебенки. Северный берег оз. Беле на некоторых участках также каменистый и обрывистый. Возвышенности у оз. Учум (Камыштинская гряда) и озер Большое и Малое (восточная окраина Кузнецкого Алатау) также имеют ти-

пичную куэстообразную форму с многочисленными выходами скальных пород.

Гораздо большее распространение скалистые обнажения получают в долинах рек. В среднем и нижнем течении река Белый Июс проходит через тектоническую впадину. Края ее приподняты и имеют вид моноклиналильных куэстовых гряд с резко ассиметричными склонами высотой около 100 – 250 м, сложенных железистыми сланцами и песчаниками. Выходы скальных пород, расположенные по крутым склонам, во многих местах сильно разрушены и образуют многочисленные ниши, навесы, а в некоторых местах гроты, которые служат птицам гнездовыми станциями и используются в качестве дневных укрытий (рис. 8).



Рис. 8. Скальная гряда в долине р. Белый Июс. Респ. Хакасия, 2008 г.

Многочисленные выходы сланцев и известняков имеются по склонам гор в долине Черного Июса (*цветная вкладка*, рис. 9).

На правобережных холмах Чулыма имеются остепненные каменистые склоны, в нижней части переходящие в припойменные скальные обрывы. Ближе к долине Енисея рельеф расчленен еще сильнее. Здесь образуется большое число скальных выходов, удобных для гнездования многих петрофильных видов птиц – *Apus pacificus*, *Columba rupestris*, *Corvus corax*, *Falco cherrug*, *Falco peregrinus*, *Falco tinnunculus*, *Tadorna ferruginea* и др.

Сыдо-Ербинская котловина имеет незначительные размеры. Долина Енисея делит ее на две части. Правобережье отличается более спокойным рельефом: широкие уплощенные участки водоразделов чередуются здесь с асимметричными долинами. Близ долины Енисея расчлененность возрастает, появляются куэсты. Левобережье имеет более резкие формы рельефа, связанные с выходами на поверхность коренных пород; вблизи долины Енисея ландшафт типично куэстовый.

Крупнейшая Абакано-Минусинская котловина имеет форму неправильного эллипса, вытянутого с юго-запада на северо-восток более чем на 200 км при ширине 100 км. Минимальные высоты ее – 240 – 250 м, приурочены к центральной части и к долине Енисея. На правобережье преобладают равнинно-холмистые территории, сложенные толщей рыхлых отложений, среди которых поднимаются невысокие пологосклонные возвышенности высотой 500 – 700 м, тоже покрытые рыхлыми отложениями. Весьма характерны многочисленные массивы бугристо-грядовых песков, которые, как правило, вытянуты в широтном направлении. Рельеф и растительность котловины в наибольшей степени приближены к зональным. Правобережная территория представляет собой равнину с небольшим числом возвышенностей, имеющих мягкие очертания. Выходы скальных пород малочисленны, а те, что имеются, в большинстве своем малопригодны для гнездования птиц.

На левобережье преобладают участки низкогорья, пересеченные плоскодонными долинами рек. Характерны бессточные впадины и куэстовый рельеф. Наиболее равнинный характер имеет Абакано-Енисейское междуречье и левобережье р. Абакан. Правый берег Абакана часто имеет многоступенчатые склоны, на которых скальные обрывы чередуются с пологими участками. Скальные выходы имеются в горах ЫЗых, расположенных к северу от дер. Сартыков. Изобилуют выходами скальных пород, представленных по большей части известняками, склоны по обоим берегам среднего течения р. Таштып там, где она выходит из предгорий. Территория здесь на 60 – 80 % покрыта древесной растительностью. В нижнем течении р. Таштып доля лесопокрытых площадей значительно меньше, чем открытых пространств. По берегам имеются крупные скальные массивы.

В немногочисленных приозерных впадинах скалы практически отсутствуют. Лишь к югу от оз. Улуг-Коль расположена невысокая каменная горная гряда (*цветная вкладка*, рис. 10).

Таким образом Минусинская котловина отличается сравнительно мягким рельефом. Скальные выходы, образованные песчаниками, расположены преимущественно по куэстовым грядам. Береговые скальные обнажения, сложенные трудноразмываемыми горными породами, распространены по долинам рек (Черный и Белый Июс, Абакан, Енисей и др.). Сухие каменистые склоны и осыпи, пригодные для гнездования петрофильных птиц, встречаются довольно редко. В целом, площадь, занимаемая скально-каменистыми местообитаниями, пригодными для гнездования петрофильных видов, очень невелика. Многие из них расположены в пределах лесостепного ландшафта, что в значительной мере препятствует их заселению многими элементами описываемого комплекса птиц.

Тувинская котловина вытянута с запада на восток на 400 км; ширина ее на востоке составляет 50 – 70 км, на западе – 20 – 30 км, а в отдельных местах центральной части она суживается до нескольких километров. Абсолютные высоты днища колеблются в пределах 600 – 700 м.

В Тувинской котловине почти в течение всего года преобладает ясная сухая погода, лишь во второй половине лета выпадают осадки. Осадков немного – 215 – 340 мм [Лиханов, 1964], в результате чего местность имеет в целом сухостепной облик.

Котловину пересекают отроги хребтов Танну-Ола и Западного Саяна, разделяя ее на ряд второстепенных понижений (Улугхемскую, Хемчикскую, Туранскую котловины и др.).

Рельеф Тувинской котловины несколько отличается от Минусинской – здесь нет куэстовых гряд, зато имеется масса скальных обнажений по склонам небольших хребтов и останцовых возвышенностей (рис. 11).



Рис. 11. Скальная гряда неподалеку от места слияния рр. Туран и Уюк. Тыва, 2010 г.

Крупные скальные массивы в Тувинской котловине распространены более разобщенно, однако значительные площади горных склонов заняты каменистыми участками с небольшими скальными выходами. Одним из наиболее характерных типов рельефа Тувинской котловины является низкогорный, сильно расчлененный рельеф с острыми скалистыми вершинами, распространенный в приречной полосе и по краям долин некоторых рек. Наиболее острые формы расчленения наблюдаются в останцовых массивах, сложенных известняками (хр. Адарташ, Аргалыктык, Хайыракан, Ондумский массив и др.). [Кушев, 1957]. В Туранской котловине скальные обнажения сложены интрузивными горными породами и имеют преимущественно грядовой характер.

В пределах Центрально-Тувинской депрессии выделяют два подрайона: Улугхемский степной и Хемчикский сухостепной.

Улугхемский степной подрайон ограничен на севере правобережными возвышенностями по рекам Каа-Хем и Улуг-Хем, на юге – северными склонами Восточного Танну-Ола. Центральное пространство подрайона представляет собой волнистую равнину с обширными плосковершинными одиночными холмами и невысокими сопочными грядами. Лишь в западной части Улугхемской котловины (урочище Берт-Даг), на южных склонах безлесных и занятых горными степями возвышенностях, вступающих со стороны Танну-Ола, появляются многочисленные скальные выходы [Носин, 1957]. В таких местах ландшафт принимает общий облик горной степи. В долине р. Улуг-Хем расположен отдельно стоящий огромный скальный массив Хайыракан, сложенный кембрийскими известняками.

На западе Хемчикская степная котловина протягивается вдоль р. Хемчик на 150 км. С северной стороны котловина ограничена средневысотными горами, образующими подошву южного склона системы западного Саяна. Здесь

по южному склону Саян мы встречаем картину растительного покрова, схожую с той, что видели в степной части Минусинской котловины, с той лишь разницей, что степной и пустынный характер здесь выражен резче. Степная растительность покрывает здесь не только низины, но и каменистые бугры значительной высоты, и крупные горы. Скалистые горные кряжи и второстепенные хребты близко подступают к Хемчику почти на всем протяжении его левобережья. По правобережью котловина простирается до предгорий северного склона хр. Танну-Ола. В западной части правобережья Хемчика горные породы в виде останцовых возвышенностей выступают на поверхность на участке, занятом обширными водораздельными территориями между реками Чедан, Хендерге, Шеми и Чиргаки. Эта местность представлена мелкосопочным или низкогорным сильно расчлененным рельефом.

Древесная растительность в степях Тывы представлена уремой Енисея и его притоков. Лесостепного района, характерного для Минусинской котловины, в Тыве нет [Сушкин, 1914].

Для животного населения типичны многие петрофильные виды – *Tadorna tadorna*, *Tadorna ferruginea*, *Aquila rapax nipalensis*, *Oenanthe oenanthe* и другие.

Убсу-Нурская котловина резко отличается по ландшафтам от лежащих севернее территорий. В пределы рассматриваемой территории входит только самая крайняя северная часть Котловины Больших Озер Монголии. Ограниченная с северо-запада и севера горами Убсу-Нурская котловина отличается наиболее сухим климатом в среднесибирской части Алтай-Саянского экорегиона. Котловина представлена пустынными и полупустынными ландшафтами. Здесь проходит северная граница сухих пустынь Монголии. Безлесые склоны гор, опустыненные степи, исключительно высокая континентальность климата – характерные черты

котловины. Для неё типичны наклонные равнины предгорных шлейфов, которые к югу постепенно переходят в равнинные участки долины р. Тес-Хем. В восточной части котловины расположен средневысотный хр. Агар-Даг-Тайга, к юго-востоку от которого среди гранитных останцев находятся значительные массивы барханных песков. Южные склоны хребта Агар-Даг также весьма круты и скалисты.

Скалистые участки занимают в Убсу-Нурской котловине наиболее значительные по величине площади как в остепненных мелкосопочниках, так и по окраинам днища котловины в предгорьях обрамляющих ее хребтов. Склоны хр. Танну-Ола южной экспозиции и пересекающие их крутых и пологих сухих логов на всем протяжении представлены каменистыми ландшафтами с многочисленными выходами горных пород (рис. 12).

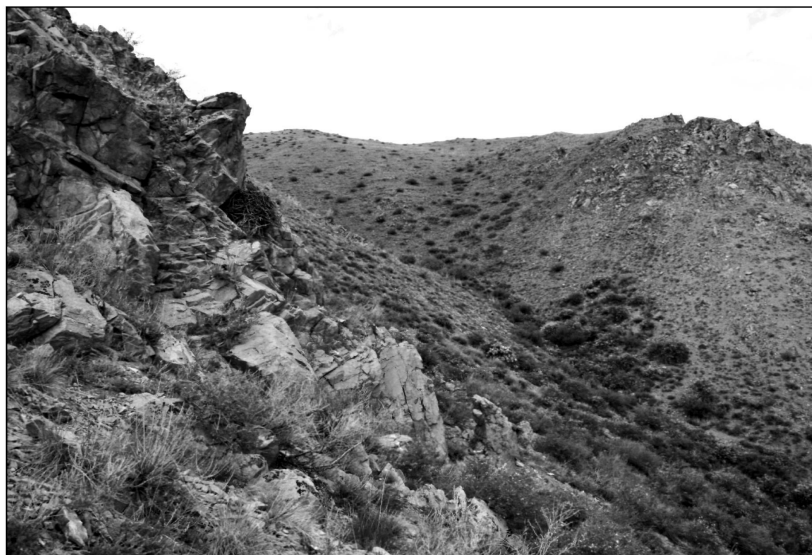


Рис. 12. Каменистые склоны и обнажения горной породы в шлейфовой части хр. Восточный Танну-Ола. Слева на скале гнездо мохноногого курганника

Многочисленные припойменные скальные обнажения имеются в левобережье р. Тес-Хем. Петрофильный комплекс птиц здесь представлен следующими видами: горихвостка-чернушка, каменка-пleshанка, скалистый голубь, обыкновенная пустельга, горный гусь и огарь (*цветная вкладка*, рис. 13).

Особенно интересна в отношении изучения птиц петрофильного комплекса территория к юго-востоку от хр. Агар-Даг, которая представляет собой широкую волнистую равнину с разнообразными по форме и величине останцами массивнокристаллических пород.

На скальных останцах и останцовых хребтах формируются интразональные условия, привлекающие разнообразных птиц. Основу населения здесь составляют преимущественно петрофильные виды (*Buteo hemilasius*, *Aegyptius monachus*, *Falco naumanni*, *Falco cherrug milvipes*, *Petronia petronia*, *Oenanthe pleschanka*, *Monticola saxatilis*, *Phoenicurus ochruros* и др.) и виды, экологически связанные с кустарниковой растительностью (*Emberiza hortulana*, *Emberiza cioides*, *Acanthis flavirostris*, *Lanius isabellinus* и др.). Здесь же, в нижней части скальных поднятий, на каменистых остепненных участках нередки и типичные пустынные виды – каменка плясунья (*Oenanthe isabellina*) и рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris*).

Урэг-Нурская котловина расположена преимущественно в Северо-Западной Монголии, в которой на высоте 1425 м лежит одноименное озеро. Северная часть котловины находится в юго-западной Тыве и представлена, в основном, долиной реки Каргы.

Горный узел, в котором расположена Урэг-Нурская котловина, образован хребтами Цаган-Шибэту и Буршбан-Умун-Саланы-Нуру на северо-востоке и горным массивом Монгун-Тайга на юго-западе [Кузнецов, 1948]. Высокогорный массив Монгун-Тайга образован в основном крупной интрузией гра-

нитов. Вдоль юго-западного края горного массива Монгун-Тайга проходит широкая долина р. Моген-Бурень (бассейн монгольского озера Ачит-Нур) с многочисленными озерами, прослеживающимися до её верховьев [Кушев, 1957].

Зональным типом растительности Урэг-Нурской котловины является степной и пустынно-степной, хотя по северным экспозициям гор имеются участки горнолесного пояса с лиственничной растительностью. Здесь широко распространены горные степи, растительность которых характеризуется тем, что наряду с типичными степными растениями встречаются горные ксерофиты и альпийские формы [Соболевская, 1950].

Предгорья горных хребтов, окружающих котловину, сплошь покрыты каменистыми участками с многочисленными массивными скальными обнажениями. В пределах котловины имеется несколько одиночных останцов (урочище Семигорки) и останцовых хребтов (рис. 14).



Рис. 14. Низкогорные участки хр. Цаган-Шибэту. Места гнездования многих петрофильных видов. Юго-Западная Тыва, июнь 2005 г.

Среднегорье. Среднегорный ландшафтный ярус представлен в засушливых областях горными степями, а в более влажных – горными лесами. Это уже настоящее горное образование со своими отличительными от подстилающих предгорных равнин природными условиями. В среднегорье уже сказывается восхождение воздушных масс, обострение фронтов. В силу своего местонахождения в центре Азии зимой южные макросклоны хребтов подвержены влиянию азиатского максимума [Никольский, 1968], для которого характерны юго-западное перемещение воздушных масс и мощные инверсии температур. Летом определяющее значение приобретает движение воздушных масс с северо-запада и запада. На пути этих влажных ветров стоят мощные хребты Алтая, Западного Саяна и Танну-Ола. Как уже отмечалось выше, наибольшее количество осадков (до 1200 мм и более) получают северные склоны Западного Саяна и западные склоны Восточного Саяна. На южных же экспозициях среднегодовое количество осадков значительно меньше. В среднегорье их выпадает – в горнолесном поясе – до 300 мм, в горностепных районах – 130-200 мм. Основная их масса (60-65%) выпадает в летний период [Бахтин, 1968]. При этом среднегорье горных структур Тывы получает наименьшее количество осадков, что ведет к значительной ксерофиллизации южных макросклонов.

В среднегорье особенно ярко проявляется специфическая особенность гор – вертикальная расчлененность мезорельефа. Особенно велики климатические контрасты склонов, имеющих разную экспозицию и, вследствие различий в инсоляции, имеющих весьма различный облик. Характер поясности здесь наиболее сложный и разнообразный – на одной и той же высоте часто наблюдается чередование фрагментов различных поясов.

На склонах хребтов Восточного и Западного Саяна, обращенных к Минусинской котловине, среднегорье прак-

тически целиком представлено горнолесным поясом, верхняя граница которого расположена на высоте 1700 – 1900 м. В верхнем поясе нередко уродливые деревья – или криволестье, или деревья с очень толстыми низкими стволами и слабо развитыми ветвями. У верхней границы лесная растительность, как и на границе со степью, чередуется с открытыми пространствами. Здесь начинается альпийская зона.

Южный макросклон Западного Саяна характеризуется значительно меньшим количеством осадков, поэтому вместо темнохвойной тайги здесь распространены светлые лиственничники. Темнохвойные породы, представленные кедром, образуют лишь узкую кромку у границы лесного пояса. Степные участки по склонам южной экспозиции проникают высоко в горы. По наиболее крутым каменистым склонам южной экспозиции расположена каменистая степь с разряженной ксерофитной растительностью. Через тонкий почвенный покров часто выходит горная порода. В юго-западной части Саяна, лежащей главным образом по северным притокам Кемчика, степной растительный покров, по крайней мере, по южным, более нагреваемым солнцем склонам, идет до альпийской зоны, переходя в нее без промежуточного лесного пояса, и лесная растительность здесь сопровождает лишь реки и ютится по менее нагретым склонам.

В Восточном Саяне степные ландшафты имеют менее обширный очаговый характер распространения. Степные очаги у нижней границы леса имеются в долине р. Оки. Степные пространства, называемые «убурами», расположены на щербистых склонах южной, юго-западной и юго-восточной экспозиций.

В горных массивах юго-западной части Тывы горные степи проникают до значительных высот и контактируют большей частью с высокогорным поясом [Соболевская,

1950]. Лесной пояс встречается только на северных склонах хребтов Шапшальского и Цаган-Шибэту. Леса состоят в основном из лиственницы и кедра; последний преобладает на высотах более 1700 м, образуя на высоте 1900 – 2000 м верхнюю границу леса. По склонам южной экспозиции, по долинам и котловинам степные ландшафты проникают в лесной пояс, часто придавая местности лесостепной облик. К югу от хребта Цаган-Шибэту леса встречаются редко и занимают ничтожные площади; они располагаются узкими полосами вдоль прирусловой части долин и по нижним частям северных склонов массива Монгун-Тайга. Горные степи, напротив, здесь занимают обширные пространства и поднимаются выше 2000 м над уровнем моря. Таким образом, пояс горных лесов здесь вычленяется пустынно-степными формациями.

Для рассматриваемых гор западной части Тувы характерно присутствие большого числа пустынно-степных и горно-степных птиц, которые проникают сюда из Урэг-Нурской котловины. Здесь более многочисленны по сравнению с восточными районами Тывы такие петрофильные виды, как алтайский улар, сибирский и жемчужный вьюрки, клушица, бородач, горный гусь.

Горные структуры Восточно-Тувинского нагорья в целом представляют собой сильно расчлененное среднегорье. На данной территории преобладает лиственничный горно-таежный ландшафт. На высотах более 1600 – 1700 м днища многих речных долин заросли кустами березки круглолистной. В восточной и особенно северо-восточной части гор в долинных лесах увеличивается количество ели, травяной покров сменяется кустарничковым, появляется моховой покров, возрастает заболоченность; влияние экспозиции склонов сказывается слабее. На южных склонах западной части хребта Академика Обручева, в бассейне пра-

вых притоков р. Каа-Хем, сказывается влияние Тувинской котловины: леса имеют здесь более осветленный вид, в них преобладает лиственница; чистые кедровые леса расположены на высотах 1700 – 2000 м. Однако и здесь велика роль экспозиций. Луга и степи приурочены к котловинам, расширенным участкам долин и склонам, экспонированным на юг. Площадь степных участков увеличивается при приближении к Тувинской котловине, а в Терехольской котловине широко представлены степные и луговые ассоциации; лиственничники встречаются в виде островов в отдельных хорошо увлажненных понижениях.

Среднегорье Восточного и Западного Танну-Ола благодаря почти широтному простиранию хребтов и положению их между двумя котловинами, характеризуются особенно резким различием склонов разной экспозиции. Растительный покров очень пестрый. Здесь накладывается влияние не только аридного климата полупустынь и пустынь Центральной Азии, но и в значительной степени гумидного климата южной тайги Средней Сибири. Это влияние проявляется в большей или меньшей степени в зависимости от экспозиции склонов и абсолютной высоты местности. Северный склон хр. Танну-Ола, открытый к Хемчинской и Улуг-Хемской котловинам, в основном является лесным, часто с густым моховым покровом, под которым лежат многолетние мерзлотные образования. В тех местах, где хребет поднимается над котловинами крутым уступом, лесная растительность сплошь покрывает северные склоны до шлейфов подножья. Верхняя граница горнолесного пояса здесь проходит на высоте 2000–2300 м.

Южные склоны хребтов Танну-Ола и Сангилен, обращенные к Убсу-Нурской котловине, почти безлесны и являются как бы продолжением полупустынных ландшафтов Убсу-Нурской котловины (рис. 15).



Рис. 15. Остепненные среднегорья южного макросклона хр. Восточный Танну-Ола. Тыва, долина р. Харалыг-Хем 2009 г.

В восточной части хребта Танну-Ола ниже водораздельных гольцов, тундр и редколесий, с переходом от вершин к склонам сразу же начинается горно-таежная зона. Однако развитие зоны вниз по склону здесь гораздо более ограничено, а влияние отдельных элементов рельефа на распределение растительности более резкое. На высоте 1700-1800 м таежная зона уже перестает быть сплошной, редкостойные лиственничники часто прерываются участками горных луговых степей, а затем отступают на теневые склоны. К западу от Овюрского тракта таежная зона по южному склону хребта представлена в виде разобщенных лесных массивов, приуроченных к межгорным долинам в понижениях рельефа. Таким образом, леса сосредоточены преимущественно в верхней части хребтов Танну-Ола и Сангилен [Носин, 1957; Макунина, 2010].

Для степных склонов в аридных районах характерны резкие и достигающие большой амплитуды суточные колебания температуры, способствующие интенсивному физическому выветриванию. Эти процессы обуславливают широкое распространение скально-каменистых местообитаний на южном макросклоне хр. Танну-Ола, представленных каменистыми склонами, осыпями обломочного материала, скальными обнажениями и останцами, образованными эффузивно-осадочными породами и гранитами. Особенно широкое распространение они получают по склонам узких глубоких речных долин и сухих ущелий, пересекающих южный макросклон хребта (рис. 16, *цветная вкладка*, рис. 17).



Рис. 16. Обнажения горной породы на склонах хр. Танну-Ола в долине р. Ирбитей. Тыва, 2005 г.

В целом для южных склонов Тувинских гор, ограничивающих с севера Убсу-Нурскую и Урэг-Нурскую котловины, характерно вычленение горнолесного пояса пустынно-степными формациями. Особенно характерно это явление

для среднегорья хребтов Западный Танну-Ола и Цаган-Шибэту, где проявляется значительное влияние аридного климата полупустынь Центральной Азии. В результате выклинивания лесного пояса становится возможным обмен между высокогорьями и степными сообществами среднегорья, низкогорья и предгорной равнины [Седельников, 1988].

В целом для южных склонов Тувинских гор, ограничивающих с севера Убсу-Нурскую и Урэг-Нурскую котловины, характерно вычленение горнолесного пояса пустынно-степными формациями. Особенно характерно это явление для среднегорья хребтов Западный Танну-Ола и Цаган-Шибэту, где проявляется значительное влияние аридного климата полупустынь Центральной Азии. В результате выклинивания лесного пояса становится возможным обмен между высокогорьями и степными сообществами среднегорья, низкогорья и предгорной равнины [Седельников, 1988].

В среднегорье количество равнинных видов все еще значительно и часто превышает количество горных видов, последние могут иногда выходить довольно далеко за пределы гор в равнины при наличии вертикального расчленения рельефа. Однако здесь уже есть ряд специфических горных видов, связанных с горами, в основном с вертикально расчлененным рельефом (в основном это касается береговых скальных обрывов) и берегами быстротекущих горных рек и ручьев [Беме, 1984; 2001].

Высокогорье. В горах Восточной Сибири высокогорья получили название гольцов. Существенной особенностью гольцовых формаций является то, что луговая растительность здесь низводится по площади на положение второстепенной. Видное место занимают фитоценозы, образованные мхами и лишайниками, а также кустарничками и кустарниками.

Высокогорье охватывает верхний ярус гор с высоты 1700–2300 м. Характерной особенностью высокогорий региона является повсеместное распространение вне зависимости от гу-

мидности или аридности климата на верхних уровнях горных хребтов и отдельных высоких поднятий горно-тундровой растительности, которая как бы накрывает сверху прочие высокогорные сообщества и образует хорошо выраженный пояс [Седельников, 1988]. Для высокогорного яруса также характерно сочетание альпийских лугов и горных тундр (последние наиболее распространены в её восточной части). Что касается безлесных склонов и безлесных гор вообще, то здесь нижнюю границу высокогорного яруса целесообразно проводить по верхней границе высокогорной петрафитно-разнотравной дерновинно-злаковой степи [Банзрагч, 1978].

В Саянах выше горно-таежного пояса находится высокогорный пояс. Нижнюю часть альпийской зоны составляют роскошные субальпийские и альпийские луга с высокой травой, частью чередующиеся с островками верхней зоны леса. Выше лежит область альпийских кустарников – карликовой березки и рододенрума золотистого, и еще выше значительные площади заняты каменной альпийской тундрой, с приземистой травянистой растительностью и лишаями. Эти ландшафты чередуются с каменными россыпями и курумами, нередко почти совсем лишенными растительности. До линии вечного снега Саяны не доходят.

В высокогорной части Саян распространены куполообразные гольцы или остроконечные вершины альпийского типа, поднимающиеся до 3000 м и покрытые россыпями и осыпями крупнообломочного остроугольного материала, образующего курумы. В Восточном Саяне на самых высоких хребтах встречаются незначительные по площади современные ледники, преимущественно карового типа – в районе пика Топографов, ледника Стальнова на хребте Крыжина, на горе Пирамида, ледника Кусургашева в верховьях р. Орзагай на Канском белогорье. В Западном Саяне гольцовый пояс хотя и характеризуется влажными субальпийскими и альпийскими лугами и высокогорной тундрой, но он

значительно суше, чем высокогорный пояс Восточного Саяна. Поэтому здесь широко распространены участки каменистой и щебнистой тундры, обычно на высотах 1800–2000 м.

В Саянских горах по А.И. Толмачеву [1948] сочетаются черты гольцов и высокогорий альпийского типа. Высокогорья северных склонов отличаются относительно большим количеством осадков и значительным снежным покровом зимой и, вследствие этого, иногда выраженным луговым поясом, приближаясь к высокогорьям альпийского типа. Высокогорья же южных склонов, имеющие небольшое количество осадков, незначительный снежный покров и преобладание тундровых фитоценозов, приближаются к высокогорьям гольцового типа.

Высокогорная растительность в Саянах подразделяется на три пояса – субальпийский (подгольцовый), альпийско-гольцовый и нивальный (снежный или каменный).

Согласно Л. И. Малышеву [1965], подгольцовый пояс – это переходная зона от лесного пояса к гольцовому. В дальнейшем он характеризовал подгольцовый пояс как субальпийский, отмечая, что переходным поясам присуща комплексность, которая выражается в совмещении типов и классов формаций растительности, специфических для соседних основных поясов. При этом переходные пояса не являются экотонами, так как представляют природный ландшафт из сочетания нескольких типов растительности, а не границу между двумя сообществами [Малышев, 1984]. Эта особенность отчасти проявляется в видовом составе, экологии и размещении птиц в биотопах субальпийского пояса Саян.

Альпийско-гольцовый пояс занимает основную часть высокогорий. Его ширина по вертикали при достаточной высоте гор достигает 900 м во влажном климате и 600 (700) м в аридном. Верхняя граница леса, образующая нижнюю границу высокогорий, колеблется в значительных пределах: от 1450-1650 м на западе [Красноборов, 1961] до 2000-2200 м на востоке [Малышев, 1965]. Таким образом, нижняя гра-

ница высокогорного пояса в Саянах соответствует верхнему пределу распространения древесной растительности, в связи с чем данный ландшафтный ярус складывается из самых верхних частей лесного пояса (редколесья), пояса субальпийских кустарников, горно-лугового (субальпийского и гольцового) и горно-тундрового поясов.

Нивальный пояс в Саянах имеет крайне незначительное, фрагментарное проявление. Он простирается выше климатической линии вечных снегов на вершинах хребтов, превышающих уровень 2500 м во влажном климате и 2700 (3000) м в континентальном. В предельных случаях его ширина 400 – 700 м. Для пояса свойственно слабое развитие высших растений, и он может быть охарактеризован как высокогорная каменная пустыня [Малышев, 1965]. Наиболее характерны фрагменты нивального пояса на хребте Пограничном и в Центральной части Восточного Саяна, где проявляются в виде следов оледенения (ледники на пике Топографов, Грандиозном, Стальнова, Кусургашева) и каменных вулканических плато Шивит-Тайга и Дербит-Тайга.

Хорошо выраженный здесь субнивальный пояс является местом обитания многих типичных высокогорных птиц петрофильной группы – *Phoenicurus erythrogaster*, *Leucosticte arctoa*, *Prunella collaris*, *Prunella himalayana*, *Delichon dasypus*, *Tetraogallus altaicus* [Ким, Баранов, 1974; Баранов, 2003].

Горные сооружения Юго-Западной Тывы имеют суrowsый высокогорный климат с резкими колебаниями температур, обильными осадками и сильными ветрами. На высотах свыше 2000 м отрицательные температуры и снегопады возможны в любой месяц года. Немногочисленные реки имеют сравнительно постоянный уровень, сохранению которого способствуют широко распространенные озера. Как уже говорилось, горные степи здесь проникают до значительных высот и контактируют большей частью с высокогорным поясом [Соболевская, 1950]. Собственно высокого-

рье очень мозаично и занято, в основном, тундровыми ассоциациями и каменисто-щебнистыми пустошами.

Специфические экологические условия данной горной области привлекают многие высокогорные типично петрофильные формы птиц, которые обитают только в этой части эко-региона – *Gypaetus barbatus*, *Pyrrhocorax graculus*, *Leucosticte brandti*, *Emberiza buchanani*. Наиболее многочисленны здесь по сравнению с восточными районами Тывы алтайский улар, сибирский выюрок, клушица, горный гусь и др.

На хребтах **Танну-Ола** и **Цаган-Шибэту** высокогорный ярус слагается из самых верхних частей лесного пояса (субгольцовое редколесье), пояса субгольцовых кустарников, горно-лугового, высокогорно-пустынного, представленного здесь высокогорными опустыненными степями и горно-тундрового пояса. В Западном Танну-Ола в отдельных местах над узкой плосковершинной водораздельной частью хребта (высотой 2200 – 2400 м) возвышаются (до 3000 м) альпийские формы рельефа (рис. 18).



Рис. 18. Хребет Западный Танну-Ола. Верховье р. Саглы, 2006 г.

Восточный Танну-Ола ниже и не имеет альпийских форм, а плоский водораздел его не превышает 2600 м. Отличительной чертой рельефа его вершинной части является наличие больших площадей древних выровненных поверхностей, а также существование крупных продольных депрессий, разделяющих хребет на отдельные гольцовые гряды полого-увалистой формы со слабой расчлененностью, наиболее значительной из них является депрессия оз. Кара-Холь, расположенная на высоте 1600 – 1700 м.

Верхняя граница леса по северному склону в Восточном Танну-Ола проходит на высоте 2000 – 2100 м, что почти совпадает с плоскими вершинами хребта, а в Западном Танну-Ола – на высоте 2200 – 2300 м, т.е заметно ниже водораздела. Поэтому в Западном Танну-Ола в системе вертикальных природных зон хорошо выражен пояс высокогорных лугов и частично горной тундры, тогда как на платообразных вершинах Восточного Танну-Ола преобладает лиственнично-кедровое редколесье на фоне ерниковых зарослей кустарниковой березки, таволги альпийской и курильского чая, среди которого выступают отдельные гольцы.

Высокогорья хребта Сангилен, занимающие в общей сложности немалую площадь, представлены в основном платообразными плоскоокруглыми поверхностями, реже конусами или резкими зубчатыми альпийскими формами. Высокогорный ландшафт образован сочетаниями каменистых нагромождений, горной тундры и горных лугов. Менее распространены в высокогорном поясе редколесья, встречающиеся на фоне сплошных зарослей кустарников субальпийского типа. Наиболее высокие плосковершинные хребты центральной части Сангилена заняты преимущественно низкотравными альпийскими лугами с большим участием элементов каменистой и лишайниково-травянистой горной тундры. На хребтах юго-восточной группы тундровые элементы раз-

виты слабее, а горные луга заметно остепнены и напоминают высокогорные луговые степи Западного Танну-Ола.

В целом можно отметить, что природные условия высокогорья более однообразны, чем в среднегорье, хотя для гор южной Тывы еще сказывается влияние подстилающих полупустынь Центральной Азии, что особенно проявляется в западной части региона. Это отражается и на распределении здесь птиц. По характеру своего обитания их можно подразделить на несколько групп: субгольцового редколесья, субгольцовых и гольцовых кустарников; высокогорных степей, низкотравных горных лугов и горных тундр, высокогорных скал и осыпей. Горно-тундровая группа в высокогорье южно-палеарктических горных стран представлена только на Алтае и Саянах, являющихся переходом от южных гор к северным.

Горы средней высоты, такие как Алтай и Саяны, не имеющие ярко выраженного альпийского пояса, но с хорошо проявляющейся вертикальной поясностью, испытывают существенное влияние окружающих их степей и полупустыни, что сказывается на составе и особенностях структуры группировок птиц опустыненных склонов гор. Безлесные склоны нижнего и среднего пояса гор среди пустыни и пустынные низкогорья носят уже печать той пустынной зоны, в которой они расположены, что выражается как в составе растительного покрова и фауны, в чем-то общих с плакорной пустыней, так и отчасти в сходстве группировок организмов, приобретающих в горах особую специфичность.

Сухие остепненные низкогорья хребтов Танну-Ола, Сангилен, Монгун-Тайга резко отличаются от горных структур по составу животного населения и растительности, имеют меньшее видовое разнообразие и должны рассматриваться как скальные, петрофильные варианты биоты северных пустынь умеренного климатического пояса.

Пустынные низкогорья, останцевые горы и относительно невысокие хребты со слабовыраженной вертикальной поясностью, для которых характерно выпадение некоторых высотных поясов, например, лесного, расположенные среди пустыни, а также опустыненные нижние части склонов высоких горных поднятий, граничащие с плакорной пустыней, могут объединяться под понятием «аридные горы» [Залетаев, 1976]. Такими горными структурами являются останцевый хребет Агар-Даг-Тайга, Хурен-Тайга и отроги горного массива Монгун-Тайга (рис. 19).



Рис. 19. Отроги горного массива Монгун-Тайга. Тыва, 2005 г.

Многие процессы в этих местностях обуславливаются засушливостью и слабой водообеспеченностью территории на фоне высоких температур воздуха и поверхности грунта в условиях повышенной инсоляции, что экологически сближает открытые биотопы аридных склонов с условиями окружающей пустыни и позволяет расселяться по ним некоторым равнинно-пустынным видам до значительных вы-

сот. Вместе с тем следует указать на экологическую специфику аридных гор как скального природного образования, которая непосредственно отражается на составе авифауны.

Горы и межгорные котловины среднесибирской части Алтай-Саянского экорегиона обладают высокой ландшафтной мозаичностью и колоссальным разнообразием местообитаний переходного горно-таежно-степного характера с большой мозаичностью микроклиматических условий, с присутствием мезофильных участков, разнообразием субстрата и растительных группировок, которые создают благоприятные условия для обитания различных по экологическим требованиям птиц.

Резюмируя, можно сказать, что в пределах южной части Средней Сибири открытые пространства, потенциально пригодные для гнездования петрофильных видов, представлены различными типами ландшафтов. В нижнем и среднем высотных ярусах они образованы пустынно-степными и горностепными формациями, занимающими различные по величине площади в северных и южных межгорных котловинах и склонах гор разной экспозиции. Открытые ландшафты верхнего яруса гор образованы различными типами растительных сообществ субальпийского, альпийско-гольцового и нивального поясов. Общая картина распространения открытых ландшафтов в горах и межгорных депрессиях южной части Средней Сибири показана на рис. 20.

2.3. Общие закономерности ландшафтного распределения петрофильных видов птиц южной части Средней Сибири

Большинство птиц распространено по территории Алтае-Саянского экорегиона сравнительно широко, и лишь немногие приурочены к определенным биотопам и ландшафтным ярусам. Что касается горных птиц и, в частно-

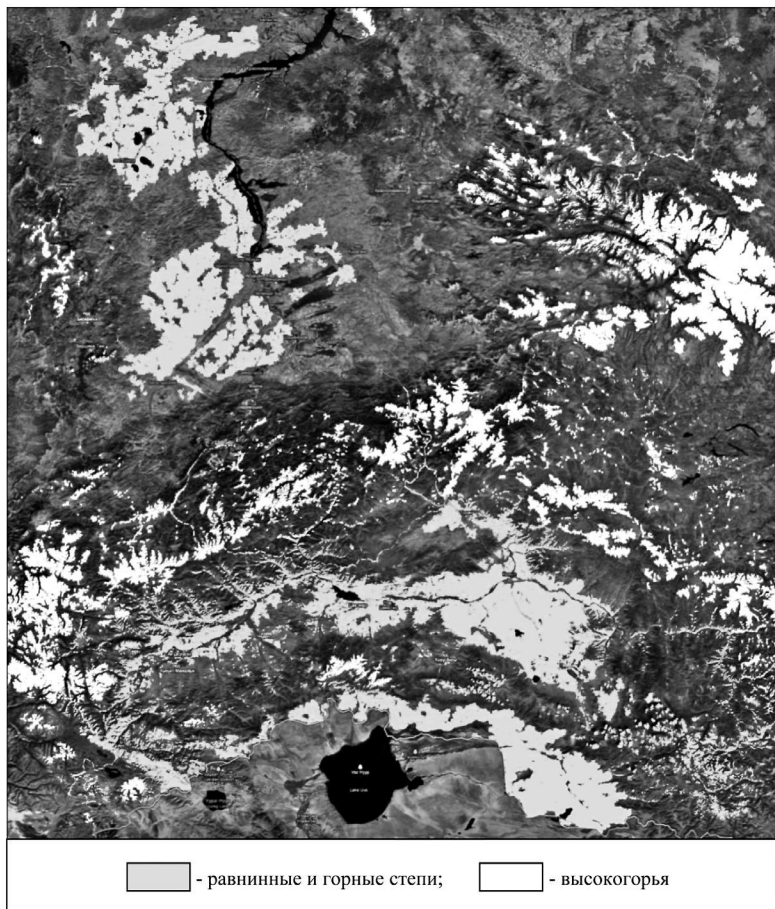


Рис. 20. Распространение открытых ландшафтов в горах и межгорных котловинах южной части Средней Сибири

сти, представителей, относящихся к петрофильному комплексу, то их распространение в степных, вертикально-расчлененных ландшафтах равнин можно объяснить двояко. Во-первых, это явление может носить вторичный характер: горные птицы, расселяясь, могли занять места определенного сходства (вертикальное расчленение) с ландшаф-

тами высокогорий. Во-вторых, горные птицы, распространенные в равнинных степных ландшафтах, могли остаться здесь со времен, предшествовавших интенсивному горообразованию, после чего часть популяции поднялась вверх, а часть осталась жить в условиях равнин.

При сравнении характера распространения отдельных видов и их группировок, относящихся к разным фаунистическим комплексам, отмечается одна общая закономерность: попадая в горный ландшафт, виды разных фаунистических типов занимают местности, отвечающие требованиям их сложившейся экологической специфики, причем нередко представляется возможным выделение небольшого числа основных факторов, определяющих размещение тех или иных группировок птиц. [Степанян, 1959]. Например, значительная часть видов монгольского комплекса южной части Средней Сибири связана в своем распространении с вертикальным расчленением рельефа на открытых пространствах, что и определяет их распространение в различных ландшафтных ярусах.

Связь вида с определенным типом ландшафта, его абиотическими компонентами, растительными сообществами, животным населением определяется морфофизиологической адаптацией и регулируется поведенческими стереотипами, которые выработались в процессе его филогенеза. Она обусловлена некоторыми факторами в среде его обитания, имеющими значение для существования и размножения вида.

По характеру биотопической приуроченности птиц обычно подразделяют на стенотопов и эвритопов. Несколько расширив это понятие, можно говорить о стено- и эвриландшафтном распределении. В связи с этим представляется возможным разделить всех петрофильных птиц на 3 группы соответственно их связи с определенными местообитаниями:

1) виды, строго приуроченные к одному ландшафту. К данной группе относятся те элементы петрофильной

группировки, чье обитание связано с водоемами или абсолютной высотой местности. Часть представителей этой группы – типичные горные виды, гнездящиеся исключительно в высокогорье, распространение других, напротив, связано с подгорными равнинами и предгорьями, и в вышележащие пояса гор эти птицы не проникают;

2) виды, имеющие максимум численности в пределах одного высотного пояса, в котором они находят оптимальные условия для гнездования, однако мозаичные условия, обусловленные особенностями природно-климатических условий, и наличие подходящих гнездовых станций способствуют проникновению этих птиц в соседние ландшафты. К данной группе принадлежит большинство видов петрофильного комплекса;

3) виды, широко распространенные, имеющие равную численность в нескольких ландшафтах либо ее постепенное уменьшение от одного из наиболее предпочитаемых ландшафтов. Эта группа немногочисленна, главным образом, потому, что весьма суровые условия высокогорий препятствуют проникновению сюда большинства видов птиц, населяющих в гнездовой период скально-каменистые местообитания в нижнем и среднем ярусах гор.

Необходимо отметить, что подобное деление довольно условно, поскольку связь петрофильных видов с окружающими ландшафтами носит вторичный характер. Птицы, гнездящиеся на скалах, обычно обитают в открытых ландшафтах: зональных и горных степях и полупустынях, альпийских лугах и каменистых тундрах, широких речных долинах, распадках или хотя бы частично связаны с ними. Однако большинство видов петрофильного комплекса приурочено, прежде всего, к различного рода скальным образованиям.

Абсолютная высота как фактор, непосредственно влияющий на организм, не представляет существенного значения для подавляющего большинства видов птиц, населяю-

щих горные территории. Действие этого фактора проявляется, по-видимому, определенным температурным режимом, влажностью и тонкими специфическими особенностями растительных группировок и беспозвоночных животных как трофического объекта [Степанян, 1959, 1960].

Однако в биотопах скал и осыпей все же выделяется так называемая высокогорная группа альпийских скал и осыпей, чье распространение, помимо связи с вертикальным расчленением рельефа, зависит от высоты над уровнем моря. К ним относятся такие автохтоны высокогорий, как альпийская галка, альпийская завирушка, гималайская завирушка, краснобрюхая горихвостка, снежный, гималайский и сибирский вьюрки, жемчужный вьюрок, большая чечевица. Эти виды обитают только в гольцовом поясе и за его пределами в гнездовой период практически не встречаются, спускаясь в нижележащие пояса только в постгнездовой период или в поисках корма.

Распространение же большинства петрофильных видов связано не столько с высотой местности над уровнем моря, сколько с наличием соответствующих местообитаний в виде различных форм вертикального расчленения рельефа. В этом случае при наличии на предгорных равнинах скальных обнажений, обрывистых берегов, останцев, «языков» крупнокаменистых осыпей, а также сравнительно небольшого расчленения рельефа, формируются условия, необходимые для обитания целого ряда горных видов птиц. Примером может служить распространение клушицы по скалистым берегам Енисея, а также гнездование на скальных останцах Убсу-Нурской котловины, целого комплекса горных видов, среди которых мохноногий курганник, пестрый каменный дрозд, каменный воробей, горихвостка-чернушка, бледная завирушка, горная чечетка и др. Вместе с тем ряд видов зональных ландшафтов может в своем распространении проникать в среднегорный и даже высокогорный пояс.

Разнообразие экспозиций, крутизны склонов и высотных положений сходных биотопов создает множественность условий, в которых обитают птицы. Это приводит, с одной стороны, к возникновению у некоторых обитателей гор известной эврибионтности (что позволяет им шире использовать территорию), и с другой – к образованию специализированных форм организмов, использующих те экологические ниши, которые имеют переходный характер и возникают при «наложении» пустынно-степных условий на горные поднятия. Ряд горных видов обитает на небольших высотах предгорья либо на подгорной равнине, где они придерживаются, главным образом, устьевых участков горных долин, ущелий, скал и осыпей останцевых образований. Здесь гнездятся такие виды, как алтайский улар, скалистый голубь, скальная ласточка, горихвостка-чернушка, каменка-плешанка и др. На водоемах подгорной равнины обитает горный гусь, горная трясогузка. Вплоть до гольцового пояса проникают такие птицы зональных ландшафтов как степной орел, беркут, обыкновенная пустельга, обыкновенная каменка, домовый сыч.

Таким образом, можно сказать, что картина распределения птиц в горах и межгорных котловинах исследуемого региона отличается смешением группировок птиц различного экологического характера на относительно небольшом пространстве на разных высотах не только в сезон послегнездовых перемещений популяций, но и в репродуктивный период [Баранов, 2007]. Эта общая для авифауны Алтае-Саянского региона закономерность касается и элементов петрофильной группировки. На одной высоте можно встретить рядом гнездящихся горных птиц и виды типично зональных группировок, например, снежного вьюрка и обыкновенную каменку, горного гуся и черного коршуна и т.д. [Баранов, 2011].

Взаимопроникновение равнинных и горных птиц осуществляется различными путями. Для петрофильных птиц проводниками служат фрагменты останцевых гряд, спускающиеся с гор «языки» осыпей, курумов и другие формы расчленения мезорельефа. В горах Алтая и Саян данные образования выполняют двойную функцию, являясь одновременно руслом для расселения равнинных птиц в горы и горных форм в предгорья и на подгорную равнину. Птицы типично зональных пустынно-степных ландшафтов (плакорные степи), пользуясь участками метаморфизированной степи на склонах гор, на водораздельных хребтах, по степным местам обитания, поднимаются высоко в горы, иногда минуя ущелья и долины. Такой тип расселения равнинных птиц в горах называется «лестничным» [Залетаев, 1976]. Причина взаимопроникновения, по-видимому, заключается не только в мозаичности условий и разнообразии среды обитания, но и в экологической пластичности самих птиц, позволяющей им занимать сразу несколько сходных типов местообитания.

Районами наибольших контактов горных и равнинных птиц оказываются среднегорья (особенно в устьевых участках долин и ущелий) и подошвы горных склонов при наличии скал и вертикального расчленения мезорельефа. Именно здесь наблюдаются качественное разнообразие и наибольшие суммарные количественные показатели численности населения птиц [Баранов, 1985, 1991].

В ходе исследований был выявлен ряд особенностей, связанных с адаптациями в размещении гнезд петрофильных видов птиц относительно экспозиции склона и частей света. Влияние экспозиции склона может быть прямым (степень освещенности и обогрев самого гнезда) и косвенным (через растительные ассоциации). Большинство видов птиц скал и каменистых осыпей предпочитает экспозиции склонов преимущественно южного ориентирования, лучше прогреваемых и лишенных высокоствольной растительно-

сти (каменка-плешанка 94%, мохноногий курганник 80%, пестрый каменный дрозд 67%, горихвостка чернушка 66%, обыкновенная каменка 64% и др.). Лишь для немногих видов экспозиция склона, по-видимому, имеет менее существенное значения (белопоясный стриж, воронок), но и они практически не гнездятся на склонах гор, экспонированных строго на север.

Распространение отдельных петрофильных видов может быть объяснено реализацией некоторых скрытых потенциалов экологической пластичности в специализированных условиях региона. Например, гнездование горного гуся и мохноногого курганника на деревьях, черного коршуна на скалах, клушицы в селитебных ландшафтах [Клецкин, 1981; Баранов 1991а]. Проявление экологической пластичности связано, по-видимому, с недостатком мест для устройства гнезд при довольно высокой плотности населения птиц в определенных биотопических группировках.

Таким образом, общая картина распространения петрофильных видов птиц в горах и межгорных депрессиях южной части Средней Сибири определяется сочетанием комплекса условий, характерных для региона, и потребностями самой группы. Важнейшими факторами, определяющими распространение как отдельных элементов, так и всего петрофильного комплекса птиц, являются экспозиция склона и наличие различных форм вертикального расчленения мезорельефа в виде скальных останцов, береговых скальных обрывов, скальных обнажений куэстовых гряд, каменистых осыпей по склонам гор и др. Значительное влияние на распространение многих видов исследуемой группы оказывают широтная зональность и высотная поясность и связанный с ними характер распространения различных типов открытых ландшафтов. Распространение некоторых видов, помимо связи с открытыми пространствами и расчленением мезорельефа, зависит от высоты местности над уровнем моря.

Таблица 2

Аннотированный список петрофильных видов птиц южной части Средней Сибири

№	Вид	Степень петрофильности	Авифаунистический комплекс	Ландшафтные ярусы		
				Подгорные равнины и предгорья	Среднегорье	Высокогорье
1	2	3	4	5	6	7
1	Черный аист <i>Ciconia nigra</i> L.	Ф	ТП	п/Р	п/Р	
2	Горный гусь <i>Eulabeia indica</i> Latham	Ф	М	п/ОБ	п/ОБ	п/ОР
3	Огарь <i>Tadorna ferruginea</i> Pallas	Ф	М	п/М	п/Р	
4	Пеганка <i>Tadorna tadorna</i> L.	Ф	М	п/ОБ		
5	Черный коршун <i>Milvius migrans lineatus</i> Gr.	Ф	ШИР	п/М	п/Р	
6	Мохоногий курганник <i>Buteo hemilasius</i> Temminck et Schlegel	Ф	М	п/ОБ – h	п/ОБ – h	егг
7	Степной орел <i>Aquila rapax nipalensis</i> Hjdg	О	М	п/Р	п/Р	п/Р
8	Беркут <i>Aquila chrysaetos chrysaetos</i> <i>A. c. kamischatica</i> Sev.	Ф	ГОЛ	п/Р – h	п/Р – h	п/Р – h

1	2	3	4	5	6	7
9	Бородач <i>Gypaetus barbatus hemachalanus</i> Nut.	О	Т	н/Р	н/Р – h	н/Р – h
10	Черный гриф <i>Aegypius monachus</i> L.	О	М	н/Р – h	н/Р – h	err – h
11	Кречет <i>Falco rusticolus intermedius</i> Gloger	Ф	А	err – h	err – h	н/Р – h
12	Балобан <i>Falco cherrug cherrug</i> <i>Falco cherrug milvipes</i> Jerdon	Ф	М	н/Р – h	н/Р – h	н/Р – h
13	Сапсан <i>Falco peregrinus peregrinus</i> Tunst	Ф	ШИР	н/Р – h	н/ОБ – h	err/ОР
14	Степная пустельга <i>Falco naumanni</i> Fleischer	О	М	н/Р		
15	Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i> L.	Ф	ШИР	н/Р – h	н/Р – h	err/Р
16	Алтайский улар <i>Tetraogallus altaicus</i> Gebler	Ф	М	н/Р – h	н/Р h	н/ОБ h
17	Скальный голубь <i>Columba ruprestis</i> Pall.	О	М	н/Р	н/Р	
18	Филин <i>Bubo bubo yennensis</i> <i>Bubo bubo sibiricus</i> Gl.	Ф	ТП	н/Р h	н/Р h	
19	Домовый сыч <i>Athene noctua plumipes</i> Sw.	Ф	М	н/ОБ – h	н/ОБ – h	aest – h

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
20	Белополярный стриж <i>Apus pacificus</i> Lath.	О	К	н/ОБ	н/ОБ	
21	Удод <i>Uruba erops</i> L.	Ф	ШИР	н/ОБ		
22	Скальная ласточка <i>Ptyoprogine rupestris</i> Scop.	О	М	н/Р	н/Р	
23	Городская ласточка <i>Delichon urbica urbica</i> L.	О	ТП	н/ОБ		
24	Восточный воронок <i>Delichon dasyurps</i> Bon.	О	К		н/Р	н/Р
25	Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea melanope</i> Pall	Ф	ТП	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ
26	Белая трясогузка <i>Motacilla alba dukhumensis</i> Sykes <i>M. a. baicalensis</i> Swinh.	Ф	ТП	н/Р	н/Р	tr
27	Маскированная трясогузка <i>Motacilla personata</i> Gould	Ф	М	н/М	н/ОБ	tr
28	Клушица <i>Puffinorax puffinorax brachyurus</i> Sw.	О	М	н/Р- h	н/М – h	н/Р- h
29	Галка <i>Corvus monedula</i> L.	Ф	ТП	н/Р		
30	Альпийская галка <i>Puffinorax graculus forsythi</i> Stol.	О	Т	h	h	н/Р – h

1	2	3	4	5	6	7
31	Даурская галка <i>Corvus dauricus</i> Pallas	Ф	М	n/P	n/OБ	
32	Ворон <i>Corvus corax</i> Dresser.	Ф	ГОЛ	n/OP- h	n/P – h	n/P – h
33	Оляпка <i>Cinclus cinclus baicalensis</i> L.	Ф	ТП	n/P	n/P – h	n/P
34	Альпийская завирушка <i>Prinella collaris erythropygia</i> Swinh.	О	Т			n/P
35	Гималайская завирушка <i>Prinella himalayana</i> Blyth	О	Т			n/OБ
36	Бледная завирушка <i>Prinella fulvescens dahurica</i> Tacz.	Ф	М	n/P	h	n/OБ
37	Обыкновенная камбанка <i>Oenanthe oenanthe oenanthe</i> L.	Ф	ГОЛ	n/M	n/M	n/OБ
38	Камбанка-плешанка <i>Oenanthe pleschanka</i> Lerechin	О	М	n/OБ	n/P	
39	Пестрый каменный дрозд <i>Monticola saxatilis turkestanicus</i> Zarud.	О	М	n/OБ	n/OБ	
40	Горихвостка-чернушка <i>Phoenicurus ochruros phoenicuroides</i> Horsf. et Moore	О	М	n/OБ	n/OБ	
41	Краснобрюхая горихвостка <i>Phoenicurus erythrogaster</i> Guldenstadt	О	Т			n/P

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
42	Каменный воробей <i>Petronia petronia brevisrostris</i> Tacz.	О	М	n/OБ h	n/OБ	
43	Снежный выюрок <i>Montifringilla nivalis alpicola</i> Pall.	О	Т	h	h	n/OБ – h
44	Гималайский выюрок <i>Leucosticte nemoricola altaica</i> Evers.	Ф	Т	h	h	n/P – h
45	Жемчужный выюрок <i>Leucosticte brandti margaritacea</i> Mad.	О	Т	h	h	n/P – h
46	Сибирский выюрок <i>Leucosticte arctoa arctoa</i> Pall. <i>Leucosticte arctoa cognate</i> Mad.	О	Т	h	h	n/OБ – h
47	Большая чечевица <i>Carpodacus rubicilla kobdensis</i> Such.	О	Т	aest – h	aest – h	n/P – h
48	Монгольский снегирь <i>Vicapetes mongolicus</i> Sw.	О	М	n/P		
49	Скальная овсянка <i>Emberiza buchanani</i> Blyth.	О	М	n/P	n/P	

Примечание: В числе указаны характер пребывания, в знаменателе – обилие. Для обозначения характера пребывания использованы сокращения, предложенные П.П. Сушкиным (1925): n – гнездящийся вид; h – обитающий в зимний период; aest – встречается летом, но размножение не доказано; est – регулярно залетный вид; tr – пролетный.

Для обозначения обилия использована шкала по А.П. Кузьякину (1962): ОР – очень редкий (менее 0,1 особей/ км²); Р – редкий (0,1-0,9 особей/ км²); ОБ – обычный (1-9 особей/ км²); М – многочисленный (10-99 особей/ км²).

Для обозначения степени петрофильности использованы сокращения: О – облигатный петрофильный вид, Ф – факультативный петрофильный вид.

Глава 3.

ПРОСТРАНСТВЕННО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПЕТРОФИЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

3.1. Видовое разнообразие и плотность населения птиц скально-каменистых местообитаний

Скалы и осыпи широко распространены от равнин предгорий до высокогорных хребтов. На подгорных равнинах они представлены в виде остаточных горных гряд и отдельных останцов. В предгорье это осыпи и аллювиальные обнажения в долинах и по берегам рек. Здесь в узких ложбинах, щелях среди скал создаются весьма пестрые условия, позволяющие расти и развиваться не только типичным степным, но и растениям, характерным для других растительных зон. Здесь наиболее богатый видовой состав кустарников и полукустарников – роза иглистая, жимолость, барбарис, таволга, крыжовник, рододендрон даурский и другие. Все это привлекает сюда большое количество разнообразных птиц, среди которых петрофильные виды: каменный воробей, пестрый каменный дрозд, скальная овсянка, бледная завирушка, каменка-плешанка, горихвостка-чернушка и др.

Там, где есть выходы скал, останцы и крупнокаменистые россыпи (особенно на южных склонах, всегда сильнее эрозированных), условия отличаются от типично степных и имеют интразональный характер. В таких условиях плот-

ность населения и видовой состав птиц заметно возрастают. Существенное влияние на видовой состав птиц скально-каменистых биотопов оказывает орнитофауна окружающих ландшафтов. Эта особенность отмечается рядом авторов и для других регионов [Тарасов, 1974].

На всем протяжении от поселка Хооль-Оожу и до западных предгорий Цаган-Шибэту и Западного Танну-Ола протягивается опустыненная нанафитоновая степь, по своей фитоценологической структуре относящаяся к разряду полупустынь [Соболевская, 1950]. Небольшой участок аналогичных полупустынь расположен на подгорном шлейфе горы Ахира-Ула (хр. Агар-Даг-Тайга) к северо-западу от озера Шара-Нур. Общая плотность населения птиц, обитающих в таких ландшафтах, не превышает 0,15–0,2 особей/га. Однако распределение гнездящихся птиц в полупустыне чаще всего связано с условиями, несколько отличающимися от типичной полупустыни. Именно поэтому суммарная плотность населения типичных представителей нанафитоновой полупустыни составляет лишь 4–5 особей/100 га. Средняя же плотность населения птиц различных вариантов пустынных степей в Убсу-Нурской котловине не превышает 0,6 особей/га.

Большая часть территории, лежащей к югу от реки Тес-Хем, покрыта различными вариантами сухих степей, занимающих пологие склоны останцевых хребтов, озерных котловин, долину реки Тес-Хем и массивов закрепленных песков [Берман, 1972]. Сухие степи более богаты видами, нежели пустынные биотопы. Однако плотность населения птиц здесь также относительно низка, и в Убсу-Нурской котловине (Берт-Даг) для различных вариантов степных формаций этот показатель составляет 1,52 особи/га.

В обоих описанных выше типах ландшафтов наличие любых даже самых незначительных форм вертикального

расчленения рельефа оказывает ощутимое влияние на видовое богатство и плотность населения птиц; главным образом, за счет появления элементов петрофильной группировки.

Так, в окрестностях села Берт-Даг (Убсу-Нурская котловина), в шельфовой части южной экспозиции хребта Танну-Ола, занятой караганниковыми каменисто-щебнистыми степями, плотность населения птиц (по сравнению со средним показателем плотности населения птиц степного ландшафта предгорий) увеличивается почти в 2 раза и составляет не менее 3,16 ос/га. На долю петрофильных видов приходится более 60 %, среди которых лидирующее положение занимают пестрый каменный дрозд (0,24 ос/га) и каменка-плешанка (1,03 ос/га). Плотность населения последней местами достигает 1,68 ос/га. Среди кустарниковых форм наиболее многочисленны садовая и красноухая овсянки (0,72 и 0,39 ос/га соответственно).

Еще более резкие различия проявляются при сравнении плотности населения птиц полупустынных ландшафтов Убсу-Нурской котловины и расположенных к юго-востоку от хр. Агар-Даг-Тайга, между озерами Дус-Холь и Шаранур многочисленных скальных останцов. Плотность населения птиц скально-останцовой группы составляет здесь 5,5 особей/га, что в 8–9 раз превышает соответствующий средний показатель для различных вариантов полупустынных степей описываемой депрессии – 0,6 особей/га.

Таким образом, при сравнении данных плотности населения птиц скально-каменистых и пустынно-степных местообитаний выявляется следующая закономерность: индекс плотности населения птиц, гнездящихся в условиях вертикального расчленения рельефа, в 2–9 раз превышает соответствующий показатель для различных типов степных и полупустынных сообществ (рис. 21).

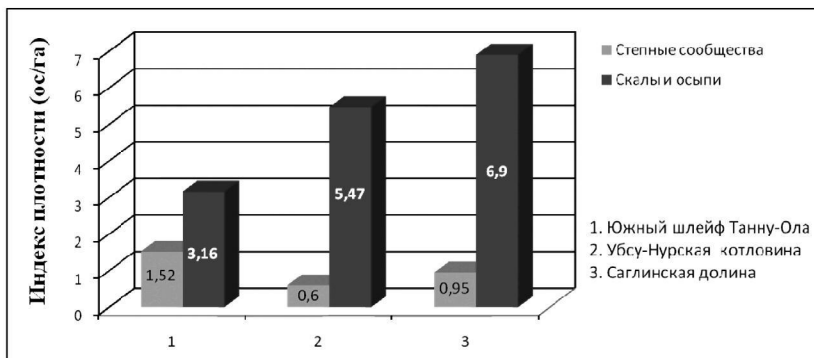


Рис. 21. Соотношение общей плотности населения птиц скал и осыпей и степных сообществ в разных ключевых участках южной Тывы

По мере возрастания абсолютной высоты местности эти различия становятся еще более выраженными; на фоне уменьшения плотности населения птиц пустынно-степных сообществ наблюдается существенное увеличение этого показателя для птиц, гнездящихся в биотопах скал и каменистых осыпей.

Так, плотность населения птиц в степных ландшафтах Саглинской долины составляет 0,95 ос/га, а в долине р. Каргы лишь 0,46 ос/га. В то же время на крутых склонах, изобилующих выходами скал, в приречных обнажениях, на останцах, где, как уже отмечалось, растительный покров становится более пестрым и густым, плотность населения птиц, связанных со скально-кустарниковыми ландшафтами возрастает, и непосредственно на скалах и осыпях этот показатель в долине р. Саглы достигает значения 6,9 особей/га, а на некоторых участках 8,40 особей/га (рис. 21). Данный индекс плотности довольно условный, поскольку такой площади скал и осыпей нет, но он дает представление о степени использования интразональных местообитаний, связанных с вертикальным расчленением мезорельефа. Ограниченность мест для устройства гнезд приводит к интен-

сивному заселению скал разнообразными видами птиц при довольно высокой плотности населения.

При сравнении видового состава птиц, обитающих на открытых пространствах в условиях вертикального расчленения рельефа и в типично степных местообитаниях Южной Тывы, также выявляются существенные различия.

На скальных останцах (большой частью на северных и северо-западных экспозициях) появляются птицы, экологически связанные с кустарниковой растительностью, а в нижней части скальных поднятий на каменистых остепненных участках нередко типичные пустынные виды: каменка-плясунья, забайкальский конек и рогатый жаворонок. Но основу населения птиц скальных останцов составляют петрофильные виды. Среди них лидирующее положение занимают каменка-плешанка, обыкновенная каменка, горихвостка-чернушка и пестрый каменный дрозд.

Таким образом, интразональные условия, развивающиеся на скалах, создают разнообразные биотопы, пригодные для обитания птиц. Это является одной из причин того, что формы, приуроченные, в основном, к зональным местообитаниям, даже на подгорных равнинах составляют далеко не преобладающую часть местной авифауны. Так, на открытых полупустынных ландшафтах подгорных равнин южной Тывы гнездится 58 видов птиц. Из них непосредственно с типичными полупустынными и различными степными формациями в той или иной степени связано 17 видов; 13 видов тяготеет к кустарникам по степным каменистым склонам гор и останцовых образований; остальные 28 видов связаны непосредственно со скалами и осыпями.

Всего в предгорьях и на подгорных равнинах южной части Средней Сибири отмечено гнездование 38 видов петрофильной группы, что составляет 14,8% от общей авифауны межгорных котловин и предгорий исследуемой области.

Однако зональные явления и изменение площадей, занимаемых скально-каменистыми местообитаниями, обуславливают некоторые различия в видовом составе между северными и южными котловинами (табл. 3).

Таблица 3

Состав петрофильной группировки птиц, гнездящихся на подгорных равнинах и в предгорьях южной части Средней Сибири

№ п/п	Наименование вида	Подгорные равнины и предгорья			
		Урег-Нурская котловина	Убус-Нурская котловина	Тувинская котловина	Минусинская котловина
1	2	3	4	5	6
1.	Черный аист <i>Ciconia nigra</i>	n/P	n/P	n/OP	n/P
2.	Горный гусь <i>Eulabeia indica</i>	n/ОБ	n/ОБ	tr/P	aest/P
3.	Огарь <i>Tadorna ferruginea</i>	n/M	n/M	n/M	n/M
4.	Пеганка <i>Tadorna tadorna</i>	n/ОБ	n/ОБ	n/P	n/P
5.	Черный коршун <i>Milvus migrans lineatus</i>	n/M	n/M	n/M	n/M
6.	Мохноногий курганник <i>Buteo hemilasius</i>	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ h	n/P
7.	Степной орел <i>Aquila rapax nipalensis</i>	n/P	n/P	n/P	n/P
8.	Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	n/P h	n/P h	n/P h	n/P h
9.	Бородач <i>Gypaetus barbatus</i>	n/P	aest/P	err	
10.	Черный гриф <i>Aegyptius monachus</i>	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ h	Err
11.	Балобан <i>Falco cherrug milvipes</i>	n/ОБ h	n/ОБ h		n/P h
12.	Сапсан <i>Falco peregrinus</i>		n/OP	n/OP h	n/OP h

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6
13.	Степная пустельга <i>Falco naumanni</i>	n/P	n/ОБ	n/ОР	О
14.	Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i>	n/ОБ	n/М	n/М	n/ОБ
15.	Алтайский улар <i>Tetraoagallus altaicus</i>	n/P h	n/P h	h	
16.	Скалистый голубь <i>Columba rupestris</i>	n/ОБ h	n/М h	n/М h	n/P h
17.	Филин <i>Bubo bubo</i>	n/P h	n/P h	n/P h	n/P h
18.	Домовый сыч <i>Athene noctua</i>	n/ОБ h	n/ОБ h	n/P	
19.	Белопоясный стриж <i>Arus pacificus</i>		n/ОБ	n/ОБ	n/ОБ
20.	Удод <i>Uripa erops</i>	n/ОБ	n/М	n/ОБ	n/ОБ
21.	Скальная ласточка <i>Ptyonoprogune rupestris</i>	n/ОБ	n/P	n/P	
22.	Городская ласточка <i>Delichon urbica</i>	n/ОБ	n/ОБ	n/ОБ	n/ОБ
23.	Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea elanope</i>	n/P	n/P	n/P	n/P
24.	Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i>	tr	n/ОБ	n/P	
25.	Маскированная трясогузка <i>Motacilla personata</i>	n/P	n/М	n/М	n/М
26.	Клушица <i>Pyrhrocorax pyrrhcorax</i>	n/М h	n/P h	n/ОР h	n/ОР h
27.	Галка <i>Corvus monedula</i>	О	h	n/ОР	n/ОБ h
28.	Даурская галка <i>Corvus dauuricus</i>	n/ОБ	n/ОБ	n/P	n/ОР
29.	Ворон <i>Corvus corax</i>	n/P h	n/ОБ h	n/P h	n/P h
30.	Оляпка <i>Cinclus cinclus baicalensis</i>				n/ОБ h

1	2	3	4	5	6
31.	Бледная завирушка <i>Prunella fulvescens ahurica</i>	п/Р	п/Р		
32.	Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ
33.	Каменка-пleshанка <i>Oenanthe pleschanka</i>	п/М	п/М	п/ОБ	п/ОБ
34.	Пестрый каменный дрозд <i>Monticola saxatilis turkestanicus</i>	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ	п/Р
35.	Горихвостка-чернушка <i>Phoenicurus ochruros</i>	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ
36.	Каменный воробей <i>Petronia petronia</i>	п/ОБ h	п/ОБ h		
37.	Монгольский снегирь <i>Vucanetes mongolicus</i>		п/ОБ		
38.	Скальная овсянка <i>Emberiza buchanani</i>	п/Р	п/Р		
Итого гнездящихся видов:		32	35	29	26

Обозначения: п – гнездящийся; h – зимующий.

М – многочисленный; ОБ – обычный; Р – редкий; ОР – очень редкий.

Из гнездящихся на подгорных равнинах и в предгорьях петрофильных видов 22 являются общими для всех представленных котловин. Только в Урэг-Нурской котловине гнездится *Gypaetus barbatus*. Для скальных останцов Убсу-Нурской котловины характерно гнездование *Vucanetes mongolicus*.

Несмотря на довольно незначительную разницу в видовом составе птиц петрофильного комплекса различных котловин, степень петрофильности многих видов существенно отличается в северных и южных частях ареалов.

Из 26 видов птиц, гнездящихся в интразональных скально-каменистых биотопах Минусинской котловины, явление петрофильности в различной степени проявляет-

ся лишь у половины, среди которых 8 являются облигатными петрофильными формами. Остальные виды, будучи изначально факультативными по отношению к скалам, используют для устройства гнездовых сооружений другие гнездовые станции. Гнездование исключительно на высокоствольной растительности в этой части ареала характерно для беркута, мохноногого курганника, черного коршуна и даурской галки. Облигатным норником здесь является обыкновенная каменка.

Напротив, в Убсу-Нурской котловине гнездованию исключительно в скалах и каменных нагромождениях отдают предпочтение галка, огарь и угод, тогда как в Минусинской котловине эти виды значительно чаще гнездятся в норах земляных обрывов и дуплах. Особый интерес в данном контексте вызывают хищные птицы – беркут, балобан и черный коршун. Для этих видов в аридных условиях Центральной Азии при достаточно высокой численности кормовых объектов и отсутствии высокоствольной растительности складываются благоприятные условия для перехода к гнездованию на скалах. В большей части своих гнездовых ареалов эти хищники являются типичными дендрофильными формами. Черный коршун, кроме того, тесным образом связан с водоемами, но в южной Тыве довольно часто устраивает свои гнездовые сооружения на скалах в полупустынной местности на значительном расстоянии от водоемов [Близнецов, 2011].

Нарастание засушливости климата в направлении с севера на юг проявляется в обеднении видового разнообразия птиц межгорных котловин южной части Средней Сибири. На фоне этого снижения доля птиц петрофильного комплекса от общего числа гнездящихся видов возрастает и составляет: для Минусинской 12,5% (26 видов), Тувинской 17,7% (29 видов), Убсу-Нурской 16,8% (35 видов) и Урэг-Нурской межгорной депрессии 29% (32 вида) (рис. 22).

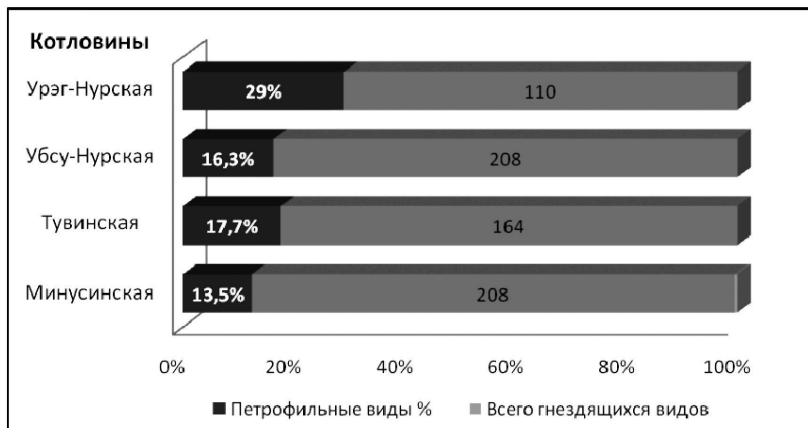


Рис. 22. Доля петрофильного комплекса в авифауне межгорных котловин южной части Средней Сибири

Снижение этого показателя в Убсу-Нурской котловине обусловлено некоторым увеличением общего видового разнообразия котловины за счет проникновения непетрофильных элементов монгольского и сибирского авифаунистических комплексов. В то же время сильная антропогенная нагрузка на экосистемы Тувинской котловины по сравнению с Убсу-Нурской приводит к значительному обеднению ее авифауны.

При сравнении показателей обилия петрофильных видов птиц в различных межгорных котловинах выявляется следующая закономерность. На фоне общего снижения показателей численности и плотности населения птиц число многочисленных и обычных видов петрофильного комплекса в меридиональном направлении с севера на юг увеличивается: 12 видов (46,2% от общего числа гнездящихся петрофильных видов) в Минусинской, 14 (48,3%) – в Тувинской, 20 (65,6%) – в Урэг-Нурской и 24 (68,6%) – в Убсу-Нурской котловине.

Названные выше обстоятельства указывают на то, что привлекательность местообитаний для птиц петрофильной группировки определяется усилением аридности зо-

нальных ландшафтов. Последнее выражается в изменении состава фитоценозов, увеличении площадей скально-каменистых местообитаний и повышении экстремальности условий обитания.

При некоторой общности и сходстве видового состава петрофильной группировки птиц южной части Средней Сибири существуют определенные различия его в разных котловинах. Процесс опустынивания зональных степей с севера на юг определенным образом влияет на состояние фауны птиц скально-каменистых местообитаний в различных межгорных котловинах (табл. 4).

Таблица 4

Уровень сходства видового состава (гнездящиеся виды) петрофильного комплекса различных межгорных котловин южной части Средней Сибири (по коэффициенту Жаккара)

Наименование межгорных котловин	Коэффициент общности (%) / число видов птиц, общих для двух сравниваемых участков			
	Минусинская	Тувинская	Убсу-Нурская	Урэг-Нурская
Минусинская	0	83,3/25	64,8/24	61,1/22
Тувинская	83,3/25	0	77,8/28	69,4/25
Убсу-Нурская	64,8/24	77,8/28	0	86,1/31
Урэг-Нурская	61,1/22	69,4/25	86,1/31	0

Наибольшее сходство гнездящихся видов петрофильного комплекса наблюдается между пустынно-степной Убсу-Нурской и горно-степной Урэг-Нурской котловинами: коэффициент общности Жаккара (К) составляет 86,1%. На их территории гнездится 31 общий вид птиц скал и каменистых осыпей. Коэффициент общности Тувинской межгорной депрессии с Минусинской и Убсу-Нурской котловинами составляет 83,3 % и 77,8 %, соответственно. В то же время для Убсу-Нурской и Минусинской котловин этот показа-

тель составляет лишь 64,8 %. Такое соотношение во многом объясняется тем, что зональные ландшафты Тувинской котловины занимают переходное положение между типичными степями, расположенными севернее Саян, и пустынными степями котловины больших озер Монголии. Наименьшее сходство наблюдается у Минусинской и Урег-Нурской котловин – коэффициент сходства – 61,1 %.

Наиболее характерны скалы для среднегорья и высокогорья, где происходят усиленные эрозионные процессы. Особенно широкое распространение они получают на крутых надпойменных террасах в виде скальных обнажений. Останцевые образования скал встречаются и на куполообразных вершинах. Осыпи из щебнистого материала наиболее обычны в нижней половине высокогорного яруса, местами по крутым склонам они спускаются в лесной пояс, являясь проводниками горных птиц. Крупнокаменистые осыпи (курумы) характерны для средней и верхней частей высокогорья, а иногда и для верхней границы среднегорья [Баранов, 1981].

В состав авифауны среднегорного ландшафтного яруса входит 40 видов птиц петрофильного комплекса. Из них 32 вида отмечены на гнездовье (см. табл. 2). Наиболее широко описываемая группа представлена в поясе горных степей развитых преимущественно на южных макросклонах. Однако стоит повторить, что связь с открытыми пространствами для этих птиц носит второстепенный характер, и прежде всего они приурочены к скалам и осыпям. Подобные образования получают всестороннее развитие в ландшафтах горной степи, что отличает их от равнинных степных ландшафтов.

В среднегорье, там, где на пологих и на крутых склонах гор широко распространены караганниковые каменисто-щебнистые степи, как правило, с выходами скал либо щебнистыми осыпями, плотность населения также значительно возрастает [Баранов, 1986, 1991]. Видовой состав петро-

фильной группы здесь не сильно отличается от подгорных равнин и предгорий (см. табл. 2). Коэффициент общности Жаккара для гнездящихся петрофильных видов составляет 79,5% (31 общий вид). Такое сходство в значительной мере определяется тем, что подавляющее большинство видов петрофильного комплекса являются по существу горными птицами и имеют очень широкое вертикальное распространение. Эта особенность, характерная для многих горных птиц, по мнению Бёме [2001], приводит к тому, что часто возникает вопрос о принадлежности того или иного вида к горным или равнинным птицам, так как ареал его охватывает и равнины и подснежные области. Там, где горностепные ландшафты непосредственно переходят в плакорные степи, большинство петрофильных птиц, гнездящихся в среднегорье, способны проникать в предгорья, а при наличии вертикального расчленения рельефа – выходить за пределы гор довольно далеко на равнины. В то же время ряд равнинных видов гнездящихся на скалах (степная пустельга, галка, пеганка, удод) не поднимаются в среднегорный ярус, что обуславливает некоторое обеднение его авифауны по сравнению с подгорными равнинами (см. рис. 4).

Совершенно иная картина складывается в горнолесном поясе. Здесь наблюдается значительное снижение видового разнообразия петрофильной группы, т.к. большинство ее представителей приурочено к открытым ландшафтам. В целом можно сказать, что при анализе авифауны горнотаежного пояса говорить о явлении петрофильности практически не имеет смысла. Имеющиеся в поясе горной тайги скальные выходы и курумы практически не заселяются птицами. Здесь более высокая влажность и менее выражена температурная инверсия (особенно под пологом леса), в результате чего скалы в значительно меньшей степени подвержены эрозии. Этот факт обуславливает довольно малое коли-

чество подходящих для гнездования петрофильных птиц укрытий. Стекающая в немногочисленные ниши, щели и полости между камней дождевая вода не испаряется, как следствие, высокая влажность и низкая температура сохраняются здесь постоянно. Вот, по-видимому, основные причины, определяющие тот факт, что скальные образования в горнолесном поясе остаются практически безжизненными. Те же виды горно-скальной группировки, которые гнездятся в поясе горной тайги, приурочены к водоемам или относительно небольшим по площади степным формациям, выклинивающим горные леса на южных экспозициях гор. Здесь на более прогреваемых склонах, при наличии подходящих скальных выходов, гнездятся мохноногий курганник, белопопый стриж, восточный воронок, бледная завирушка и ворон. По окраинам горной тайги у подножий скальных выходов гнездится филин. С древесной растительностью в условиях горно-таежного пояса связаны лишь немногие виды петрофильного комплекса. Обычным среди них является только ворон. Редко гнездятся у верхней и нижней границ леса черный коршун, беркут и обыкновенная пустельга. Эти виды не проникают вглубь горнолесных массивов. Значительно чаще они встречаются в лесостепной зоне и в пойменных лесах пустынно-степной зоны.

Особую группу представляют петрофильные виды, связанные с водоемами среднегорного ландшафтного яруса. По каменистым берегам быстротекущих горных потоков гнездятся оляпка, горная и маскированная трясогузка. К рекам подверженным значительному антропогенному воздействию тяготеет белая трясогузка. В широких речных долинах горно-таежных рек обитает сапсан. Гнезда устраивает на приречных скальных обнажениях и, как правило, на облепленных склонах водораздельных хребтов. По долинам горно-таежных рек Саян довольно обычен черный аист. Селит-

ся в глухих, малопосещаемых человеком разряженных лесных массивах по поймам рек, где есть старицы, мелководные пойменные озера и заболоченные участки. Однако этот вид гнездится здесь на старых, высокоствольных деревьях. Характерно, что в южной Тыве черный аист довольно часто устраивает гнезда на уступах припойменных скальных обнажений и даже на скальных останцах в полупустынной местности на достаточном удалении от водоемов. На подходящих участках у горных водоемов может селиться огарь. Так, несколько пар этих птиц обнаружены на озерах Эски-Толайты и Сиве-Куль (Монгун-Тайга, Тува), которые находятся на высоте 2400 – 2648 метров над уровнем моря. Гнездование огаря зарегистрировано на среднегорном озере Кара-Холь, лежащем в лесном поясе в межгорной долине центральной части хребта Восточный Танну-Ола на высоте 1740 м над ур. моря. Здесь же гнездятся уже названные выше трясогузки.

Отсутствие большинства элементов петрофильного комплекса на значительных территориях, занятых горнолесным поясом, определяет спорадичность распространения данной группы на территории южной части Средней Сибири.

Итак, в состав авифауны горнотаежного пояса входит 14 видов петрофильного комплекса, из которых только 8 используют здесь для гнездования различные скально-каменистые образования (воронок, мохноногий курганник, сапсан, ворон и др.), остальные гнездятся только на деревьях. Различную связь с горными водоемами имеют 7 видов: черный аист, сапсан, огарь, оляпка, горная трясогузка, белая и маскированная трясогузки (*цветная вкладка*, рис. 23).

В большей части высокогорного пояса, в первую очередь на склонах южной экспозиции и на плоских вершинах массивов, господствуют каменистые сообщества сухих степей и полупустынь. Численность птиц в этих сообществах низкая и увеличивается лишь там, где есть крупнокамени-

стые россыпи, морены, останцы и скалы, за счет таких петрофильных видов, как бледная завирушка, снежный вьюрок, краснобрюхая горихвостка, восточный воронок, клушица и др. В высокогорье гнездится 23 вида птиц, связанных со скалами и осыпями [Баранов, 1981; 2007; Гаврилов, 1996; 1997; 1999] (табл. 5).

Таблица 5

**Высокогорный комплекс петрофильных видов птиц
южной части Средней Сибири**

№	Наименование вида	Монгун-Тайга, Западный Танну-Ола	Восточный Танну-Ола, Сангилен, Восточно-Тувинское нагорье	Восточный Саян, хр. Академика Обручева	Западный Саян
1.	Горный гусь <i>Eulabeia indica</i>	п/ОБ			
2.	Степной орел <i>Aquila rapax</i>	п/Р			
3.	Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	п/Р – h			
4.	Бородач <i>Gypaetus barbatus</i>	п/Р – h			
5.	Кречет <i>Falco rusticolus</i>			п/ОП – h	
6.	Балобан <i>Falco cherrug</i>	п/Р – h		п/ОП	
7.	Алтайский улар <i>Tetraogallus altaicus</i>	п/ОБ – h	п/ОБ – h	п/ОБ – h	п/Р – h
8.	Восточный воронок <i>Delichon dasypus</i>	п/Р		п/Р	
9.	Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i>	п/Р	п/Р	п/Р	п/Р
10.	Клушица <i>Pyrhacorax pyrrhacorax</i>	п/М – h	п/ОП – h	п/Р – h	п/М – h

1	2	3	4	5	6
11.	Альпийская галка <i>Pyrhocorax graculus forsythi</i>	n/P – h*			
12.	Ворон <i>Corvus corax</i>			n/P – h	
13.	Оляпка <i>Cinclus cinclus</i>			n/P – h	
14.	Альпийская завирушка <i>Prunella collaris</i>	n/P	n/P	n/ОБ	n/P
15.	Гималайская завирушка <i>Prunella himalayana</i>	n/P	n/P	n/ОБ	n/ОБ
16.	Бледная завирушка <i>Prunella fulvescens</i>	n/ОБ	n/P	n/ОБ	n/ОБ
17.	Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i>	n/ОБ		n/P	n/ОБ
18.	Краснобрюхая горихвостка <i>Phoenicurus erythrogaster</i>	n/ОБ	n/P	n/ОБ	n/P
19.	Снежный вьюрок <i>Montifringilla nivalis</i>	n/ОБ – h			n/ОБ – h
20.	Гималайский вьюрок <i>Leucosticte nemoricola</i>	n/P – h	n/ОБ – h	n/ОБ – h	n/P – h
21.	Жемчужный вьюрок <i>Leucosticte brandti</i>	n/P- h			
22.	Сибирский вьюрок <i>Leucosticte arctoa</i>	n/M – h	n/ОБ – h	n/M – h	n/ОБ – h
23.	Большая чечевица <i>Carpodacus rubicilla</i>	n/ОБ – h	n/P – h	n/P – h	n/ОБ
	Всего видов:	20	10	16	12

*Жирным шрифтом выделены виды, гнездящиеся исключительно в высокогорье.

Обозначения: n – гнездящийся; h – зимующий;

M – многочисленный; ОБ – обычный; P – редкий; OP – очень редкий.

Усиление экстремальности условий при поднятии в горы обуславливает существенное обеднение видового разнообразия птиц. В этой связи роль петрофильного комплекса заметно возрастает. Доля петрофильной группировки в высокогорной авифауне является наибольшей в сравнении с нижележащими ландшафтными ярусами и составляет в среднем 41,8%. Для среднегорья этот показатель равен 16,8%, а в предгорье и на подгорных равнинах птицы скально-каменистых местообитаний составляет 14,8% видового разнообразия (рис. 24).

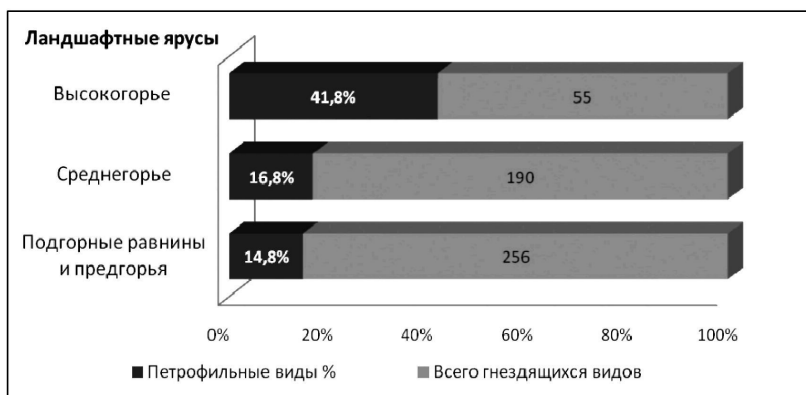


Рис. 24. Доля петрофильного комплекса в авифауне различных ландшафтных ярусов южной части Средней Сибири

Верхние слои почвы в высокогорье нагреваются больше, чем окружающий воздух. Вероятно, именно поэтому подавляющее большинство птиц верхнего пояса гор строят свои гнезда как можно ниже над землей. Это позволяет значительно экономить тепло, а насиживающая птица может более часто или на более продолжительное время отлучаться за кормом.

Верхние слои почвы в высокогорье нагреваются больше, чем окружающий воздух. Вероятно, именно поэтому подавляющее большинство птиц верхнего пояса гор стро-

ят свои гнезда как можно ниже над землей. Это позволяет значительно экономить тепло, а насиживающая птица может более часто или на более продолжительное время отлучаться за кормом.

Таким образом, у горных птиц, и в особенности у представителей высокогорной авифауны, по сравнению с равнинными формами появляется ряд важных приспособлений к использованию внешних условий верхней границы распространения. Одним из таких приспособлений служит всестороннее использование расчлененности рельефа для гнездования, защиты от неблагоприятных изменений погоды, кормежки и укрытия от врагов, а также экономичности затрат тепловой энергии [Беме, 2001].

Итак, высокогорный пояс, обладая своеобразным комплексом условий, резко отличающих его от других высотных поясов, несет в своей авифауне ряд элементов петрофильной группы птиц, нехарактерных для других ландшафтных ярусов. Коэффициент общности гнездящихся петрофильных видов высокогорий и нижележащих ландшафтных ярусов составляет 27,3% для среднегорья и 21,6% для предгорий и подгорных равнин.

Общими для высокогорий всех горных структур южной части Средней Сибири являются 10 видов. Только в высокогорном поясе гнездятся альпийская галка, краснобрюхая горихвостка, гималайский, сибирский и жемчужный вьюрки, альпийская завирушка, гималайская завирушка, снежный вьюрок и большая чечевица. Остальные виды являются широко распространенными практически во всех ярусах – от подгорных равнин до высокогорий. На высокогорных водоемах обитает лишь 2 вида – оляпка и горная трясогузка.

Различия в видовом составе петрофильных видов представленных горных образований обусловлены не только характером самих высокогорий, но и теми отличиями, которые формируются в нижележащих поясах гор под влиянием

подстилающих равнин. Опустынивание зональных степей в южном направлении обуславливает выклинивание пояса горных лесов, способствуя непосредственному примыканию полупустынных степей к горным степям. В таких условиях при наличии различных форм вертикального расчленения мезорельефа становится возможным проникновение в высокогорный пояс Монгун-Тайги и Западного Танну-Ола целого ряда петрофильных видов, таких как горный гусь, степной орел, беркут, балобан, а на кормежке – мохноногого курганника и черного грифа.

Таким образом, скально-каменистые местообитания предоставляют многим птицам необходимые места для устройства гнёзд, хорошие укрытия от врагов, удобные места для ночёвок. Именно поэтому здесь сосредоточен столь разнообразный видовой состав и отмечается высокая плотность населения птиц.

3.2. Население птиц скальных останцов Убсу-Нурской котловины

В условиях полупустынных ландшафтов Убсу-Нурской котловины большой привлекательностью для птиц обладают скальные останцы. Эти скальные образования представляют собой изолированные острова, разбросанные по равнинным участкам. Являясь своего рода дискретными экологическими единицами с определенными границами и обладая физическими и биологическими свойствами, они дают возможность для их количественного измерения. В частности, скальные останцы могут быть описаны такими характеристиками, как площадь, сложность микро- и мезорельефа, таксономический состав и структура населения птиц.

Изучение населения птиц скальных останцов Убсу-Нурской межгорной депрессии проводилось с использованием космических снимков и спутниковых навигато-

ров – GPS. Обследованию подлежали практически все наиболее крупные, а также ряд более мелких скальных останцов. Исследование данных урочищ осуществлялось с учетом их площадей, ориентации относительно сторон света, особенностей микро- мезорельефа и типов растительных сообществ на склонах разных экспозиций. Проведенные нами исследования позволили определить видовой состав, плотность населения птиц скальных останцов в сравнении со скалистыми участками, занимающими значительные пространства по окраинам днища котловины в предгорьях окружающих ее хребтов, а также выявить особенности пространственно-биотопического размещения некоторых видов на скальных останцах в связи с их биотопическими и стациальными преференциями.

В пределах Убсу-Нурской котловины скальные останцы расположены преимущественно в пределах Эрзинского степного подрайона. Эта территория лежит к юго-востоку от возвышенностей Хайракан и хр. Агар-Даг-Тайга.

Это приподнятая в среднем до 1000 м над уровнем моря широковолнистая равнина с несколькими останцовыми грядами и многочисленными одиночными выступами интрузивных пород. Последние в виде острозубчатых гребней, фантастических бастионов, глыбовых скоплений и других причудливых форм выветривания венчают собой холмы, широкие увалы, вершины грядовых возвышенностей, выступают на платообразных ровных местах и по бортам речных долин. Все эти останцы гранитов, прорывающих древний массивно кристаллический фундамент страны, как будто утопают в древесно-песчанистых элювиальных накоплениях, значительно переработанных ветром.

В качестве модельных для изучения влияния размеров и особенностей микро- и мезорельефа скальных останцов на видовой состав и структуру населения птиц нами были выбраны четыре из них (рис. 25).

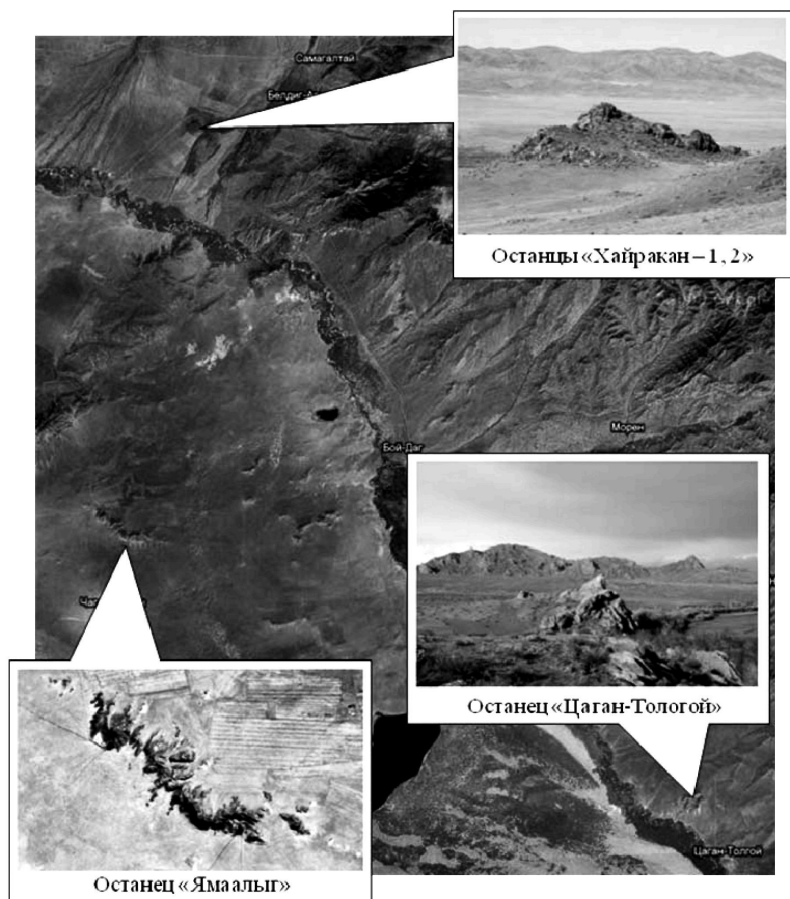


Рис. 25. Расположение модельных скальных останцов на территории Убсу-Нурской котловины

Сравнивая между собой эти останцы, можно выделить ряд общих черт. Склоны, экспонированные преимущественно на юг, – более освещенные, сухие и подверженные эрозии. Они представлены преимущественно скалисто-каменистым ландшафтом со скудной ксерофильной растительностью. Северные склоны более мягкие и менее каменистые, покрыты более мезофильной растительностью,

а кустарник местами образует довольно плотные заросли. Однако останцы все же имеют существенные отличия:

1) Скальный останец Ямаалыг расположен к юго-востоку, недалеко от хр. Агар-Даг-Тайга на территории кластера Ямаалыг. Этот останец имеет протяженность около 6 км и вытянут в направлении с северо-запада на юго-восток. Склоны южной экспозиции крутые и представлены многочисленными выходами скальной породы и осыпями из обломочного материала. Этот останец не отличается большой сложностью микро- и мезорельефа. Его скальные гребни сформированы гранитными интрузивными породами и слабо подвержены процессам эрозии. А имеющиеся по крутым склонам каменистые осыпи образованы мелкообломочным материалом (*цветная вкладка*, рис. 26).

Растительность южного склона ксерофитного типа представлена слабо развитым травянистым покровом и разбросанными кое-где кустарниками караганы. Лишь в некоторых местах у подножия скальных утесов, в распадках и седловинах травянистая растительность образует более сплошной покров и появляются заросли кустарников. Склоны северной экспозиции более пологи. Растительность приобретает мезофитный характер, и каменистые склоны сменяются более мягкими травянистыми.

2) Скальный останец Цаган-Тологой находится на территории кластера Цугэр-Элс, недалеко от государственной границы в урочище Цаган-Тологой. Данный скальный останец образован двумя лежащими параллельно скальными гребнями. Вследствие этого в центральной части останца образуется нечто вроде долины, изрезанной многочисленными невысокими скальными грядами и сопками с разбросанными повсюду отдельными небольшими скальными выходами (*цветная вкладка*, рис. 27).

В результате столь сложного рельефа останца в центральной его части формируются весьма пестрые условия,

сочетающие разнообразные местообитания, где кустарниковые формации занимают значительное место. Все это, безусловно, накладывает определенный отпечаток на состав и структуру птичьего населения. Гранитные гребни останца, как и у предыдущего, слабо подвержены эрозии и не отличаются сложностью микрорельефа, вследствие чего каменистые осыпи не имеют здесь широкого распространения. Протяженность останца с запада на восток составляет 2,2 км.

3) Скальный останец Хайракан-1 расположен на правом берегу р. Тес-Хем в окрестностях с. Берг-Даг, в 5 км от магистрали М54. Останец имеет компактную форму и вытянут в направлении с запада на восток. Его протяженность составляет около 1 км. Верхняя часть южного склона останца образована массивным скальным утесом, имеющим ступенчатое строение. Восточная экспозиция останца представляет собой седловину, заросшую кустарником. Останец обладает довольно сложным микрорельефом. Здесь большое количество уступов, глубоких ниш и щелей (рис. 28).



Рис. 28. Скальный останец недалеко от д. Берг-Даг. Тыва, 2010 г.

Ниже по склону южная экспозиция представлена достаточно крутым (до 50°) каменисто-щебнистым склоном с многочисленными осыпями, каменными глыбами и довольно скудной растительностью. Как и у предыдущих останцов, северный склон его более пологий и мягкий, покрыт сплошным травяным ковром с разбросанными кое-где кустарниками.

4) В непосредственной близости от предыдущего, на западе, расположен еще один меньший по размерам останец Хайракан-2. В целом по своей структуре он напоминает предыдущий, но значительно меньшего размера и ориентирован с северо-северо-запада на юго-юго-восток, в результате чего его крутые скалистые склоны несколько более влажные. Юго-западная стена имеет наибольшую сложность микрорельефа среди всех предыдущих останцов, а растительность образует более сомкнутый покров. Однако и здесь площадь проективного покрытия не превышает 50 % при высоте травостоя не более 10 см. Сплошные заросли кустарника отсутствуют. Протяженность останца не более 300 м (рис. 29).



Рис. 29. Скальный останец в окрестностях с. Берт-Даг. Тыва, 2010 г.

Интразональные условия, формирующиеся на скальных останцах и останцевых хребтах, привлекают на гнездование 46 видов птиц различных экологических группировок. Основной фон населения составляют 26 петрофильных видов с общей плотностью населения 4,2 ос/га – мохноногий курганник, черный гриф, балобан, степная и обыкновенная пустельга, черный коршун, филин, домовый сыч, черный аист, скалистый голубь, горный гусь, огарь, белопоясный стриж, скальная ласточка, каменка-плешанка, обыкновенная каменка, пестрый каменный дрозд, горихвостка-чернушка, каменный воробей, монгольский снегирь, маскированная трясогузка, клушица, ворон, бледная завирушка, алтайский улар, удод. Эти птицы являются основной составляющей в структуре населения птиц скальных останцов Убсу-Нурской котловины. Большинство из них является многочисленными и обычными птицами. Значительную роль в формировании видового состава скальных останцов играют птицы, экологически связанные с кустарниками (13 видов): садовая и красноухая овсянки, рыжехвостый жулан, горная чечетка, овсянка Годлевского, индийская пеночка, серая славка, белошапочная овсянка, ястребиная славка, бородатая куропатка, пеночка-зарничка, пустынная славка, северная бормотушка, а также виды окрестных типично зональных ландшафтов (7 видов): полевой конек, каменка-плясунья, рогатый жаворонок, полевой жаворонок, обыкновенный козодой, забайкальский конек, журавль-красавка.

Довольно крупные размеры представленных скальных останцов и своеобразный мезорельеф определяют неравномерность условий в разных их частях. В большинстве останцов условно можно выделить 3 яруса. Эта условность определяется тем, что ярусы зачастую перекрываются, накладываются друг на друга, а местами и вовсе выпадают.

Однако они все же достаточно обособлены друг от друга, и между ними можно провести довольно четкую границу. В большинстве останцов условно можно выделить 3 яруса. Каждый из представленных ярусов дифференцируется на несколько биотопов и характеризуется своим комплексом видов. Таким образом, даже в пределах одного яруса птицы распределяются неравномерно.

Верхний ярус, как правило, представлен различными по форме, высоте и размерам более или менее отвесными скальными выходами в виде утесов, высота которых может достигать нескольких десятков метров. У основания скальных выходов нередко заросли кустарников. Видовой состав этой части останцов представлен преимущественно облигатными петрофильными формами. Здесь, в скальных щелях, нишах и полостях, гнездятся клушица, ворон, скалистый голубь, огарь, удог, горихвостка-чернушка, пестрый каменный дрозд, белопоясный стриж, пустельга обыкновенная, домовый сыч; реже – каменка-плешанка и степная пустельга. Лепные гнезда под нависающими карнизами сооружает скальная ласточка. Пестрый каменный дрозд и горихвостка-чернушка гнездятся, как правило, невысоко от подножия скального выхода или вовсе у самого его основания, отдавая предпочтение южным экспозициям склонов. На уступах, скальных полках и вывалах гнездятся черный гриф, мохноногий курганник, балобан, черный коршун и черный аист.

Ниже на южных экспозициях расположен ярус, сформированный в результате эрозии. Он имеет вид осыпей из крупно- и мелкообломочного материала и каменистых склонов различной крутизны. Для этого яруса характерно присутствие таких петрофильных видов, как бледная завирушка, каменный воробей, монгольский снегирь и каменка-плешанка. Значительно реже и, как правило, у самого осно-

вания скальных выходов гнездится горихвостка-чернушка. Здесь же под прикрытием редких кустарников устраивают свои гнезда непетрофильные виды – садовая и красноухая овсянки. В пределах этого яруса птицы распределяются неравномерно. Так, горихвостка-чернушка более характерна для той части склона, где более развита кустарниковая растительность. Каменка-плешанка, каменный воробей и монгольский снегирь, напротив, предпочитают каменистые склоны различной крутизны, практически лишенные растительности. В осыпях из мелкообломочного материала птицы не гнездятся, что связано с большой подвижностью этих биотопов.

Самому нижнему ярусу, образованному наиболее пологой частью склона, непосредственно примыкающей к равнинным участкам, отдает предпочтение обыкновенная каменка. Подавляющее большинство видов этого яруса – представители различных типов степных и полупустынных формаций. На более мягких и менее подверженных эрозии склонах, преимущественно северной и северо-западной экспозиций, появляются виды, экологически связанные с кустарниковой растительностью. Самыми многочисленными среди них являются садовая и красноухая овсянки и рыжехвостый жулан. Реже встречаются горная чечетка, индийская пеночка и ястребиная славка и др. На склонах северной и северо-западной экспозиции, где растительность более мезофильная, гнездится забайкальский конек. Из птиц петрофильной группы на пологих склонах северных экспозиций гнездится обыкновенная каменка, в щелях скальных выходов изредка поселяется горихвостка-чернушка.

Таким образом, петрофильные виды на останцах отдают предпочтение преимущественно южным экспозициям отвесных скальных выходов и каменистых склонов различной крутизны (рис. 30).

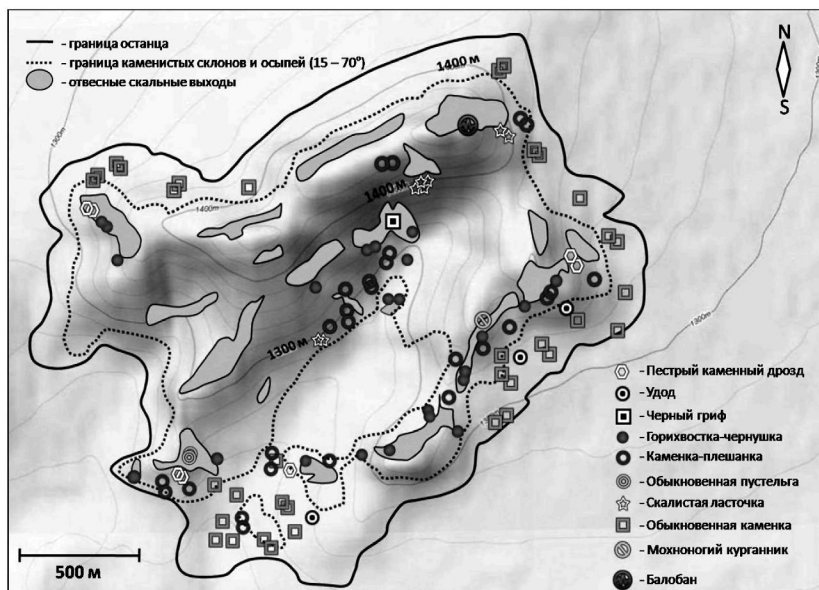


Рис. 30. Пространственно-биотопическое размещение петрофильных видов птиц на скальном останце в урочище Цаган-Тологой (GPS-данные). Юго-Восточная Тыва

Видовой состав птиц скально-останцовой группы из года в год остается относительно стабильным. Исключение составляют лишь немногие виды, гнездование которых подчинено особенностям их физиологии и колебаниям численности основных кормовых объектов в разные годы. Так, некоторые пары черного грифа, мохноногого курганника, балобана и филина в отдельные годы вовсе не приступают к размножению. Однако и эти виды отмечаются на скальных останцах в большей части сезонов.

Сравнивая между собой видовой состав птиц различных скальных останцов, можно сказать, что для них характерно присутствие достаточно постоянных обитателей, составляющих ядро населения. Эту группу образуют 15 видов, большинство из которых являются многочисленными

и обычными. Среди них 10 видов являются петрофильными: обыкновенная каменка (0,18–1,43 ос/га), каменка-пleshанка (0,88–4,63 ос/га), горихвостка-чернушка (0,53–2,9 ос/га), пестрый каменный дрозд (0,15–0,36 ос/га), каменный воробей (0,01–3,27 ос/га), скальная ласточка (0,15–0,16 ос/га), удод (0,01–0,36 ос/га), мохноногий курганник (5,6 гнездящиеся пары /100 км² гнездопригодных местообитаний), балобан (3,8 гн. пары/100 км²) и обыкновенная пустельга (7,5 гн. пары/100 км²). С кустарниковой растительностью связаны 3 вида: садовая овсянка (0,6 ос/га), красноухая овсянка (0,25 ос/га) и рыжехвостый жулан (0,1 ос/га). Представителями зональных сообществ являются 2 вида: забайкальский конек (0,17 ос/га) и каменка-плясунья (0,05 ос/га).

Перечисленные виды составляют устойчивое ядро населения птиц скальных останцов Убсу-Нурской котловины. Некоторые из них являются многочисленными на всех останцах, численность других может значительно варьировать. Присутствие этих видов на подавляющем большинстве скальных останцов дает основание полагать, что данные местообитания наиболее привлекательны для этих птиц [Близнецов, 2011].

Помимо относительно стабильного ядра птичьего населения, скальные останцы содержат непостоянную, подвижную часть. В этой группе преобладают кустарниковые формы, для которых оптимум условий определяется развитием кустарниковой растительности на более или менее затененных склонах.

Просматривается некоторая зависимость видового состава птиц от размеров скальных останцов. Однако эта зависимость не является строго линейной и проявляется лишь для немногих видов. Отсутствие некоторых видов на небольших останцах, возможно, объясняется тем, что площадь индивидуальных гнездовых участков этих птиц значи-

тельно превышает размеры самих останцов. Так, например, маленькие размеры некоторых останцов препятствует одновременному гнездованию на них сразу многих видов хищных птиц. Существенно снижает оптимальность местообитаний для многих дневных хищников гнездование ворона. В то же время присутствие стоянок чабанов, напротив, оказывает благоприятный эффект на успешности гнездования таких видов, как мохноногий курганник, балобан и черный гриф (*цветная вкладка*, рис. 31).

У большинства видов площади гнездовых территорий относительно невелики, и размеры скальных останцов, по-видимому, не имеют для них особого значения. Гораздо большее влияние на видовой состав птиц оказывают особенности микро- и мезорельефа и связанная с ними экологическая емкость скальных останцов, которая выражается в биотопической мозаичности и разнообразии гнездовых станций.

Средняя плотность населения птиц различных экологических групп для всех обследованных нами скальных останцов составляет 5,5 ос/га. На долю петрофильных видов приходится 4,2 ос/га (76,3 %). Для сравнения: на южном шельфе хр. Восточный Танну-Ола на участке между реками Шивилиг-Хем и Харалыг-Хем плотность населения птиц составила 3,16 ос/га. Из них 2 ос/га (63,3 %) приходится на долю представителей петрофильного комплекса. Для петрофильных видов значение индекса плотности на всех обследованных нами останцах превышает таковое среди прочих скально-каменистых участков Убсу-Нурской котловины.

Не наблюдается четкой зависимости между общей плотностью населения птиц петрофильной группы, размерами скальных останцов и сложностью их рельефа. Исключение составляет лишь наименьший по площади останец (S – 8 га)

с наиболее сложным микрорельефом. Плотность населения на нем резко возрастает и составляет 11,82 ос/га, а для таких петрофильных видов как каменный воробей, каменка-пleshанка, горихвостка-чернушка достигает здесь наибольшего значения в сравнении с крупными останцами. Так, на маршруте протяженностью 383 м, проходившему по южному склону одного из скальных останцов, плотность населения каменки-пleshанки и горихвостки-чернушки составила 4,6 ос/га и 2,9 ос/га в то время как на крупных останцах этот показатель не превышает значения 2 и 1,05 ос/га, соответственно (рис. 32).

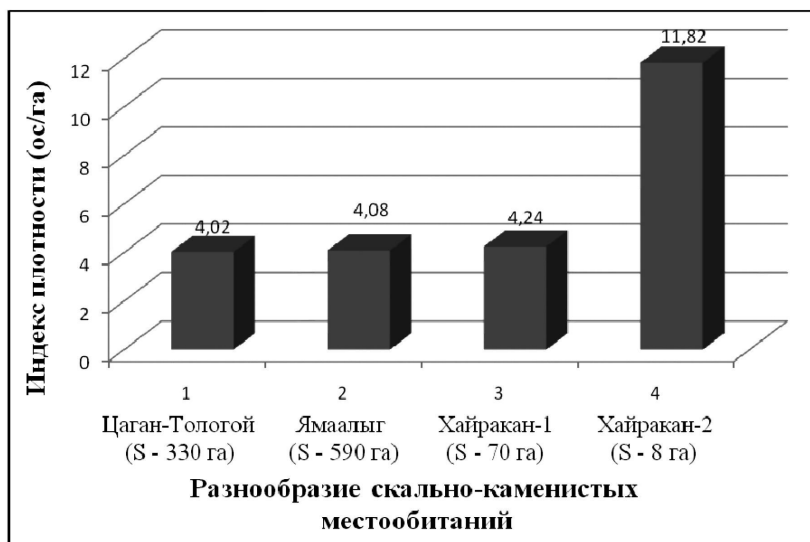


Рис. 32. Общая плотность населения петрофильных птиц различных скальных останцов Убсу-Нурской котловины

Особый интерес представляет сравнение плотности населения птиц различных экологических групп на скальных останцах, отличающихся по ряду параметров на примере наиболее многочисленных видов: горихвостка-чернушка, каменка-пleshанка и обыкновенная каменка (рис. 33).

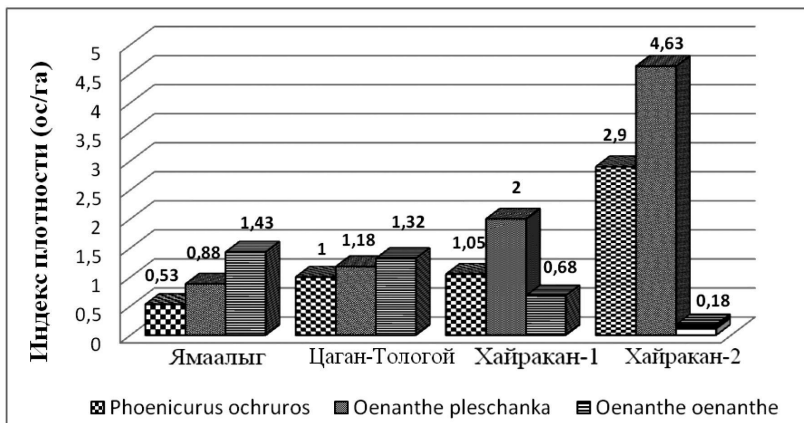


Рис. 33. Плотности населения петрофильных видов птиц различных экологических групп на скальных останцах

Горихвостка-чернушка предпочитает гнездиться в щелях скальных выходов, как правило, там, где есть кустарник ($n=22$). Голых каменистых склонов избегает. Подобные биотопические предпочтения чернушки вполне соответствуют данным по плотности ее населения, полученным в результате исследований, проведенных на останцах. Наименьшая плотность населения чернушки отмечается на скальном останце Ямаалыг (0,53 ос/га). Южные скалистые склоны этого останца практически лишены кустарниковой растительности, а большая часть скальных обнажений лишена глубоких вертикальных щелей, подходящих для устройства гнезд. Наибольшая плотность отмечена на юго-западной экспозиции останца Хайракан-2, (2,9 ос/га), скальные обнажения которого обладают наибольшей сложностью микро-рельефа. Гнезда горихвостки-чернушки на данном останце были найдены на расстоянии 25 м одно от другого.

Плотность гнездования каменки-пleshанки на скальных останцах определяется наличием сухих ксерофитных склонов различной крутизны – от 10 до 47,5° ($n=32$) с многочисленными обломками скальной породы и степенью

проективного покрытия 20–50%. Индекс плотности плешанки увеличивается на скальных останцах по мере увеличения степени их разрушения и достигает наибольшего значения на скальных останцах Хайракан-1 и 2 (2 и 4,6 ос/га, соответственно). Хотелось бы отметить, что столь высокая плотность населения горихвостки-чернушки и каменки-плешанки на скальном останце Хайракан-2 помимо сложного микрорельефа, по-видимому, обусловлена его малыми размерами и богатой кормовой базой.

Обыкновенная каменка гнездится в нижнем ярусе скальных останцов. Оптимальность условий для нее определяется наличием пологонаклонных склонов (5–20°; n=14) с разбросанными кое-где каменными глыбами или кучами камней (курганами). Обыкновенная каменка предпочитает склоны южной экспозиции, однако нередко гнездится и на более мезофитных склонах, степень проективного покрытия которых достигает 90%, придерживаясь, однако, низкотравных участков. В противоположность двум предыдущим такие местообитания получают наибольшее распространение на скальных останцах «Ямаалыг» и «Цаган-Тологой», где и была отмечена наибольшая плотность населения этой каменки (1,43 и 1,32 ос/га).

Что касается остальных птиц и в особенности видов, экологически связанных с кустарниковой растительностью, то микрорельеф не имеет прямого влияния на плотность их населения. Действие этого фактора проявляется лишь косвенно и выражается, прежде всего, в пестроте условий и многообразии растительных сообществ, формирующихся на скалах.

Значительное влияние на видовое разнообразие и плотность населения птиц, не связанных непосредственно со скалами, оказывают также ландшафты, окружающие останцы. Так, на территории кластера Ямаалыг скальные останцы расположены преимущественно посреди полупустынных ландшафтов. Доля не петрофильных видов от общей плотности на-

селения составляет на этих останцах не более 17%. Скальный останец, расположенный в урочище Цаган-Тологой, окружен караганниковыми степями, что, по-видимому, обуславливает увеличение индекса плотности многих кустарниковых птиц, а также появление в его населении ряда видов, которые отсутствуют на многих других останцах Убсу-Нурской котловины (ястребиная славка, серая славка, горная чечетка, индийская пеночка, бледная завирушка и др.). Доля видов, не относящихся к петрофильному комплексу, в общей плотности населения составляет на этом останце около 30% (рис. 34).

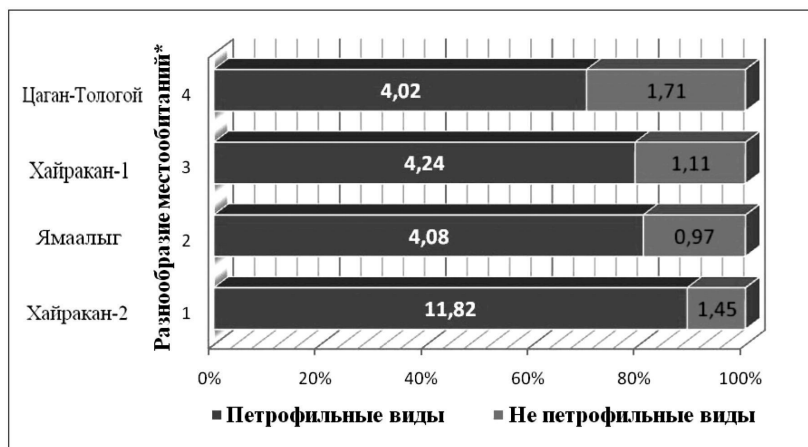


Рис. 34. Роль экологических группировок птиц в общей плотности населения скальных останцов

* Разнообразие местообитаний указано в порядке увеличения (1 – наименьшее, 4 – наибольшее).

Описанные выше сравнения показывают, что зависимости видовой структуры и плотности населения птиц от размеров описываемых скальных «островов» не проявляются строго линейно, т.к. ценность и привлекательность любых местообитаний – итоговая составляющая множества разнообразных факторов.

В целом видовое разнообразие и плотность населения птиц зависят от дифференциации ландшафтных подразделений, а в данном случае – от мозаичности фитоценозов и сложности мезорельефа каждого конкретного останца.

Особая роль скальных останцов заключается в том, что, являясь одной из форм вертикального расчленения рельефа, осложняющей плакорные участки, эти образования служат проводниками многих горных птиц на равнины. В этой связи особого внимания заслуживает гнездование здесь 10 видов птиц горной авифауны: мохноногий курганник, черный гриф, балобан, пестрый каменный дрозд, горный гусь, бледная завирушка, клушица, алтайский улар, скалистый голубь и скальная ласточка [Баранов, 2007].

Предполагается, что горные виды в ледниковое время спустились в прилежащие межгорные котловины, первоначально придерживаясь, вероятно, последних подобий гор в виде береговых обрывов, кургановидных холмов, скальных останцов и др. После отступления ледника часть популяции их осталась на равнинах, сформировав останцовую группу. Таким образом, как уже упоминалось выше, расселяясь на равнины, птицы заняли места определенного сходства с ландшафтами высокогорий.

Согласно другой точке зрения часть горных птиц, распространённых в настоящее время в степных ландшафтах, могла остаться здесь со времен, предшествовавших интенсивному горообразованию, после чего часть популяции поднялась вверх, а часть осталась жить в условиях равнин. Возможно, наконец, что оба этих случая протекали параллельно.

В настоящее время не представляется возможным дать определенный ответ на эти вопросы. Единственное, что мы можем определенно утверждать, так это то, что птицы, характерные для высокогорного ландшафта с вертикальным расчленением, могут жить при условии такого расчленения и на равнинах [Беме, 1960].

Глава 4.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ПЕТРОФИЛЬНЫХ ВИДОВ ПТИЦ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Биотопы скал и каменистых осыпей носят интразональный характер в смысле включения в основной зональный фон и довольно четко контрастируют с типичными степными и иными формациями. Здесь создаются условия (различного рода укрытия, места для устройства гнездовых сооружений и прочее), оптимальные для гнездования большого числа видов не только петрофильного комплекса, но и других биотопических группировок.

Популяции птиц, обитающих в скалистых ландшафтах, имеют целый ряд экологических и этологических особенностей. Выявление этих особенностей петрофильных видов удобно вести, разделив их на экологические группировки в соответствии с этологическими, микростациальными, биотопическими и пространственными связями.

В основу выделенных нами экологических группировок птиц петрофильного комплекса положены следующие биологические параметры: 1 – степень петрофильности (облигатные и факультативные); 2 – степень защищенности гнездовых сооружений (закрытые, полузакрытые, открытые); 3 – размещение гнезд (в щелях и нишах отвесных скальных стен, на каменистых склонах и в осыпях, на уступах, лепные); 4 – биотопические и пространственные связи (петрофильные птицы, связанные с водоемами, скально-останцовая группа, альпийско-гольцовая группа скал и каменистых осыпей).

Такое деление носит в известной мере условный характер, поскольку степень эвристичности тех или иных форм варьируется в довольно широких пределах, поэтому некоторые виды фигурируют более чем в одной из выделенных группировок.

4.1. Экологические группы петрофильного комплекса птиц

Петрофилами следует назвать птиц, у которых скала – необходимый элемент успешного размножения. Однако в столь разнообразной группе связь со скальными образованиями у разных видов различна.

По отношению к скалам (степени петрофильности) всех птиц данного комплекса, прежде всего, можно подразделить на облигатных и факультативных (рис. 35).



Рис. 35. Экологическая классификация птиц по характеру использования скал (в основу положена схема Поливанова, 1981)

Для первых наличие скал – необходимое условие успешного гнездования. Вторые гнездятся на скалах от случая к случаю и могут свободно обходиться и без них [Близнецов, 2010].

Облигатные петрофилы являются довольно стенобионтными по отношению к гнездовью и не могут обходиться без скал, наличие которых определяет численность и распределение популяции этих видов, а также ставит их в зависимость от подходящих мест для устройства гнезд. Отсутствие скальных выходов, каменистых склонов и осыпей ведет к полному исчезновению популяций этих видов. Случаи устройства облигатными петрофилами гнездовых сооружений в других местах (норы, дупла и др.) очень редки. Из 49 видов птиц, гнездящихся на скалах, к данной группе относится 23 вида, из которых 20 относится к монгольскому и тибетскому типам фаун (см. табл. 2).

Ко второй группе относятся виды, которые могут поселяться как на скалах, так и вне их. Эти птицы обладают более или менее высоким уровнем пластичности в микростациональном распределении по местам гнездования. Они могут гнездиться в норах, дуплах и кронах деревьев, на кустарниках или открыто на земле. Для них отсутствие или малое количество скал не выступает лимитирующим фактором. По отношению к скалам они являются факультативными петрофилами (см. табл. 2).

Степень петрофильности многих видов существенно отличается в разных частях их гнездовых ареалов. Так, например, ворон в безлесной горной местности гнездится исключительно в нишах и на уступах скал, в то время как в равнинной тайге селится преимущественно на деревьях. Гнездование на высокоствольной растительности более характерно для северных частей ареалов мохноногого курганника, балобана, беркута. Популяции гнездящиеся, по-видимому, исключительно на скальных останцах Убсу-Нурской котловины образует обыкновенная пустельга. Этот вид севернее Танну-Ола значительно чаще использует для кладки сооружения сороки в поймах рек. Черный аист и черный коршун севернее Са-

янского хребта являются типичными дендрофильными формами и гнездятся исключительно на высокоствольной растительности, однако в условиях полупустынь Центральной Азии они строят гнезда и на скалах. Обыкновенная каменка является облигатным норником в Минусинской котловине, но в южной Тыве нередко устраивает гнезда в кучах камней. Полостям в камнях и скальным нишам в южной Тыве значительно чаще отдает предпочтение огарь. В безлесных горах южной части Средней Сибири исключительно на скалах гнездится филин.

По характеру использования скал птиц петрофильного комплекса можно подразделить на первичных и вторичных. Для первичных петрофилов характерно отсутствие гнезда как такового или совсем примитивное гнездо. Чаще всего они откладывают яйца прямо на грунт или на подстилку, сделанную из пуха. К данной группе относятся лишь немногие виды: филин, сапсан, пустельга степная и обыкновенная, горный гусь, огарь, пеганка, удод, алтайский улар (рис. 36).



Рис. 36. Кладка обыкновенной пустельги в скальной нише. Тыва, скальные обнажения левобережья р. Тес-Хем, 2011 г.

В противоположность им, вторичные петрофилы, по видимому, перешедшие к гнездованию на скалах после гнездования на деревьях или на земле, продолжают строить гнезда. К данной группе относится большинство представителей петрофильной группировки.

Необходимо отметить условность подобного деления, т.к. отдельные представители, относящиеся к группе первичных петрофилов, также способны занимать чужие гнездовые постройки, расположенные на скалах.

Для некоторых видов петрофильной группировки свойственна синойкия – использование гнездовых сооружений других птиц. Так, обыкновенная пустельга иногда использует для кладки гнезда врановых (преимущественно *Pyrhocorax pyrrhocorax*), расположенные в глубоких расщелинах и нишах скальных образований. Еще реже использует гнезда других хищных птиц, расположенные открыто. В долине р. Когерим (левый приток р. Саглы) на скале, в гнезде мохноногого курганника, 4 июня 1980 г. найдена кладка обыкновенной пустельги, состоящая из 5 яиц. Кладка *Falco tinnunculus*, найденная 03.06.2007 г. в Убсу-Нурской котловине на скальном останце, расположенном между оз. Дус-Холь и Шара-Нур, также была отложена в старое гнездо мохноногого курганника. Однако подобное явление было отмечено нами лишь однажды. Кучин (2004) указывает на гнездование степной пустельги в гнездах скалистого голубя. Сапсан использует гнезда ворона и других хищных птиц, расположенные на скалах. Мохноногий курганник может занимать гнезда черного аиста.

Явление синойкии характерно для горного гуся. Этот вид для кладки может использовать гнезда черного коршуна и мохноногого курганника, расположенные на скалах. Однако это явление более характерно для случаев гнездования горного гуся на деревьях. В условиях гнездования на скалах гуси значительно чаще сами строят гнездо на уступе,

в нише либо на вершине скального обнажения. Гнездо сооружено из сухих стеблей трав (измельченные злаки, осоки и др.) вперемешку с пухом гусыни, имеет плотный пуховой лоток. При этом для изготовления гнездовой подстилки гусыня, по-видимому, не приносит стебли трав, а сощипывает их поблизости от гнезда, так как при гнездовании в нишах скал и на деревьях имеется только пуховая подстилка. Гнездовой материал размещается в небольшом углублении [Баранов, 1979; 1986а; Валюх, 1990; Путинцев, 2002].

Особый интерес в этом отношении вызывают территориальные взаимоотношения балобана и мохноногого курганника. *Falco cherrug* теснейшим образом связан с гнездовыми сооружениями *Buteo hemilasius* [Баранов, 1989, 1991; Близначев, 2008], иногда откладывает яйца в гнезда ворона и беркута [Карякин, 2005].

Мохноногий курганник (*Buteo hemilasius*)

Распространение. Будучи автохтоном и эндемиком Центральной Азии, мохноногий курганник принадлежит к той группе видов, которые указывают на зоогеографическую общность территории Тывы с северо-западной Монголией и Юго-Восточным Алтаем [Баранов, 1991, 2007]. Эти исторические причины определяют характер его гнездования (*цветная вкладка*, рис. 37).

В начале XX в., по-видимому, мохноногий курганник был относительно редкой птицей на территории Тувы. Тугаринов [1916] не нашел его на Танну-Ола. В небольшом количестве отмечен Сушкиным [1914] на гнездовье в Тувинской котловине у Хадына, Джегатай-Куль и у горы Хаирхан. Не встречен курганник Сушкиным и в Минусинском крае, но автор указывает на возможное присутствие этой птицы под осень в альпийской зоне западной части Саянского хребта. Еще в середине 40-х гг. мохноногий курганник был очень редок, за многолетний период экспедиционных работ на территории Тувы был добыт единственный

экземпляр из долины р. Саглы Западный Танну-Ола [Янушевич, 1952]. В смежных районах был найден Сушкиным [1914, 1938] на Юго-Восточном Алтае, где в настоящее время является обычной птицей, гнездящейся исключительно на скальных останцах по склонам гор, на карнизах скальных обнажений, как правило, с хорошим обзором местности. Заходит также в пограничную часть Центрального Алтая [Кучин, 1976, 2004].

В конце прошлого столетия северная граница ареала вида проходила по северо-восточному Алтаю, Верхнему Абакану, Западному Саяну, хребту Академика Обручева [Баранов, 1991]. В пределах Тувы мохноногий курганник довольно обычен и в настоящее время на гнездовье вдоль южного шлейфа хребтов Танну-Ола, Цаган-Шибэту, Монгун-Тайга и их отрогов, проникая в горы по широким долинам рек. Несколько реже встречался в Тувинской котловине, по Хемчику и его притокам. Был найден на р. Бедуй (правый приток р. Абакан), в верховьях р. Ак-Суг и по хребту Сайлыг-Хем-Тайга. Любопытно, что мохноногий курганник отмечен в голоценовых отложениях на Северо-Западном Алтае и в плейстоцене Центрального Алтая [Мартьянович, 2004]. По-видимому, область распространения этого вида в голоцене охватывала и более северные районы Средней Сибири.

В последние два десятилетия численность мохноногого курганника в Тувинской котловине значительно возросла, и он начал расселяться в южные районы Красноярского края и Хакасию. Скорость расселения этого вида довольно высока. В пределах Минусинской котловины чаще стал встречаться со второй половины 1980-х годов. В настоящее время свойствен степным участкам и залежам с выходами скал левобережной части, где местами стал обычным, хотя в целом для Хакасии он довольно редок. Мохноногий курганник приведен как редкая, возможно, гнездящаяся птица горных

степей, скал и каменных россыпей для приенисейской части Западного Саяна [Соколов, 1983; Петров, 1985]. В конце августа 1971 г. его находят в Гагульской котловине [Сыроечковский, 1987]. Отдельные птицы и пары зарегистрированы в Уйбатской степи (окр. озер Улуг-Холь, Потага, Юсь-Коль, урочище Талое озеро), несколько встреч отмечено в районе низкогорного массива Оглахты, а также в окрестностях сел Московское и Вершино-Биджи. В северной части Хакасии мохноногий курганник отмечен Прокофьевым [1987] в окрестностях оз. Беле. Здесь же (урочище Арамчаки, Красное озерко) отмечен в мае 1997, 1999—2002, августе 1996, августе – сентябре 1998—2001 гг. [Анюшин, 2004]. Отмечен как редкий гнездящийся вид на кластерах заповедника «Хакасский» в 2002-2005 гг. [Налобин, 2006].

В конце 90-х гг. мохноногий курганник встречается и в южных районах Красноярского края: так, пара птиц была отмечена 12 июня 2004 г. в окрестностях с. Шалаболино, а 17 июня этого же года одиночный мохноногий курганник (темная морфа) над горой Бугуртак (р. Туба) Курагинский район. Пара птиц отмечена 27 мая 1999 г. между оз. Интиколь и пос. Толстый Мыс. Здесь же вблизи пос. Толстый Мыс 21-25.06.2006 г. был встречен мохноногий курганник светлой морфы. В окрестностях с. Черная речка Ермаковского района 25 мая 2006 г. встречен этот вид темной морфы. Дважды этих птиц отмечали поблизости от пос. Новоселово: 9 мая 2004 г. в 8 км от поселка, 10 июля 2005 г. в 3-5 км по дороге в сторону Хакасии.

Самое северное нахождение вида на гнездовье известно с территории Хакасии (54°30' с.ш.). Гнездящаяся пара мохноногого курганника была обнаружена 18.06.1999 г. в Ширинском р-не Хакасии в 10 км на восток от оз. Утичье №3. Гнездо размещалось на дереве (тополе), в нем было 3 птенца во втором пуховом наряде в возрасте 16-18 суток.

Таким образом, мохноногий курганник в настоящее

время расселился по территории Средней Сибири с широт $51^{\circ} 30'$, где он обитал в начале XX в., до 55° с.ш.

На территории Республики Алтай мохноногий курганник распространен по всему Юго-Восточному Алтаю, заходя по границе и на территорию центрального Алтая. Наиболее же обычен он в южной части Юго-Восточного Алтая [Ирисов, 1974а; Малков, 1987]. Местами обитания этого сокола на Алтае являются сухие степи в горах, местами сильно опустыненные, с выходами скал или хотя бы всхолмленные, широкие горные долины с мягким рельефом, пологие склоны гор, реже – северные склоны. Абсолютно ровной местности избегает, как и узких ущелий и долин [Ирисов, 1972].

Местообитание и биологические наблюдения. Типичным местообитанием мохноногого курганника в Тыве являются горные степи с выходами скал, чередующиеся умерными лесами и лесами горно-лесного пояса, а также безлесная открытая местность с бугристой и всхолмленной поверхностью или же горы с широкими долинами и мягким рельефом, но с обязательным присутствием скальных образований (*цветная вкладка*, рис. 38).

В поясе горных кедрово-лиственничных лесов мохноногий курганник не гнездится [Баранов, 1991]. Нет его и в таежных районах Восточно-Тувинского нагорья.

Ирисов (1968) указывает на вертикальное распространение этого вида не выше 2500 м над уровнем моря на гнездовье и 3000 м во время кочевок. Диапазон высот расположения гнезд, обнаруженных нами в период с 2005 по 2011 гг., составил 734 – 1917 метров над ур. моря. Но большая часть из них располагалась на высотах от 1000 до 1400 метров над ур. моря.

Плотность населения мохноногого курганника увеличивается с увеличением абсолютной высоты местности. Однако абсолютная высота лишь косвенно определяет плотность поселения хищников. Увеличение численности связа-

но, прежде всего, с изменением кормности угодий и наличием соответствующих гнездовых станций.

В северных районах ареала, находясь в условиях пессимума, на пределе своего распространения *Buteo hemilasius* в качестве гнездовой платформы использует высокоствольные деревья, такие как тополь и лиственница. Экологическую связь этого вида с древесной растительностью отмечает Панькин [1974] для Верхнего Приамурья. В южных частях ареала этот вид является преимущественно петрофильным и в подавляющем большинстве случаев размещает свои гнездовые сооружения на скальных обнажениях по склонам гор в устьевой части распадка или ущелья или на отдельных скальных останцах и останцевых грядах, на карнизах скальных обнажений (рис. 39). Подобное расположение гнездовых сооружений отмечается и для сопредельного Юго-Восточного Алтая [Малков, 1987].



Рис. 39. Гнездо мохноногого курганника с птенцами на скальном останце в Убсу-Нурской котловине (фото А.А. Баранова)

В северной Монголии гнезда мохноногого курганника находили не только в скалах, но и на маленьком холмике, поросшем караганой, и просто на ровном месте [Pichocki, 1968; Козлова, 1975].

Тесную связь этого хищника со скалами в южной Тыве подтверждают данные о находках четырех десятков гнезд и многочисленных встречах мохноногого курганника в период с 1975 по 2004 годы (табл. 6).

Таблица 6

Гнезда мохноногого курганника (*Buteo hemilasius*), известные ранее на территории Республики Тыва

№ п/п	Местонахождение гнездового сооружения, биотоп, станция	Дата нахождения	Содержимое гнезда
1	2	3	4
1.	Южный шлейф хр. Танну-Ола, р. Терегтик-Хем. Два гнезда на скальных выходах	24.06.1975	1) 3 птенца; 2) 3 птенца
2.	Хр. Танну-Ола, р. Терегтик-Хем	05.07.1975	2 слетка
3.	Овюрский кожуун. Саглинская долина. Два гнезда на скальных обнажениях. Одно жилое	11.05.1976	4 птенца
4.	Правый коренной берег р. Каргы (верхнее течение) недалеко от устья р. Бальктыг на скальных обнажениях. Из пяти обнаруженных гнезд одно было занято	14.05.1977	4 птенца
5.	Овюрский кожуун. Саглинская долина. Приречные скалы р. Орта-Халыын. Два гнезда. Одно не жилое	29.05.1977	2 птенца 6-8 дней и 1 яйцо
6.	Гнездо на скальном обнажении Удуг-Баш-Даг, на высоте 3-3,5 м р. Орта-Халыын. И еще 4 гнезд поблизости (в 30-100 м). Все гнезда хорошо доступны сверху. Устроены за выступами скал, с юго-восточной стороны, т. е. хорошо защищены от юго-западных и западных господствующих ветров	30.05.1977	Гнездо жилое, но по какой-то причине брошено

Продолжение табл. 6

1	2	3	4
7.	Саглинская долина. Улуг-Баш-Даг. Скальные обнажения Кады-Халыын. Два гнезда	17.05.1978	1) 4 яйца; 2) 3 яйца (гнездо 1976 года)
8.	Саглинская долина, р. Орта-Халыын. Многолетнее гнездо на труднодоступной отвесной скале	18.05.1978	3 птенца. Одному нет и суток (известно с 1976 г.)
9.	Гнездо на склоне Улуг-Баш-Даг	19.05.1978	4 яйца. Одно из них болтун
10.	Скалы р. Когерим (левый приток р. Саглы). Находится в 150 от гнезда степного орла	23.05.1978	
11.	Гнездо на уступе скального останца в окрестностях оз. Дус-Холь, долина р. Тес-Хем, Эрзинский район	14.06.1978	1 птенец, 2 яйца. Одно яйцо прокльнуто
12.	Овюрский кожуун. Саглинская долина. Скальные обнажения в верховьях р. Кады-Халыын	02.06.1980	3 яйца. Совершенно не пигментированы
13.	Среднее течение р. Саглы. Гнездо на скалах Улуг-Баш-Даг	06.06.1980	4 птенца. Последнему 1-2 суток, не более.
14.	Овюрский кожуун. Саглинская долина. Самые верхние скалы р. Орта-Халыын	08.06.1980	2 птенца во втором пуховом наряде (возраст 10-12 и 16-18 суток)
15.	Гнездо в 2-3 км от устья Эжима. Долина Улуг-Хем. Очень труднодоступно, расположено на северо-западной экспозиции в ущелье и закрыто из долины	06.06.1981	2 птенца во втором пуховом наряде

1	2	3	4
16.	Долина ответвляющаяся от р. Эжим, на левобережье, в 2,5-3 км от устья. Улуг-Хем. Гнездо на скале. В 1,5 км от беркута	10.06.1981	4 птенца во втором пуховом наряде (старшему 18-20 дней)
17.	Долина р. Каргы. Урочище Семигорки. На скальном уступе	29.04.1984	4 яйца
18.	Долина р. Каргы. Два гнезда на скальных выходах хр. Хурен-Тайга	18.05.1986	1) 3 птенца и одно яйцо; 2) 2 яйца
19.	Долина р. Каргы. Два гнезда на скалах хр. Хурен-Тайга (рядом с гнездом черного грифа)	14.06.1986	1) 2 птенца второй пуховой наряд; 2) птенца (четко выраженное ромбовидное пятно)
23.	Юго-восточная часть хребта Цаган-Шибэту – левобережный водораздельный хребет р. Каргы. Московское ущелье (район Оошина). Три гнезда на скалах	21.05.1988	1) 4 яйца; 2) 3 птенца (старшему – 4-5 дней, младшему – 2 дня); 3) 2 яйца

Значительно реже гнезда мохноногого курганника можно найти на деревьях (явление, характерное преимущественно для северных частей ареала), заброшенных постройках человека или технике [Баранов, 2008].

В период с 2005 по 2011 гг. нами было осмотрено 60 гнездовых сооружений *Buteo hemilasius*, из них 57 располагались на скалах, два – на деревьях (тополь) в устьевой части р. Харалыг-Хем и одно на брошенном комбайне в полупустынной местности в окрестностях Ямаалыга. В 2014 г. в этом же

районе было обнаружено гнездо мохноногого курганника расположенное в старой эмалированной раковине, установленной на бетонном столбе на высоте 2 м от земли (рис. 40 а, б).



Рис. 40 а. Гнездо мохноногого курганника на брошенном комбайне. Тыва, Убсу-Нурская котловина, кластер Ямаалыг, 6 июня 2010 г.



Рис. 40 б. Гнездо мохноногого курганника в раковине. Тыва, Убсу-Нурская котловина, кластер Ямаалыг, 2 июня 2014 г.

В скалах гнезда устраиваются обычно на труднодоступных уступах, и почти всегда они закрыты выступом со стороны господствующих западных и юго-западных ветров. Гнезда устраиваются ближе к подножию гор, даже при наличии выше по склону удобных мест для гнездования [Баранов, 1991]. Обязательным условием при выборе места для строительства гнезда является хороший обзор близлежащей местности.

Проявляя значительную избирательность в выборе подходящих мест для гнездования, мохноногий курганник, кроме того, обладает довольно высоким уровнем гнездового консерватизма, что подтверждается многолетним использованием этой птицей своих гнезд, расположенных поблизости друг от друга, в пределах одного гнездового участка, чаще всего их 2-3, иногда 5 и более. Так, на хр. Хурен-Тайга гнездование курганника известно с 1984 года [Баранов, 2008].

Одной из основных причин строительства мохноногим курганником новых гнезд в пределах своего гнездового участка при наличии старых гнезд в хорошем состоянии является поселение рядом более сильного конкурента балобана (рис. 41).

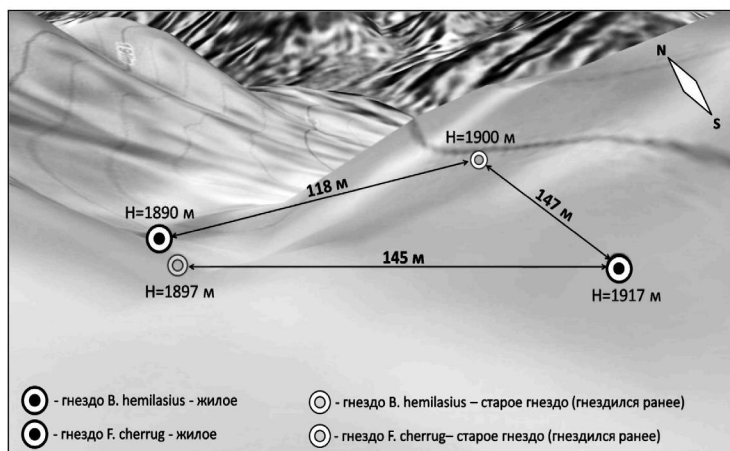


Рис. 41. Размещение гнезд балобана (*Falco cherrug*) и мохноногого курганника (*Buteo hemilasius*) на хребте Хурен-Тайга (Монгун-Тайгинский кожуун, май 2005 г.) (многолетний гнездовой участок, 1984-2005 гг.)

Нападение соколов на мохноногого курганника и, наоборот, при появлении одного из них над гнездовым участком другого явление довольно частое. По-видимому, несмотря на столь близкое размещение гнезд двух хищников, все же существует какое-то минимальное расстояние возможного присутствия их вблизи друг друга. Если же эта граница нарушается, то конкурент активно изгоняется с гнездовой территории хозяина.

В южной Тыве кладка у мохноногого курганника начинается со второй декады апреля и к концу месяца заканчивается у большинства пар. Самая поздняя кладка отмечена 8 мая 1975 г. в долине р. Терегтик-Хем (южный шлейф хр. Танну-Ола). Подобную растянутость гнездового цикла мохноногого курганника можно объяснить тем, что часть особей популяции зимует в пределах гнездового ареала, в то время как из более снежных районов Тывы птицы откочевывают, в результате чего весной приступают к размножению позже остальных [Близнецов, 2011]. В кладке 3–4 яйца, реже – 2 и 5. В юго-восточном Алтае в кладках, как правило, 2 яйца, реже – 3 [Ирисов, 1974]. Самка откладывает яйца в течение 7–8 суток. Насиживание начинается с первого яйца. В результате суровой зимы и поздней весны период яйцекладки может быть смещен на 1–2 недели. В случае утраты кладки возможно ее повторение, но яиц меньше [Дементьев, 1951]. Общий фон яиц грязно-белый, иногда с бледно-охристым оттенком. Рисунок пестрый, поверхностный, четкий. Густота рисунка в одной кладке различна, и яйца довольно хорошо отличаются друг от друга. Интенсивность пигментации зависит от последовательности откладки яиц и уменьшается от первого яйца к последующим. Последнее часто вообще лишено пигментации. Размеры и вес яиц варьируют не только в различных гнездах, но и внутри одной кладки. Процесс насиживания от отклад-

ки последнего яйца до появления последнего птенца длится 28 суток. В насиживании принимает участие исключительно самка, самец в этот период кормит ее, но иногда в жаркие дни самка покидает гнездо на некоторое время. При кладке 3–4 яйца весь процесс вылупления длится 5–6 суток. Вылупление птенцов мохноногого курганника приходится в основном на вторую половину мая. [Баранов, 1991].

Балобан (*Falco cherrug milvipes*)

Распространение. В России этот вид всегда находился на северном пределе своего гнездового распространения, так как является типичным представителем фауны аридных зон. В Красноярском крае балобан распространен от южных границ до широты городов Ачинска, Красноярска [Сушкин, 1914, 1938; Дементьев, 1951; Степанян, 1990]. В начале XX в. отмечался в отрогах северо-западной части Восточного Саяна на границе с Красноярской лесостепью [Сушкин, 1914], где регулярно встречается и в настоящее время. С 1993 года в летне-осенний период одиночные птицы регулярно отмечались в пойме Кана, Канской лесостепи, в районном центре, где они охотятся на голубей [Гаврилов, 2003]. Найден на гнездовье под г. Красноярск недалеко от устья р. Караульная [Ким, 1988] и по долине р. Базаиха в охранной зоне заповедника «Столбы». Обитает в основном по левобережной части Енисея, восточнее встречается значительно реже. Найден у г. Дивногорска и в районе Красноярского водохранилища [Юдин, 1952; Полушкин, 1988]. Обычен в Минусинской котловине [Кустов, 1980; 1981; 1982]. Здесь этот хищник был встречен в районе оз. Малый Кызыкуль и на Таежинском стационаре. Гнезда были найдены в Шушенском бору, в окрестностях бывшего Мигнинского водохранилища Ермаковского района, пара балобанов встречена на берегу р. Енисея в окрестностях с. Синий Камень, одиночные особи отмечались около дд. Вознесен-

ка, Семенниково, в пойме р. Кебеж в урочище «Филаретиха» и в Усинской котловине [Баранов, 2004]. Гнезда балобанов обнаружены в 1988 г. на горе Ойха около пос. Курагино, в окрестностях с. Покровка на правом берегу р. Кизир, в 7 км ниже устья р. Кизира на левом берегу р. Казыра (Каратузский район) и в 10 км ниже пос. Курагино на р. Тубе [Баранов, 1988а]. Одиночные особи отмечены на правом берегу р. Енисей ниже устья р. Кана, на реках Кизире, Тубе в районе о-вов – Таскин, Еферьев и Колмаковский [Валюх, 1996]. Гнездится балобан в приенисейской части Западного Саяна [Соколов, 1983; Петров, 1983], Усинской котловине, в окрестностях с. Арадан, встречен на Куртушибинском хребте [Сыроечковский, 2000, 2004]. В Саяно-Шушинском заповеднике балобан встречен дважды в третьей декаде июля 1983 г. на хребте Хемчикский, где, вероятнее всего, гнездится по долине р. Большие Уры. Балобан – характерный фонообразующий хищник горностепных районов Тывы и Северо-Западной Монголии. Он найден на гнездовье в Монгун-Тайге и на Цаган-Шибэту (Иркутское ущелье). В Западном Танну-Ола в течение многих лет гнездилися на скальных обнажениях в долинах рр. Орта- и Кады-Халыын. Найден на гнездовье в окрестностях пос. Торгалыг Овюрского района, в долине р. Морен, Нарын, по южному макросклону хребта Хорумнуг-Тайга. В окрестностях оз. Хадын была добыта самка [Янушевич, 1952]. Гнездится по южному макросклону Уюкского хребта в долинах рр. Эжим и Демир-Суг. Балобана наблюдали в долине р. Хемчик, в бассейне оз. Чазадыр на северных склонах Западного Танну-Ола. Пара молодых балобанов встречена 9 августа 1975 г. в гольцовом поясе Восточного Танну-Ола (верховье р. Теректиг-Хем) на высоте 2400-2500 м над ур. моря. В период наших исследований балобан регулярно отмечался на гнездовании на скальных останцах по всей Убсу-Нурской котловине.

На Алтае этот хищник обитает во всех степных и лесостепных районах. В Горном Алтае наиболее часто встречается в Юго-Восточном, Центральном Алтае и менее характерен в Северо-Западном и горно-таежном Северо-Восточном Алтае [Ирисов, 1976, 1984; Кучин, 2004].

Вертикальное распространение на гнездовье от 1200 – 1300 м на подгорных равнинах Тувинской и Убсу-Нурской котловин до 2300-2400 м в Монгун-Тайге и Цаган-Шибэту. На охоте встречается здесь до высот 2600-2700 м над уровнем моря [Баранов, 1991].

В центральной Азии балобан живет более или менее оседло, но некоторые особи кочуют в пределах гнездового ареала [Козлова, 1975]. Зимой балобан встречается как в Каргинской (Цаган-Шибету), так и в Саглинской долинах (Западный Танну-Ола). Частичная оседлость и кочевки объясняются, с одной стороны, малоснежием в местах их обитания, с другой – наличием относительно постоянной кормовой базы [Баранов, 1988а].

Местообитание и биологические наблюдения.

На территории Алтай-Саянского экорегиона распространены два подвида балобанов, и их места обитания имеют некоторые отличия. Более бледно и светло окрашенный *Falco cherrug cherrug* (западная часть ареала) гнездится в равнинных островных лесах и предгорных лесостепях. *Falco cherrug milvipes*, более темно окрашенный, предпочитает участки горных степей с отвесными выходами скал в сухих горах на безлесных участках, очень редко встречается в горах с лесной растительностью и выходами скал.

Falco cherrug milvipes – преимущественно петрофильная форма, основные местообитания его в Тыве – остепненные горы с выходами скал и останцами. Наиболее типичными биотопами являются припойменные скальные обнажения по долинам рек либо широкие пади, откуда открываются

ся обширные пространства степных долин, где хищник охотится (*цветная вкладка*, рис. 42).

В поясе кедрово-лиственничных лесов и таежных районах региона не обитает. На горно-тундровых участках гольцового пояса не гнездится, но довольно обычен здесь на охоте [Баранов, 2007].

На Алтае Кучин (2004) указывает на гнездование балобана в равнинной лесостепи, где он откладывает яйца в старые гнезда хищников, расположенные на деревьях как хвойных, так и лиственных пород. В горах же балобан гнездится в скалах, выбирая углубление или нишу, прикрытую нависшим выступом.

Гнезд, как и все соколы, никогда не строит. В южной Тыве в подавляющем большинстве случаев использует для кладки гнездовые постройки мохноногого курганника, расположенные на скалах. Как исключение, занимает гнезда других хищных птиц или врановых, устроенные на деревьях. Гнездо с кладкой 5 яиц обнаружено 16 мая 1976 г. на скальном обнажении южного шлейфа хр. Танну-Ола при движении на автомашине от р. Орта-Халыын в сторону р. Кады-Халыын. На этом же участке шлейфа, на скале 26 мая 1977 г. было обнаружено гнездо этого хищника с 4 птенцами (возраст младшего 3–4 дня); кладка 4 яйца найдена на скале в долине р. Орта-Халыын; другая кладка 2 яйца обнаружена в прошлогоднем гнезде – автоучеты от Хандагайты до Саглы, 17 мая 1978 г. 8 июня 1977 г. взрослая особь отмечена на скалах левого берега р. Торгалык. Гнездо с кладкой 4 яйца, расположенное в нише на высоте 8–10 м от подножья скалы, обнаружено 18 мая 1978 г. недалеко от пос. Кызыл-Булуп (из дневников Баранова А.А.). В период с 2005 по 2011 г. на территории южной Тывы на гнездовании было отмечено 17 пар балобана. Все они размещали свои кладки в гнездах мохноногого курганника, расположенных на скалах.

На территории Тывы, в пределах гнездовой области, балобан распространен спорадично, что определяется мозаичностью распространения грызунов и зайцеобразных как основных объектов питания соколов и наличием удобных мест для гнездования – скал, останцев и выходов горных пород. Одним из важнейших условий территориального размещения балобана является еще и гнездование в аналогичных условиях мохноногого курганника *Buteo hemilasius* – основного поставщика гнездовых платформ для сокола. Гнездовые участки постоянны и используются в течение многих лет подряд. Так, на левобережье р. Кады-Халыын гнездование балобана известно с 1976 г, на хребте Херен-Тайга – с 1984 г (рис. 43) [Баранов, 1991, 2008].

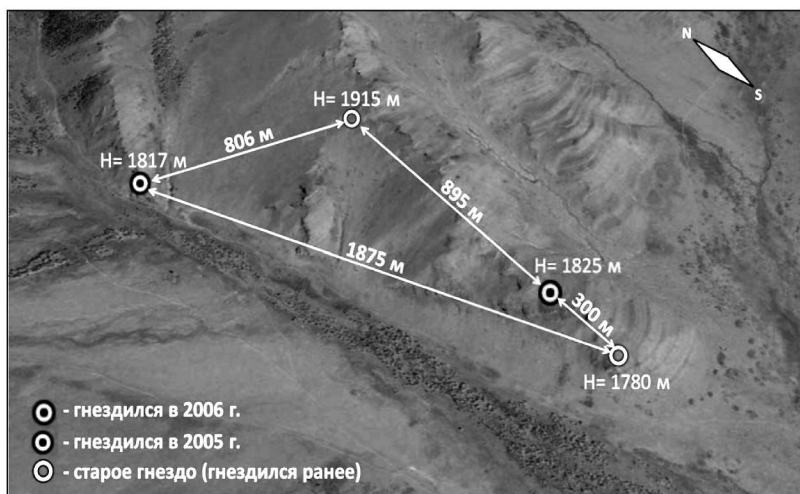


Рис. 43. Схема размещения гнезд балобана (*Falco cherrug*) на левобережье р. Кады-Халыын. Республика Тыва (многолетний гнездовой участок)

В пределах гнездовой территории пара балобанов использует, как правило, несколько гнезд мохноногого курганника и периодически заселяет одно из них. Нередко поселя-

ется в одном и том же гнезде в течение нескольких лет подряд. Таким образом, типичный миофаг *Buteo hemilasius*, гнездясь в аналогичных условиях и являясь основным поставщиком гнездовых платформ для балобана, в значительной мере определяет территориальное размещение последнего.

Однако биотические отношения между двумя этими видами хищных птиц не ограничиваются только использованием балобаном гнездовых построек мохноного курганника, по-видимому, существуют между ними и другие более сложные связи, определяющиеся трофической специализацией и этологическими особенностями сопряженных гнездящихся пар [Близнецов, 2008).

Нередко балобан откладывает яйца в скальной нише прямо на грунт, без всякой подстилки, но, как правило, поблизости размещается гнездо мохноного курганника. Высота расположения занимаемого гнезда значения не имеет, например, пара балобанов в долине р. Кады-Халыын в разные годы занимала гнезда мохноного курганника, расположенные на скальных обнажениях в 24, 16 и 3 м от подножия склона [Баранов, 1991]. В Убсу-Нурской котловине, на скальном останце, расположенном в урочище Цаган-Тологой, балобан несколько лет гнездится на скальном утесе на высоте около 80 м от его подножия. В Иркутском ущелье на хр. Хурен-Тайга 18 мая 2005 г. самка балобана с птенцами была обнаружена в гнезде мохноного курганника в 120 м от подножия склона. Но тем не менее балобан предпочитает гнездиться на отвесных труднодоступных скалах, в нишах или на уступах, защищенных стеной или навесом. Нередко гнездо оказывается совершенно недоступным, в других случаях к нему можно подобраться сверху. Для балобана характерно отсутствие какого-либо лотка и подстилки. Довольно часто поверхность гнезда совершенно плоская, обычно сильно залитая экскрементами (рис. 44).



Рис. 44. Самка балобана кормит птенцов. Тыва, 2006 г.

В южных районах края кладки появляются во второй половине апреля, но отдельные пары приступают к размножению значительно раньше. Так, 18 мая 2005 г. на хр. Хурен-Тайга было осмотрено гнездо с пятью птенцами в возрасте примерно 20 дней. В первой половине июня почти во всех гнездах уже есть птенцы. Часть птиц остается зимовать в южных районах края [Кустов, 1982; Прокопьев, 1988]. Сроки размножения в условиях Алтайского края совпадают с данными, которые приводит К.А. Юдин [1952] для Красноярского края [Кучин, 1976].

4.2. Разнообразие гнездовых сооружений и способы их размещения

Гнездовые сооружения птиц крайне разнообразны. Строительство гнезд является сочетанием элементов сложного врожденного поведения птиц и обучения. Очевидно,

что этот процесс прошел значительный путь эволюционного развития – в одних случаях прогрессивного, в других, вероятно, регрессивного.

По степени защищенности для петрофилов можно выделить три типа гнезд – открытые, полузакрытые и закрытые. Однако разнообразие типов устройства гнезд настолько велико, что такое деление довольно условно [Ковшарь, 1981].

Под закрытым и полузакрытым гнездованием птиц обычно понимается расположение гнезд в каких-либо укрытиях. В подобных местах гнезда и потомство значительно лучше защищены от неблагоприятных климатических воздействий (в гнездах более стабильная температура, постоянная влажность, несколько другой, чем в открытых гнездах, газовый режим). Кроме того, у закрытогнездящихся петрофильных птиц наблюдается значительно меньший отход птенцов по причине пресса хищников и антропогенного воздействия [Баранов, 1991б; Ирисов, 1989].

Гнездование в убежищах свойственно многим птицам высокогорий. Некоторые широко распространенные виды в высокогорье выбирают часто более закрытые места для постройки гнезда, чем на равнине или в среднегорье [Ирисов, 1974]. Вследствие того что птицы помещают гнезда в естественных убежищах, они оказываются защищенными не только от резких колебаний температур, но и от действия прямой солнечной радиации, насыщенной в высокогорьях ультрафиолетом, губительным для кладок и птенцов. Закрытое или полузакрытое положение гнезд свойственно большинству представителей петрофильной группы, среди них горихвостка-чернушка, пестрый каменный дрозд, каменка обыкновенная и плешанка, каменный воробей, снежный вьюрок, большая чечевица, клушица, белопоясный стриж, удод, пустельга степная и обыкновенная и др.

Укрытия могут быть самыми разнообразными. Основными из них служат пустоты, различные щели и ниши в ска-

лах, кучах камней. В этой связи по характеру скальных образований, используемых для укрытия гнездовых сооружений, закрытогнездящихся петрофильных птиц можно разделить на две группы: птицы отвесных скал и птицы каменистых склонов и осыпей. Безусловно, такая классификация также не является универсальной, поскольку многие птицы для размещения своих гнездовых сооружений могут использовать различные гнездовые станции. Однако большинство видов все же отдает предпочтение какой-либо одной из них. К первой группе принадлежат птицы, гнездящиеся на более или менее высоких отвесных скалах, устраивая гнезда в нишах, щелях и прочих подобных укрытиях. Среди них такие виды как белопоясный стриж, клушица, альпийская галка, скалистый голубь, пестрый каменный дрозд, горихвостка-чернушка и др. Большинство птиц, использующих для гнездования полости в стенах отвесных скал, является облигатными закрыто- или полузакрытогнездящимися петрофилами.

Вторая группа среди закрытогнездящихся видов представлена птицами, использующими в качестве укрытий каменистые склоны и крупнообломочные осыпи – каменный воробей, каменка-плешанка, монгольский снегирь (*цветная вкладка*, рис. 45), удог, а также кучи камней или курганы, расположенные на пологих склонах или абсолютно горизонтальной поверхности – степная пустельга и обыкновенная каменка (*цветная вкладка*, рис. 46, 47). Принадлежность большинства петрофильных видов к закрытогнездящимся формам можно объяснить тем, что петрофильные виды приурочены в основном к довольно суровым открытым пространствам и вынуждены укрывать свои гнезда и потомство от действия неблагоприятных факторов.

Особую группу составляют лепные гнезда ласточек: *Delichon urbica* и *Delichon dasypus*. Многие авторы относят

их к открытогнездящимся, но поскольку само гнездо нуждается в укрытии, можно отнести эти виды птиц к полужакрытогнездящим (цветная вкладка, рис. 48).

Такие гнезда располагаются открыто, но, обладая формой замкнутого «сосуда» с небольшим отверстием, создают благоприятные условия для кладки и птенцов, близкие к тем, которые характерны для закрытогнездящихся видов. К этой же группе можно отнести гнезда оляпки (*Cinclus cinclus*) закрытого типа, имеющие шарообразную форму. Определенный интерес вызывают лепные гнезда открытого типа скальной ласточки (*Ptyonoprogne rupestris*).

Под открытым гнездованием петрофилов понимается расположение гнезд на выступах скал или на земле, где они почти не защищены от прямого влияния абиотических факторов и зачастую более доступны различным хищникам, чем «укрытые гнезда». Защита кладки и птенцов здесь достигается другими путями: искусной маскировкой, скрытым или, напротив, агрессивным поведением, криптической окраской хозяев гнезда, яиц и птенцов или плотным насиживанием кладки. К группе открытогнездящихся видов петрофильного комплекса принадлежат черный аист, горный гусь, ворон, алтайский улар, беркут, степной орел, мохноногий курганник, черный коршун, балобан, черный гриф, бородач. Среди них лишь последний является облигатным представителем петрофильного комплекса.

Белопоясный стриж (*Arus pacificus pacificus*)

Распространение. Типичный восточноазиатский вид, связанный в своем распространении со скалами. Сушкин [1938] писал, что белопоясный стриж гнездится в Северо-Восточном, Центральном и Западном Алтае и в небольшом количестве – в ближайшей к Алтаю части Северо-Западной Монголии, а в Северо-Западном, Южном и Юго-Восточном Алтае отсутствует. В настоящее время в Северном Алтае этот

стриж – гнездящаяся очень редкая птица [Цыбулин, 1999]. В Северо-Восточном Алтае белопоясный стриж – гнездящаяся птица, приуроченная к светлохвойно-мелколиственному низкогорью и лишь изредка отмечается в предгорьях, в черновом и мелколиственном низкогорье [Равкин, 1973].

Северная граница распространения доходит до Ангары [Птушенко, 1951], а по среднему течению Нижней Тунгуски – до 64° с.ш. [Ткаченко, 1937; Степанян, 1990]. К северу по р. Енисей отмечен у пос. Фомка [Бурский, 1983] и с. Ворогово [Рогачева, 1978]. Неоднократно встречался у Мирного, Верхне-Имбатского, Алинского, найден в низовье р. Елогуй [Рогачева, 1988]. В 1958 г. отмечен как обычная гнездящаяся птица по всей Подкаменной Тунгуске – от порога Орон в верховьях до устья [Сыроечковский, 1959; Сыроечковский, 1980; Рогачева, 1988]. Птицы гнездились колониями в крупных скалах по берегам реки, особенно на участке от порога Орон до Ванавары [Сыроечковский, 1959]. Крупные (по 50–100 пар) гнездовые колонии этого вида встречали также на Ангаре у Мотыгино и по притоку Ангары – р. Каменке. Отмечен также на Енисее у поселка Фомка [Бурский, 1983] и с. Ворогово [Рогачева, 1978]. На юге региона, около Красноярска и выше по Енисею, белопоясничный стриж – многочисленная гнездящаяся птица всюду, где есть скалы, а в самом Красноярске и его окрестностях он по численности во много раз превышает черного стрижа [Юдин, 1952]. В Красноярске и его окрестностях в летние месяцы плотность населения белопоясного стрижа достигает 45–100 ос/км² и по численности во много раз превышает черного стрижа [Юдин, 1952]. Сушкиным [1914] отмечен на гнездовье по скалам берегов Енисея и низовьев Тубы.

На территории южной части Средней Сибири белопоясный стриж – многочисленная гнездящаяся птица всюду, где есть скалы, исключая пустынные районы. Небольшие коло-

нии отмечены нами на скальных выходах горы-сопки Змеинка в 1,5 км от села Подкамень (Орджоникидзевский район) и по куэстовым грядам в долине р. Черный Июс [Близнецов, 2009]. В долине р. Белый Июс гнездится на горной гряде Сундуки и на скальных обнажениях в районе с. Ефремкино (*цветная вкладка*, рис. 49).

Тугаринов установил гнездование *Arus pacificus* на хр. Кутурчин, у верхнего течения Маны. К югу распространен до государственной границы. В южной Тыве этот вид небольшими колониями встречен нами вдоль южного шлейфа хр. Танну-Ола на береговых скальных обнажениях рр. Нарын, Харалыг, Шивилиг, Орукку-Шинаа, Шалаш, Деспен, Орта-Халыын.

В подходящих условиях гнездится от равнин до гор, причем выходит кверху за пределы верхней границы леса. На Алтае распространен до 2200 м, заходит в альпийский пояс. В Тыве, видимо, гнездится и в альпийской зоне Танну-Ола.

Местообитание и биологические наблюдения. Колонии насчитывают от нескольких десятков до нескольких сотен гнездящихся пар [Сыроечковский, 1980]. Необходимым условием устройства колонии является наличие поблизости водного пространства [Птушенко, 1951]. В гористых местах колонии располагаются по неприступным скалистым берегам горных рек, утесам и обрывам, в расщелинах и глубоких норах между камнями на высоте от двух-трех до нескольких десятков метров от подножия скалы. Предпочтение отдает южным экспозициям, избегая склонов, обращенных прямо на север. Более насыщены птицами высокие скалы со сложной архитектурой [Сушкин, 1914]. В городах и больших селах гнездится в высоких, почти исключительно каменных постройках (старинные крепости, башни, церкви, высокие здания, заводские трубы, бетонные мосты), где селятся на стенах, карнизах, под балконами и крышами. Лишь изредка селятся на деревянных постройках [Ешеев, 2003].

На территории южной части Средней Сибири белопо-ясный стриж – это облигатный петрофильный вид. Лишь единичные встречи этого вида в равнинной южной тайге и подтайге по рекам Кети, Кеми, Большому и Малому Кемчугу указывают на возможность гнездования его в дуплах сухих лиственниц [Савченко, 2001].

Предпочитает отвесные гладкостенные скалы базальтовых пород с нишами, гrotами и трещинами или участки скал с карнизами и травяными навесами, с отверстиями, проломами, трещинами под ними. Гнезда устраивают в естественных камерах. В идеальном случае вход в гнездовье узкий (2,5 – 10 см), расширяющийся в центре или в конце трещины, объем помещения камеры достаточный для гнезда диаметром до 110 мм. За гнездом или над ним есть трещины и разломы для укрытия, а также наклон или сток для экскрементов; иногда доступ к гнезду преграждается выступом или сужением трещины. От выхода гнездо расположено на расстоянии от 0,1 до 1 м; оно прикреплено дном к горизонтальной поверхности камня или боковым стенкам в каменной трещине [Бутьев, 2005].

Гнездо состоит из переносимых ветром сухих частей растений, стебельков трав, соломинок, перьев и другого легкого мусора и имеет вид плотной корзиночки с утолщенными краями, склеенной быстротвердеющим секретом подчелюстных желез, им же гнездо покрывается снаружи. При строительстве гнезда стрижи используют все выступы и углубления в породе камня, буквально встраивая свой материал в естественную структуру выбранной для гнезда щели или углубления. Таким образом, форма гнезда точно соответствует той щели или трещине, в которой оно помещено [Дементьев, 1951].

Кладка состоит из 2–3 белых или розоватых яиц эллипсоидно-удлиненной формы размерами 24.8–26.9 x

15.8–17.5 мм. Инкубация 20–30 дней. Нормальные сроки развития птенцов – 35–40 дней, но при вмешательстве неблагоприятных факторов молодые стрижи вылетают из гнезда не раньше, чем через 45 дней постнатального развития [Бутъев, 2005].

Питается летающими, преимущественно мелкими двукрылыми насекомыми и ручейниками, а также бабочками, жуками и пауками. Стрижи подолгу ловят насекомых и пауков, но не глотают их по одному, а склеивают добычу секретом подъязычных желез в комочек, который потом проглатывают или относят птенцам. Пьют воду, летая у самой поверхности водоемов с открытым ртом и зачерпывая ее под клювом [Сыроечковский, 1980; Леус, 1972].

Каменка плешанка (*Oenanthe pleschanka*)

Распространение. Гнездящаяся перелетная птица каменистых степей юга Евразии. Севернее Красноярска на гнездовье не найдена. Известен ряд залетов на Енисей. В Мирном (62° 15' с.ш.) зафиксирован ряд весенних и осенних встреч: 26 мая 1978 г. самец был добыт на поляне у поселка; плешанка встречена также весной и осенью 1979 г. Одна птица была добыта 9 июня 1908 г. в устье р. Фатьянхи (64° 08' с.ш.) [Тугаринов, 1911]. Не отмечена в Койбальской степи [Безбородов, 1979].

В Минусинской котловине встречается спорадически по каменистым буграм и обрывам степной, реже лесостепной зоны. Найдена в окрестностях Минусинска, у устья р. Абакан, в береговых обрывах Тубы [Сушкин, 1914]. Найдена нами на гнездовье в северной Части Хакасии по скальным обнажениям отрогов Кузнецкого Алатау. Здесь в долине р. Черный Июс, между сс. Устинкино и Подкамень, 22 июня 2009 г. встречено 5 пар плешанки со слетками и два одиночных самца [Савенко, 2009]. Самец плешанки встречен 25 июня 2007 г. в долине р. Белый Июс на одной из со-

пок куэстовой гряды Сундуки. Как редкий вид отмечается на гнездовании в восточных предгорьях Косинского хребта. В Усинской котловине изредка гнездится по сухим остепненным склонам. Селится по открытым каменистым предгорьям, ограничивающим Красноярскую лесостепь с юга и юго-востока [Юдин, 1952].

В Тыве, особенно в южной части, в условиях полупустынь и сухих степей распространена менее sporadично ввиду широкого распространения здесь выходов камней. В Западном Саяне плешанка – фоновый вид горных степей [Соколов, 1983; Петров, 1983; Прокофьев, 1987a]. В Усинской котловине изредка гнездится по сухим остепненным склонам. В Убсу-Нурской котловине одиночные особи и гнезда отмечались ними в 2005–2011 гг. в условиях скальных образований вдоль всего южного шлейфа хр. Восточный и Западный Танну-Ола, в долинах рек Кады-Халыын, Ирбитей, Деспен, Хоолу, Шивилиг-Хем, Харалыг-Хем и Ужарлыг-Хем; 21 мая 2007 г. гнездо каменки-плешанки найдено в урочище Цаган-Тологой. Встречена на гнездовье на всех обследованных скальных останцах, расположенных в долине р. Тес-Хем (*цветная вкладка*, рис. 50). В Юго-Западной Тыве плешанка – редкий гнездящийся вид. Здесь пару с кормом Попов [2008] наблюдал с 1 по 4 августа 1983 г. в долине р. Каргы в окрестностях эпидбазы. Там же 6 июля 1984 г. он встретил выводок. В горы плешанка поднимается на высоту до 1900–2000 м, но в альпийский пояс не заходит.

Местообитание и биологические наблюдения. Птица сухих каменистых участков степей. Предпочитает открытые безлесные или бедные лесом местности с выраженным рельефом и наиболее обычна в гористых или холмистых степях со скальными выходами, обрывистыми обнажениями склонов гор и каменистыми россыпями. Однообразной равнины избегает [Портенко, 1954; Рогачева, 1988].

Охотнее всего она селится по невысоким каменистым буграм. Значительно реже, и обыкновенно лишь за отсутствием таких угодий, плешанка поселяется по каменистым береговым обрывам и отвесным скальным выходам.

Аналогичные местности занимает и на Алтае, где наиболее обычна в Центральной части. В Юго-Восточном Алтае плешанка редка, по-видимому, причина этого – значительная высота местности, по большей части превышающая вертикальное распространение этого вида. Очень спорадично распространена и в Северо-Западной Монголии. Здесь причиной отсутствия плешанки является отсутствие подходящих гнездовых станций в более низких частях страны, в то же время подходящие места в горах лежат выше предела распространения плешанки [Сушкин, 1938]. В Казахстане плешанки в виде исключения гнездятся по саксаульникам в норах грызунов, а около Семипалатинска, на правом берегу Иртыша, живут в сосновых борах [Долгушин, 1970]

Могут использовать самые незначительные выходы камней. На равнинах Западной Сибири также выбирают участки с обрывами, оврагами, крутыми берегами, строениями или развалинами, железнодорожными насыпями [Рябичев, 2001].

Поселяются территориальными парами, но в наиболее подходящих местах недалеко друг от друга. Так, на скальных останцах Убсу-Нурской котловины и южном шлейфе хр. Восточный Танну-Ола гнезда этих птиц нередко располагаются на расстоянии от 20 до 60 м одно от другого.

Растительность гнездовых биотопов в Тыве представлена типчаком, полынью и разбросанными кое-где кустарниками караганы [Сушкин, 1914; Иваницкий, 1974; Степанян, 1983; Муни, 2008].

Гнезда помещает на земле, в укрытии среди камней, в крупнокаменистых осыпях, высохших каменистых рус-

лах рек, каменных курганах, полостях между камней. Значительно реже устраивает гнезда в неглубоких вертикальных щелях на скалах [Близнецов, 2009]. Из 32 обнаруженных нами в Убсу-Нурской котловине и ее предгорьях гнезд плешанки 4 располагались в каменистых осыпях; 3 гнезда размещались в щелях скальных выходов; 2 – в небольших кучах камней в высохших руслах ручьев; остальные были расположены под камнями, нависающими над каменисто-щебнистыми склонами различной крутизны – от 10 до 47,5°.

Найденные нами гнездовые сооружения каменки-плешанки ($n = 32$) располагались в диапазоне высот от 1097 до 1767 м над уровнем моря (взрослые особи встречаются до 2000 м над у. м.), в основном на южных, юго-восточных и значительно реже на юго-западных экспозициях. Лишь однажды нами было найдено гнездо плешанки на склоне северо-восточной экспозиции (рис. 51).

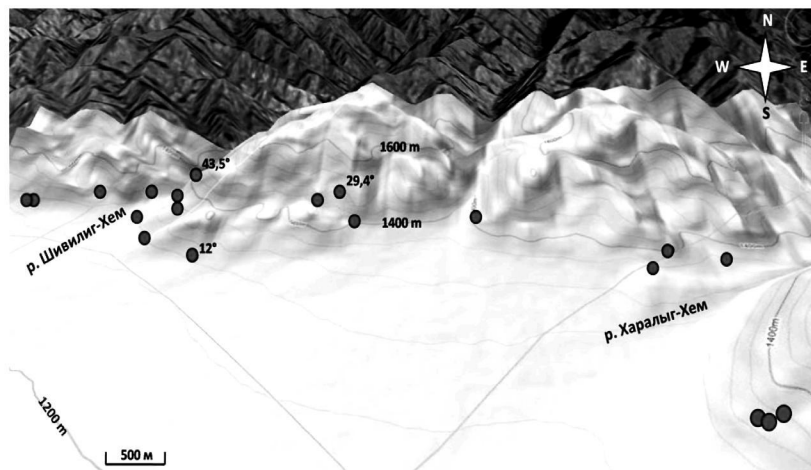


Рис. 51. Схема расположения гнезд каменки-плешанки на одном из ключевых участков. Тыва, южный шлейф хр. Восточный Танну-Ола, 2009 г.

● гнезда каменки-плешанки (*Oenanthe pleschanka*)

Средняя глубина расположения обнаруженных нами гнезд в нишах составила 13,4 см. Иногда гнезда помещаются практически открыто и оказываются хорошо освещенными (*цветная вкладка*, рис. 52).

В целом, расположение гнезд каменки-пleshанки схоже с таковым у каменки-плясуньи и пустынной каменки, которые являются типичными норниками. Принципиальное отличие заключается лишь в различной биотопической приуроченности этих птиц, возникшей в результате дифференциации экологических ниш под давлением конкуренции близкородственных видов со сходными экологическими потребностями.

Гнездо строит самка из сухих стеблей травянистых растений. Лоток, как правило, из тех же материалов, но более нежных. Только в двух обнаруженных гнездах лоток был выстлан длинным конским волосом. Обычно сооружение имеет вид аккуратной чаши, но бывает и рыхлое. Вход в довольно просторную гнездовую камеру, как правило, довольно узкий.

Сроки начала гнездования пleshанок в южной Тыве сильно различаются. У большинства пар начало кладки приходится на 3 декаду мая. Самые ранние кладки приходятся на первые числа мая. Самая поздняя кладка зафиксирована 29 мая 2008 г. – гнездо располагалось в щели между камней на восточной экспозиции скального останца, расположенного в долине р. Тес-Хем, между поселками Берт-Даг и Самагалтай (Убсу-Нурская котловина). В насиживании принимает участие только самка. Самец в этот период активно подкармливает ее.

Размеры кладок варьируют в пределах 4–6 яиц, чаще их 5. Размеры яиц: длина – 18,5–20,8 мм, ширина – 14,3–15,9 мм, масса – 1,8–2,5 г; в среднем – 19,6х15,1 мм, масса – 2,2 г. Цвет яиц от бледно-голубого до интенсивно голубого, пе-

реходящего в сине-зеленый, имеются немногочисленные мелкие пятнышки красно-коричневого или серо-буровато-красного цвета, очень редко яйца совсем без пятен [Доржиев, 1992; Замяткина, 2009].

Наблюдение за изменением массы тела птенцов каменки-пleshанки в одном из гнезд, начиная со второго дня после вылупления, показало некоторое снижение этого показателя непосредственно перед выходом птенцов из гнезда (рис. 53).

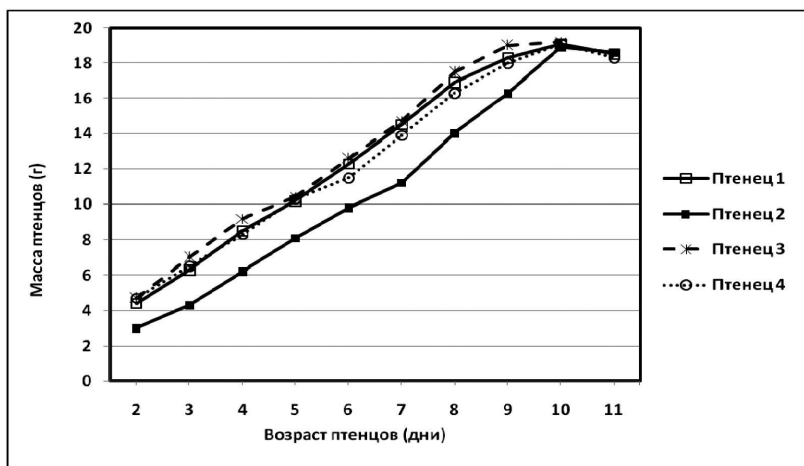


Рис. 53. Возрастное изменение массы тела птенцов *Oenanthe pleschanka*

Отход птенцов в гнездовой период, по всей видимости, незначителен. Из всех обнаруженных нами гнезд лишь одно оказалось разоренным. Располагалось оно практически открыто на крутом склоне, экспонированном на северо-восток, и лишь наполовину было прикрыто камнем.

Питаются преимущественно мелкими наземными насекомыми, пауками и другими беспозвоночными, охотно едят ягоды [Гладков, 1954; Доржиев, 1992].

Скальная ласточка (*Ptyonoprogne rupestris*)

Распространение. Спорадически гнездится в Центральном и Юго-Восточном Алтае и Северо-Западной Монголии. На Алтае найдена лишь в немногих местах, чему нет объяснения. Отсутствует в покрытом тайгой Северо-Восточном Алтае и крайне редка в Северо-Западном, где мало отвесных выходов скал. Однако и в Западном и в Южном Алтае, где подходящие станции представлены довольно широко, найдена лишь в немногих местах: по системам Катунь, Чуй и Чулышмана [Сушкин, 1938]. Встречена на гнездовании в Северном и Западном Алтае [Щербаков, 1986].

Встречается и на юге Красноярского края, где в 1907 г. П.В. Нестеровым была обнаружена колония, отнесенная им к этому виду, в 15 км ниже устья р. Ус. Скальная ласточка найдена как редко гнездящаяся птица в приенисейской части Западного Саяна [Соколов, 1983; Петров, 1985]. Члены экспедиции Н. Супранкова и О. Никонова 6–8 июля 1982 г. встречали небольшие группы скальных ласточек (по 10–20 особей) у крутых 50-метровых скалистых обрывов недалеко от устья р. Ус [Рогачева, 1988]. Встречена в долине р. Эльды-Хем (приток р. Барлыг). Большая колония встречена А.А. Барановым 15 августа 2003 г. на стрелке Большого и Малого Агула на скалах.

В Тыве П.П. Сушкин [1914] нашел ее спорадично гнездившейся в скалах по берегам Енисея около устья р. Элегест (горы Отых-Таш и Хайыракан). Гнездо с кладкой найдено А.А. Барановым на скалах в долине Эжима. Гнездится на скалах хр. Хурен-Тайга в долине р. Каргы. Найдена здесь гнездящейся в урочище Семигорки. Постройка гнезда отмечена Поповым [2008] 4 июля 1983 г. на хр. Сайыр-Даглары в окрестностях эпидбазы. Гнездо с тремя оперившимися птенцами найдено в нижнем течении р. Оначи 15 июля 1985 г. Там же 2 августа встречен выводок их трех плохо летающих птенцов и родителей [Попов, 2008]. В большом числе встречена на скалах в долине р. Мугур.

Скальная ласточка отмечена нами 30 мая 2006 г. у скал левого берега р. Ирбитей и 31 мая 2006 на скальных обнажениях около долины р. Кадый; 2 июня 2006 г. две пары на скалах левого берега р. Кады-Халыын; 11 июня 2006 г. на скалах левого берега р. Орта-Халыын обнаружены две гнездящиеся пары. Несколько пар этого вида отмены 5 июня 2011 г. на скалах левого берега р. Шалаш (рис. 54), а 6 июня этого же года 3 пары, занятые строительством гнезд, обнаружены на скальном останце в долине р. Чозу (правый приток р. Торгалыг). Ранее большая колония отмечалась на скалах левого берега р. Торгалыг.



*Рис. 54. Скалы в долине р. Шалаш, 5 июня 2011 г.
Типичный биотоп скальной ласточки*

Местообитание и биологические наблюдения. Скальная ласточка гнездится отдельными парами на скалах южного шлейфа хребта Восточный Танну-Ола, а также встречается на большинстве скальных останцов в Убсу-Нурской кот-

ловине, расположенных между озерами Дус-Холь и Шара-Нур (кластер Ямаалыг). Пара скальных ласточек отмечена 31 мая 2011 г. в скальном массиве в урочище Цаган-Тологой (долина р. Тес-Хем, недалеко от государственной границы). На хребте Сангилен встречена А.А. Барановым по Качику.

Ptyonoprogne rupestris на всем пространстве своего ареала встречается только в горных местностях, где приурочена к безлесным горным ущельям и выходам скал на склонах гор. В межгорных котловинах гнездится на гранитных скальных останцах в полупустынной местности. По видимому, абсолютная высота местности не имеет особого значения и птицу можно встретить как на незначительных высотах, так и в самых высоких поясах гор у границы снеговой линии. В Северо-Западной Монголии скальная ласточка, как правило, не залетает выше 2600–2700 м, лишь изредка единичные охотящиеся птицы залетают до 3000 м над уровнем моря [Кищинский, 1982]. В Казахстане вертикальные пределы ее распространения очень широки. На Тянь-Шане она поднимается до 3000 м, но в то же время живет и в низкогорье – 500–600 м [Долгушин, 1970]. На Алтае эта ласточка поднимается до высоты 2300 м. По долине Енисея она спускается довольно низко и обитает в высоких прибрежных скалах, поднимающихся непосредственно над водой [Мекленбурцев, 1954]. Для постройки гнезд выбирает отвесные скалы до 50–70 метров высоты. Чем круче и выше скалы, чем они отвеснее и больше дают тени, тем охотнее занимает их скальная ласточка. Однако кое-где ласточка гнездится и на скалах высотой не более 20 м (*цветная вкладка*, рис. 55).

Заросших лесом скал она избегает, но небольшие кустики, торчащие кое-где из расщелин, не являются ей помехой. Наличие воды у самых подножий скал необязательно, но речка, ручей или родник все же должны быть неподале-

ку. Совершенно безводных гор она избегает [Сушкин, 1938; Мекленбурцев, 1954; Портенко, 1954].

Больших скоплений не образует, держится поодиночке или небольшими стайками. Гнезда скальных ласточек чаще всего располагаются небольшими колониями и сравнительно далеко друг от друга. Гнездятся и отдельными парами. Иногда образует совместные колонии с воронком.

Гнездовые сооружения по форме приближаются к четверти шара, открытые сверху, прикрепляются к нишам, углублениям и впадинам отвесных скал на высоте от двух-трех до нескольких десятков метров. Гнезда непрочны, т.к. в их стенки не закладываются волосы и трава. Однако в строительном материале в небольшом количестве присутствуют растительные компоненты. Количество яиц в кладке от 2 до 5, чаще 3–4. Цвет яиц белый, с небольшим количеством точек, пятнышек и штрихов буровато-коричневого цвета. Кроме того, есть и пепельно-серые отметины [Шнитников, 1949; Долгушин, 1970; Колоярцев, 1989; Кучин, 1982, 2007].

Бородач (*Gipaeetus barbatus hemachalanus*)

Распространение. Бородач гнездящийся и расселяющийся вид южной части Средней Сибири. В пределах описываемого региона гнездится в юго-восточном Алтае и юго-западной Тыве, которая является северо-восточной границей распространения вида в России.

К концу 1980-х гг. вся информация о встречах бородача в Тыве и на сопредельных территориях сводилась к следующему: в августе 1899 г. его отмечали на территории Западной Монголии в окрестностях оз. Хулму-Нор; пара бородачей в группе с черными грифами встречена 16 июля 1914 г. в долине р. Каргы в 55 км от устья, там, где река наиболее близко подходит к крутым горам [Сушкин, 1938]. В 1983 г. две взрослые птицы встречены 23 июня в верховьях р. Узун-Хем (левый приток р. Каргы); в 1984 г. две птицы (одна из них моло-

дая) встречены в урочище Кузе-Даба – 7 мая; две взрослые в урочище Дора-Хову – 9 мая; две взрослые на перевале Содак – 16 мая; одна взрослая в урочище Кургак – 8 июля; одна взрослая в урочище Ак-Баштык (подножье горы Ак-Бааш, или «Звездочка») – 9 июля; одна взрослая в урочище Кургак – 11 июля; пустое гнездо обнаружено 30 июля в верховьях р. Оюн-Хем (левый приток р. Каргы); одиночная молодая птица в урочище Талайты (южный склон Монгун-Тайги) отмечена 16 августа; пара птиц держалась в урочище Оруктуг 20 августа; взрослая птица отмечена 21 августа в урочище Кок-Дорсун; пара бородачей кормились на падали в долине между оз. Толайты и Орта-Шигетей 13 сентября; в 1985 году – пара бородачей, занятых брачными играми, наблюдалась 20 марта в 3 км к северу от пос. Мугур-Аксы (урочище Уш-Торган), еще пара птиц встречена в этот день в урочище Кузе-Даба. Одиночный бородач отмечен в устье р. Улуг-Кожей (правый приток реки Барлык) – 11 апреля; одну птицу отмечали в долине р. Каргы около хр. Хурен-Тайга – 14 мая; в конце мая бородача встречали на Цаган-Шибэту в 8–10 км от с. Мугур-Аксы (в районе г. Ак-Бааш). 12 июня 1986 г. между противочумной базой и аэропортом пос. Мугур-Аксы на припойменной террасе в районе свалки на падаль слетелись 20 черных грифов, два белоголовых сипа и два бородача (обе взрослые птицы) [Баранов, 1991; Бабенко, 2008].

Бородач в качестве залетной птицы изредка встречается на Саянском хребте. Так, одиночная старая птица дважды наблюдалась 31 июля 1959 г. над долиной р. Мунгаш-Ак. В 1962 г. пара бородачей замечена 23 апреля в верховьях р. Ак-Суг. По опросным данным, ягнятник обитал в неприступных скалах р. Эйлиг-Хем (правый берег Енисея, в 15 км ниже г. Шагонара). В начале августа 1974 г. видели бородача в Алтайском заповеднике на хребте Куркуре [Стахеев, 1982]. В 1983 г. на Южно-Чуйском хребте в долине р. Ир-

бисту двух бородачей регулярно видели с середины июня до середины июля [Стахеев, 1985]. Одиночная птица встречена 19 и 20 июня 1986 г. на хр. Чихачева в среднем течении р. Богояш [Малешин, 1987]. Бородач отмечался два года подряд, в летний период времени (1986 – 1987 гг.), в верховьях р. Саглы. Был отмечен в Монгун-Тайгинском кожууне в феврале 1988 г. в окрестностях пос. Мугур-Аксы.

Бородач всегда был редок, особенно на границе своего распространения. Еще в 1840 г. Геблер отмечал, что ягнятник редок и его трудно добыть, а спустя 72 года П.П. Сушкин [1938] встретил его почти в точности там, где его добыл Геблер. По-видимому, ареал бородача в Центральной Азии был несколько шире современного, поскольку он отмечался в горах между Ононом и Чикоем (Даурский хребет, гора Одунчолон и Чокондо) [Мензбир, 1915; Сушкин, 1938]. П. П. Сушкин отмечает, что ягнятник гнездится и обычен в Тункинских горах, вероятно, к ним и относятся неопределенные указания Палласа на гнездование бородача в Саянах, так как дальше на запад, в Саянах, Паллас не был. В Саянских горах бородач никогда не встречался. Бородач был добыт на водоразделе между Леной и Нижней Тунгуской в районе р. Подволочной. Совершенно определено, что это была залетная особь. Залетную молодую особь встретили в ноябре 1994 г. в районе г. Кодинск на р. Ангара [Емельянов, 1996]. В Хакасии бородач отмечен в высокогорном поясе Западного Саяна. Бородач отмечен в бассейне Каратоша (в 1986 и 1989 гг.); в верховьях левого притока Большого Абакана – р. Еринат (1989 г.); в верховьях р. Она на границе с Республикой Тыва (1993 г.). Один раз встречен в районе горы Оглахты в июле 1992 г. В предгорьях одиночных птиц наблюдали в Бейском районе в 1984 г. и в Шушенском районе в 1978 г. Известны встречи и в других районах Западного Саяна на границе с Хакасией [Забелин, 1976; Соколов,

1983; Петров, 1985; Стахеев, 1985]. Следовательно, бородач в отдельные годы может залетать довольно далеко на север за пределы своего ареала.

Бородач является типичным представителем тибетско-го авифаунистического комплекса и теснейшим образом связан с местностью, расположенной выше границы произрастания древесной растительности, т. е. с альпийской зоной. В связи с этим наиболее частые встречи бородача в Тыве со времени нахождения его Сушкиным в 1914 г. приходятся на один и тот же район – северо-западную часть горного массива хребта Цаган-Шибэту, Монгун-Тайга и западную оконечность Танну-Ола. Это наиболее высокая часть горной страны, для которой характерны большие абсолютные высоты, часто выходящие за пределы 3000 м. Здесь ярко выражены альпийские формы рельефа: острые скальные вершины, в верховьях рек кары с отвесными склонами и осыпями, крутые и узкие ущелья. На многих участках сохраняются в течение всего года обширные снежники, а местами следы оледенения. На территории горного узла в настоящее время отмечается относительно высокая численность сибирских горных козлов, алтайских уларов, обитают архары. Кроме того, здесь идет довольно интенсивный выпас сарлыков, овец, коз, среди которых нередок падеж. Все это создает хорошую кормовую базу, именно такие условия являются характерными для обитания бородача [Баранов, 1987; Баранов, 1991].

Самое восточное нахождение бородача в Тыве приходится на долину р. Ирбитей на стыке Западного и Восточного Танну-Ола на высоте 1175 м над ур. моря [Баранов, 2008]. Здесь в месте слияния рек Ирбитей и Тэли есть мощный горный узел с очень подходящими условиями для гнездования бородача. Одинокая птица, преследуемая балобаном, отмечена в этой местности 23.05.2005 г. – это в 175 км от ближайших мест гнездования на р. Барлык.

Местообитание и биологические наблюдения. Гнездится бородач по отвесным, обычно труднодоступным скалам, как правило, на значительной высоте над уровнем моря, в относительно узких ущельях (*цветная вкладка*, рис. 56).

Численность бородачей, по-видимому, в значительной степени связана со степенью скалистости гор. Это предположение подтверждает тот факт, что на всем протяжении своего ареала бородач является облигатным петрофильным видом, и в других условиях его гнезд никто не находил.

Гнездо устраивает обычно на высокой и отвесной скале, в неглубокой нише, пещере или на небольшом уступе [Штегман, 1938; Баранов, 1991]. В последнем случае для бородача очень характерно устройство гнездового сооружения в скальном образовании в виде угла на отвесной скале. Такое гнездо имеет цилиндрическую форму и может достигать высоты трех метров (рис. 57).

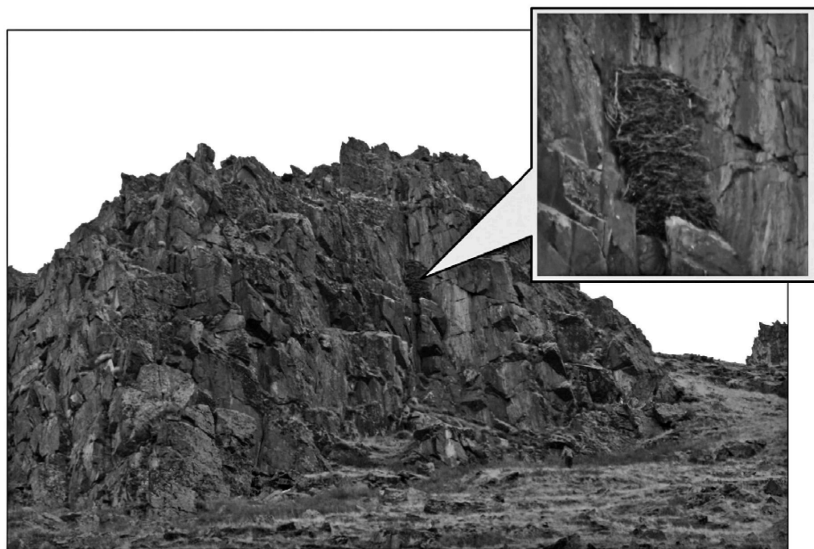


Рис. 57. Гнездо бородача на скальном останце в долине правого притока р. Шара-Хорагай. Тыва, Монгун-Тайга, 8 июня 2006 г.

Впервые гнездо бородача на территории республики Тыва было найдено в истоках р. Хемчичейлыг (правый приток р. Барлык) 7 августа 1986 г. в гольцовой зоне на высоте 2400–2500 м. Хорошо летающая молодая птица держалась поблизости. Гнездо размещалось в неглубокой нише в форме угла на высокой и отвесной скале в узком ущелье левого берега р. Хемчичейлыг и было практически недоступно. Лесная растительность здесь полностью отсутствует. Местность сильно пересечена и представлена типичным альпийским рельефом с остроконечными вершинами и глубокими скальными каньонами. Местами сохранились снежники и ледники [Баранов, 1991].

Здесь же в долине реки Барлык по правому берегу, в 700 м ниже устья р. Арзайты, 20–24 июля 2006 г. проводились наблюдения за гнездом бородача, в котором находились два птенца, одевающиеся в гнездовой наряд. Гнездо было устроено на отвесной скале, примерно в 90 м от ее подножья. Взрослые птицы кормили птенцов. Под скалой находились останки овец, сарлыков (шкуры). Оба гнезда бородача размещались в горном массиве на стыке хребтов Цаган-Шибэту и Западный Танну-Ола [Бабенко, 2008].

Кроме того, бородача обнаружили 10.07.1986 г. и на Южно-Чуйском хребте (р. Ирбисту) на высоте 2700 м над уровнем моря, из этого гнезда вылетела молодая птица 22 июля. Еще одно многолетнее гнездо бородача было обнаружено 18.05.2003 г. на скальных обнажениях правого притока р. Шара-Хорагай на высоте 2536 м над уровнем моря в 6 км северо-восточнее оз. Толайты (южный макросклон горного массива Монгун-Тайга). Гнездо размещалось в скальном образовании в виде угла (типичное для этого вида устройство гнездового сооружения) на отвесной скале. Высота гнездовой постройки около трех метров. Пара бородачей держалась поблизости [Бабенко, 2008]. Это же гнездовое сооружение было осмотрено нами 8 июня 2006 г. Бо-

родач в нем не гнезвился, но взрослая птица парила над долиной (рис. 58).

Численность популяции бородача на территории Алтай-Саянского экорегиона во второй половине XX в. заметно возросла, и часть птиц очень медленно, но расселяется за пределы ареала в северо-восточном направлении. В зависимости от состояния кормовой базы некоторые пары в отдельные годы не размножаются, но тем не менее старые птицы держатся в пределах своих гнездовых территорий. Молодые же особи расселяются по соответствующим местообитаниям в другие участки южной части Средней Сибири [Баранов, 2007].



Рис. 58. Бородач. Республика Тыва, Монгун-Тайга, 2006 г.

4.3. Биотопические предпочтения птиц петрофильного комплекса

Виды, связанные с водоемами. Ряд петрофильных видов проявляет различную связь с водоемами – солеными или солоноватыми озерами, болотами, каменистыми бере-

гами быстротекущих горных рек и ручьев. К данной экологической группе относится 7 представителей петрофильного комплекса, которые прямо или косвенно связаны с водой: горный гусь, огарь, горная, белая и маскированная трясогузки, оляпка и черный аист. Распространение этих видов в большей или меньшей степени приурочено к долинам комплексам или приозерным впадинам. При этом стоит отметить, что гнезда огаря, горного гуся и черного аиста могут располагаться как в непосредственной близости у воды, так и на значительном расстоянии от водоема. Белая трясогузка явно тяготеет к рекам, находящимся в активной зоне хозяйственной деятельности (рубка и сплав лесов, разработка рудных месторождений, концентрация населенных пунктов и т.д.). Остальные виды предпочитают реки, менее подверженные антропогенному воздействию.

В петрофильной группе птиц, связанных с водоемами, условно можно выделить две группы: обитающие на высокогорных водоемах и гнездящиеся по долинам рек и в приозерных впадинах низкогорного и среднегорного пояса. Из перечисленных выше видов лишь горная трясогузка и оляпка могут гнездиться в высокогорных водоемах и связаны с берегами горных потоков [Гаврилов, 1997]. Эти виды встречаются в верховьях рек и на мелких ручьях, порой текущих в голых ущельях. Остальные виды гнездятся в водоемах нижележащих ландшафтных ярусов.

Оляпка (*Cinclus cinclus baicalensis*)

Распространение. Гнездится в Северо-Восточном Алтае с его северо-восточными и частью северными предгорьями, Центральном и Южном Алтае. В Северо-Западном, Юго-Восточном Алтае и Монголии летом не встречена [Сушкин, 1938].

Третьяков (1940) считал ее обычно гнездящейся на речках, впадающих в Байкал с запада. Приводится как птица юго-восточных частей Забайкалья [Штегман, 1938]. Гнез-

дится в Западной Монголии и западных частях Монгольского Алтая и, может быть, в Северо-Западной Монголии в районе р. Толи на Хангае, в верховьях Орхона и на Кентее [Козлова, 1930].

На территории Средней Сибири к северу идет до Красноярска, верховьев Маны, района Подволочной и Нижней Тунгуски [Сушкин, 1938]. В бассейне верхнего Енисея – до 56-й параллели, восточнее к северу – до 58-й параллели [Степанян, 1990]. В начале века встречалась зимой в низовьях р. Тубы и у Минусинска, у Красноярска в низовьях рек Большой Слизневой и Лалетиной, у с. Торгашино [Тугаринов, 1911; Сушкин, 1914]. Выходит и к Енисею там, где всю зиму остаются незамерзающие полыньи. В Саяно-Шушенском заповеднике местами обычна на гнездовье: поднимается по берегам речек и ручьев до высокогорных тундр [Соколов, 1983; Петров, 1985]. В бассейне р. Большие Уры редка [Прокофьев, 1987а]. Плохо летающие особи встречены в конце июля – начале августа по левым притокам Дикого Кана и на водопадах р. Большой Пезо и Цынзыба. Взрослые особи наблюдались А.А. Барановым по притокам Кизира, а на Базыбае (правый приток Казыра) 27 июля 2004 г. были встречены хорошо летающие слетки. Молодая, еще плохо летающая особь встречена на р. Белой (левый приток Кизира). Найдена на гнездовье в 2 км ниже устья р. Кара-Хем (левый приток р. Рыбная). Возможно, что зимой оляпка в больших количествах сосредоточивается в тех районах Саян, где развит карстовый рельеф, так как температура воды речек и ручьев, вытекающих из подземных карстовых озер, выше и круглый год равна +4–8 °С [Вавитов, 1972].

В Тыве Янушевичем [1952] оляпка встречена только зимой на речках северного склона Танну-Ола. Встречена на гнездовье по таежным рекам южных отрогов Саян и северо-восточного склона хр. Обручева. 27 июля 1956 г. выводок молодых оляпок наблюдался в верховьях р. О-Хем.

В центральной котловине оляпки появляются в конце октября – начале ноября. Они в значительном количестве зимуют по незамерзающим полыньям Енисея [Берман, 1963]. В Юго-Западной Тыве многолетний гнездовой участок обнаружен Поповым [2008] у водопада на ручье Талдон-Арыг неподалеку от впадения в р. Барлык. Другое гнездовье найдено в верхнем течении р. Чалайлыг (левый приток р. Барлык). В юго-восточной части Тывы оляпка отмечалась по р. Качик. На Танну-Ола встречена в 10–12 км от пос. Берт-Даг вверх по течению р. Терегтик-Хем. Одиночные особи отмечены 27 мая 2006 г. на р. Ужарлыг-Хем [Близнецов, 2008]. Две гнездящиеся пары обнаружены в июне 2011 г. на водопадах р. Шалаш. Ранее оляпка также неоднократно отмечалась здесь поблизости от водопадов (*цветная вкладка*, рис. 59).

Верхняя граница распространения в Саянах находится в пределах 2200 м, и в вертикальном направлении оляпка не выходит значительно за пределы лесной растительности, поднимаясь лишь немного выше зоны редколесья. Что касается нижнего предела вертикального распространения, то оляпка гнездится, начиная от низин, около 400 м [Сушкин, 1938]. К зиме спускается ниже с гор до самых предгорий, где держится на незамерзающих участках и перекатах у родниковых озер. Осенью молодые разлетаются.

Местообитание и биологические наблюдения. При наличии незамерзающих участков реки живут оседло всю жизнь на одном месте либо переселяются зимой к полыньям с быстротекущей водой, где могут собираться в небольшие группы. Часть птиц улетает довольно далеко на юг. Весной возвращаются на свои прошлогодние территории, охотно гнездятся в своих старых гнездах после некоторого ремонта.

Гнездится в основном по мелким и быстрым ручьям и по берегам быстротекущих горных рек с прозрачной водой и незаиленным каменистым дном в горах, где склоны ущелий и берега покрыты лесной растительностью и завалены каменными

глыбами (*цветная вкладка*, рис. 60). Как правило, поселяются в ущельях с водопадами, в глубоких сырых каньонах [Сушкин, 1938; Судиловская, 1954; Симкин, 1990; Кучин, 2007].

На гнездование распределяются обособленными территориальными парами, обычно не ближе 1,5–2 км друг от друга [Портенко, 1954]. У оляпок выражен гнездовой консерватизм. Так, гнездовье, обнаруженное Поповым (2008) на ручье Талдон-Арыг, наблюдалось в 1985–1988 гг., причем, оляпки каждый год строили новое гнездо на расстоянии лишь нескольких десятков сантиметров от прошлогоднего сооружения. На реке Шалаш обнаруженный гнездовой участок оляпки также многолетний, о чем свидетельствует нахождение поблизости друг от друга трех гнездовых сооружений, одно из которых жилое.

Гнездо обычно хорошо скрыто. Располагается в непосредственной близости от воды в очень разных местах: среди камней, в расщелинах и нишах нависших над водой скал, на отдельных камнях, под обрывистым берегом с нависшим дерном, в вымытых корнях деревьев. Нередки случаи, когда гнезда помещаются на выступающем из воды камне, через который бьет речной поток и под водопадами (рис. 61).

Строят гнездо самец и самка вместе из мха, травы, корешков, водорослей, и оно имеет вид неправильного шара размером с футбольный мяч или аморфной моховой кучки. Вход боковой, часто бывает вытянут в виде трубки. Внутренняя выстилка – сухие листья, тонкая трава, шерсть [Судиловская, 1954; Янушевич, 1960; Ковшарь, 1965; Корелов, 1974; Васильченко, 1987; Владышевский, 1988; Симкин, 1990; Кучин, 1982; 2007]. Если гнездо расположено низко над водой, то птицы могут выпрыгивать из летка прямо в воду, а уже затем выбирают на ближайший камень. Явное предпочтение отдают тем участкам горных рек, где имеются хотя бы невысокие водопады, а при наличии последних зачастую устраивают гнезда прямо у падающей воды.

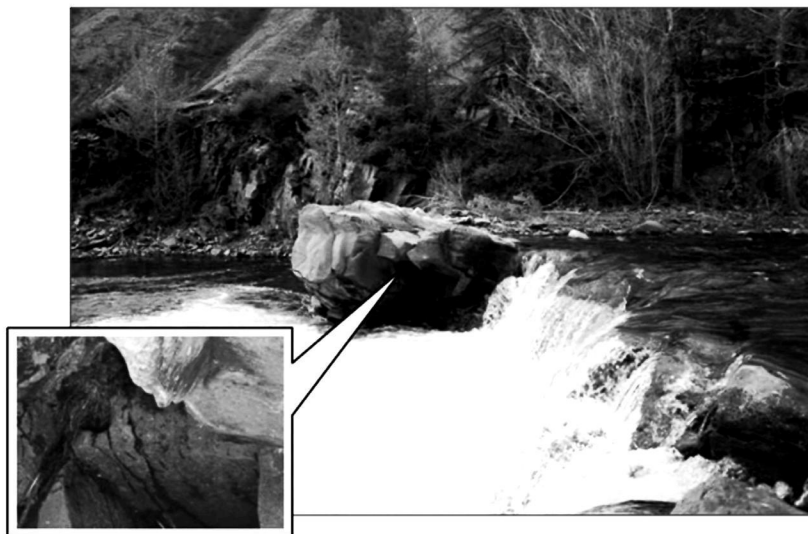


Рис. 61. Гнездо оляпки, расположенное под нависающим камнем у водопада на р. Шалаш. Тыва, июнь 2011 г.

Гнездовые сооружения оляпки можно обнаружить и довольно высоко от поверхности воды. Так, на р. Шалаш одно из обнаруженных нами в 2011 г. гнезд было устроено в скальной щели на высоте 4,5 м и еще 2 гнезда располагались на скальной стенке в 2 и 2,5 м над водой. Учитывая довольно поздние сроки гнездования этого вида, высота расположения гнезд, по-видимому, не определяется уровнем воды на момент начала гнездостроения.

Петь оляпки начинают еще зимой, ранней весной начинается гнездостроение. Спаривание начинают с середины марта [Тугаринов, 1911]. Взрослые особи оляпки, кормящие птенцов, наблюдаются с 9–10 июня [Юдин, 1952].

Гнездо обычно представляет собой массивное сооружение шаровидной или эллипсоидной формы с входным отверстием, обращенным в сторону воды. Размеры гнезда: диаметр гнезда от 240 до 450 мм. При этом Гаврилов (1999)

указывает на различия в размерах гнезд на разных высотах. Для малых высот он указывает размеры 280–410 мм (в среднем 370), для больших высот – 300–450 мм (в среднем 415). Основным строительным материалом для гнезда служит мох (85% от общей массы гнезда) с незначительным содержанием корешков. Лоток состоит из стеблей трав (12%) и выстлан листьями (3%).

В кладке от 3 до 5 яиц с чисто белой скорлупой. Насиживает только самка, иногда вылетая покормиться. Есть сообщения, что самец кормит самку. По другим данным, насиживают оба партнера. Насиживание начинается после откладки последнего яйца и длится 15–17 дней. Птенцы покидают гнездо в возрасте от 14 до 27 дней. Видимо, возможны и две кладки в год. Птенцов выкармливают оба родителя.

Добывают пищу, ныряя в воду. При этом раскрывают крылья так, чтобы течением их прижимало ко дну. Собирают мелких личинок ручейников и поденок, другую донную живность, ловят и плавающих беспозвоночных. Когда оляпка складывает крылья, ее выгаликивает на поверхность и она тут же взлетает. В стоячую или медленно текущую воду нырять не могут. Охотно собирают корм у воды – на берегу, на камнях, среди водорослей. Густой околородной растительности избегают [Рязанов, 1982; Peter, 1988].

Горная трясогузка (*Motacilla cinerea melanope*)

Распространение. Гнездовая область занимает значительную часть Палеарктики. Отсутствует в равнинной местности. Распространена по всему Алтаю и его предгорьям, за исключением юго-восточного участка, где найдена Сушкиным [1938] лишь на границе с Центральным Алтаем. Нет горной трясогузки и на всем обследованном пространстве Северо-Западной Монголии. В прилежащих к Алтаю равнинах встречается только на пролетах [Кучин, 1982; 2007]. Распространение в Центральной Азии плохо выяснено. Воз-

можно, что значительная часть центрально-азиатского поднятия, и в том числе Северо-Западной Монголии, представляет пробел в распространении горной трясогузки. Юго-Восточный Алтай и южный склон Танну-Ола приводятся Сушкиным [1938] пограничными к этому пробелу.

Птица берегов горных рек и ручьев. Населяет горы юга края, в основном в пределах пояса лесной растительности и выше, распространена в Средней Сибири по всей таежной зоне [Сыроечковский, 1980].

Д.В. Владышевский указывает на четкое разграничение биотопов горной и белой трясогузками: на крупных реках (Енисей, Ангара) горные трясогузки практически не гнездятся; на притоках Енисея и Ангары шириной в 50–60 м гнездятся то те, то другие; на мелких речках и ручьях – почти исключительно горные [Рогачева, 1988].

В равнинной части юга края не отмечена. В южной тайге спорадически встречается по мелким речкам даже там, где нет каменистых грунтов, но где русло перегорожено лесными завалами [Москвитин, 1977]. На южнотаежном Енисее многочисленна по соседству с Енисейским кряжем (в устье р. Пучеглазихи на 0,7 км реки 4 гнездовые пары); в низовьях р. Кас обычна в июне (4 особи на 10 км русла реки); после вылета молодых трясогузки концентрируются в поселках [Бурский, 1983]. В енисейской средней тайге обычна на гнездовье на юге подзоны (Ворогово), где встречается на недавних вырубках в сосновых борах, в поселках леспромхозов, на узкой полосе правого берега Енисея с небольшими выходами камней и скоплениями плавника; на вырубках нередко гнездится среди штабелей необрушенных бревен. У Мирного (62°15' с.ш.) изредка гнездится на галечных берегах Енисея и боковых речек и в поселке (1–2 пары на 10 км берега). В северной енисейской тайге редка, но гнездится до полярного круга [Рогачева, 1988].

На правых притоках Ангары в пределах Красноярского края обычна, местами многочисленна. То же относится и к среднетаежной Эвенкии. В северотаежной ее части горная трясогузка изредка гнездится по берегам Нижней Тунгуски вниз по течению примерно до Туры. В горах Путорана – редкий гнездящийся вид у верхней границы лесной растительности [Кречмар, 1966].

В Саянах обычный вид горных тундр, каменистых побережий речек и озер. Встречена 25 мая 2006 г на правом берегу р. Ус возле автодорожного моста. Численность по берегам р. Большие Уры – 3 особи/км², на равнинных участках верховий горных речек с протоками, имеющими галечные берега, – до 10 особей [Прокофьев, 1987]. Встречается по берегам речек и ручьев от горных тундр до предгорий. Гнездовая численность по берегам рек в среднегорье Западного Саяна – 6,6 особи на 10 км берега, в Восточном Саяне в разные годы – 5,3–11,2 особи/км² [Ким, 1977].

В Тыве найдена А.А. Барановым в долине р. Эльды-Хем (приток р. Барлыг) на высоте 2400 м над ур. моря. Встречена 14 мая 2005 г. по правому берегу р. Каргы. Попов (2008) отмечает ее как обычный, но немногочисленный вид Юго-Западной Тывы. Им было найдено гнездо с кладкой из 5 яиц 21 июня 1985 г. в среднем течении р. Улуг-Кожей (левый приток р. Барлыг). Гнездо располагалось в скальной нише на высоте 1,5 м от уровня воды. Выводок горной трясогузки он встретил в нижнем течении р. Улуг-Кожей 13 июля этого же года. Гнездится по каменистым берегам р. Шалаш. 27 мая 2006 г. встречена в пойме р. Ужурлыг-Хем. Кладка горной трясогузки обнаружена 9 июня 2009 г. на галечниковой косе а пойме р. Шивилиг-Хем. Гнездо располагалось в нише между камней в 9 м от воды. Еще одно гнездо найдено в береговом обрыве среди корней в пойме р. Харалыг-Хем.

Высота над уровнем моря существенного значения

не имеет. Гнездится как на равнинах, прилегающих к горам, а альпийскую зону заходит вплоть до подножья ледников, в Тянь-Шане встречается на высоте до 3000 м над ур. моря [Долгушин, 1970; Кучин, 1982, 2007].

Местообитание и биологические наблюдения. Характерная птица горных ручьев и рек с их кристально чистой водой. Держится и по берегам больших рек и горных озер, но исключительно по каменистому, реже по песчаному берегу, и иногда трудно сказать, привлекает ли ее большой водоем или впадающие в него ручьи. По горным ручьям забирается в глушь тайги. Любит берега с древесной или, по крайней мере, с кустарниковой растительностью (*цветная вкладка*, рис. 62). Это, наверное, одна из причин отсутствия ее в безлесных Юго-Восточном Алтае и Северо-Западной Монголии [Сушкин, 1938].

Гнездится по берегам горных рек и ручьев, а также озер, отдавая предпочтение озерам с каменистыми или песчаными берегами. В Тянь-Шане обычно выбирает для гнездования места с обилием камня и минимумом растительности. На территории южной части Средней Сибири, как и на Алтае, напротив охотнее живет по берегам рек и озер с твердыми берегами, заросшими древесной и кустарниковой растительностью. Гнезда горной трясогузки можно обнаружить и вдоль лесных троп. Это, наверное, одна из причин отсутствия ее в безлесных Юго-Восточном Алтае и Северо-Западной Монголии.

Гнездо помещается на земле, чаще всего между камней или в углублении скалистого (рис. 63). В земляном обрыве реки под прикрытием нависающих сверху прошлогодних листьев кустика злака, среди крупных камней в высохшем русле реки, на земле около ствола засохшего куста. В высокогорных биотопах для устройства гнезд горная трясогузка значительно чаще, чем в предгорье использует различные формы нанорельефа.



Рис. 63. Гнездо горной трясогузки между камней в пойме р. Шивилиг-Хем. Тыва, 3 июня 2009 г.

Гнездится обособленными парами, никогда не образуя колоний [Долгушин, 1970; Лаханов, 1974; Сонин, 1979; Фоттлер, 1984; Кучин, 1982; 2007]. В полной кладке обычно пять, реже 3–4 и 6 яиц. Как правило, в году 2 кладки.

Скально-останцовая группа. Весьма интересную группу в составе петрофильного комплекса представляют виды, распространение которых связано со скальными останцами, расположенными на плакорных равнинах в зоне сухих степей и полупустынь. Данная группа объединяет 25 видов птиц скал и скально-каменистых образований. Среди них 11 видов вызывают особый интерес: мохноногий курганник, черный гриф, балобан, пестрый каменный дрозд, горихвостка-чернушка, горный гусь, бледная завирушка, клушица, алтайский улар, скалистый голубь и скальная ласточка. Распространенные на подгорных равнинах, эти виды по существу являются горными птицами, а алтай-

ский улар и бледная завирушка – типичными высокогорными формами.

Горихвостка чернушка **(*Phoenicurus ochruros phoenicuroides*)**

Распространение. На территории южной части Средней Сибири находится северо-восточная часть гнездового ареала туркестанского подвида горихвостки-чернушки [Беме, 1984] (*цветная вкладка*, рис. 64 а, б).

Отмечена как редкая птица скал и каменистых осыпей в Саяно-Шушенском заповеднике [Соколов, 1983; Петров, 1985]. Забелин (1976) упоминает ее как очень редкую птицу высокогорий Западного Саяна. Приведенные примеры свидетельствуют о весьма вероятном гнездовании этого вида в высокогорьях Западного Саяна на территории Красноярского края [Рогачева, 1988; Сыроечковский, 1995]

Широко распространена в Тыве, где впервые была найдена Сушкиным (1914) в верховьях северных притоков Хемчика. Гнездится здесь от Юго-восточного Алтая до хребта Сангилен. К северу до южного склона Западного Саяна, к югу до государственной границы с Монголией. Биотопом этой горихвостки являются южные склоны среднегорного сильно пересеченного рельефа. Птицы появляются здесь в начале апреля, и их можно встретить вплоть до середины сентября. В таежной зоне Хемчикского хребта чернушка наблюдалась на гранитных останцах, поднимающихся над лесом на 10–20 м. На хр. Донгул-Тайга чернушка найдена в альпийской зоне на высоте 2200 м [Берман, 1963]. По южному шлейфу Танну-Ола этот вид предпочитает гнездиться на скальных выходах в неглубоких ущельях поросших кустарником. Гнездится на хр. Агар-Даг-Тайга и на всех скальных останцах Убсу-Нурской котловины в полупустынной местности но, как правило, лишь

там, где есть кустарник. Довольно редко гнездо чернушки можно обнаружить на склоне совершенно лишенном растительности.

В Юго-Западной Тыве отмечена Поповым [2008] как обычный гнездящийся вид. Гнезда с птенцами и выводки найдены им в урочище Семигорки и в окрестностях эпид-базы. Выводки встречены в урочище Кара-Гоби и по всей долине р. Барлыг, а также в устье рр. Улуг-Кожей, Арзайты и Онача.

В смежных регионах – обычная гнездящаяся птица в Центральном и Юго-Восточном, Западном и Южном Алтае, где селится по сухим горным склонам и каменистым буграм, поросшим кустарниками. В лесу не держится. Не гнездится и на склонах гор с кустарниками, если открытые места покрыты луговой растительностью и, в тоже время избегает голых каменистых склонов, где нет кустарника. Спорадически гнездится в Северо-Западной монголии [Сушкин, 1938; Кучин, 2007].

В вертикальном направлении распространена от низин до 2000–2200 м, до нижней границы альпийской зоны. В область альпийского луга поднимается лишь там, где среди него возвышаются прогреваемые солнцем склоны скал с кустарником [Сушкин, 1938]. В горном массиве Мунх-Хайрхан (МНР) встречается вплоть до 3200 м над уровнем моря [Кищинский, 1982].

Местообитание и биологические наблюдения. Обычная птица скалистого высокогорного ландшафта. Населяет горные степи и отчасти высокогорья всех южных гор. Туркестанский подвид тесно связан со скалами и осыпями.

Характер стадий вполне хорошо определяет распространение этой птицы. Она очень обыкновенна, хотя и распространена несколько спорадично, в Центральном и Южном

Алтае, где обширную площадь занимают сухие горные склоны, покрытые степной травой, выходами камня, редкими кустарниками. И совершенно нет чернушки в Северо-Западном лугово-таежном и в таежном Северо-Восточном Алтае. В Юго-Восточном Алтае и Северо-Западной Монголии редка. Причины тому – значительное развитие плоскогорий и горные склоны практически лишенные кустарниковой растительности, а также значительная высота над уровнем моря [Сушкин, 1938]. Однако в Туркмении наличие древесной или кустарниковой растительности для чернушки необязательно и она охотно селится и в совершенно бесплодных горах среди скал [Иванов, 1940]. В Казахстане населяет скалы, береговые обрыв и каменистые нагромождения, иногда в очень суровой высокогорной обстановке [Шнитников, 1949].

На Алтае гнезда устраивает на земле в трещинах и щелях каменных стенок. Некоторые пары селятся у края листовничника среди нагромождения камней [Нейфельдт, 1986]. Долгушин (1970) указывает на то, что в Казахстане и на Алтае горихвостка-чернушка чаще всего устраивает гнезда под камнями. Обычно к такому гнезду идет узкий проход в 10–20 см длиной, заканчивающийся полостью, на дне которой и строится гнездо. Ниша под камнем бывает значительно больше гнезда, так что в случае опасности подросшие птенцы могут выбираться из гнезда и прятаться в недоступных щелях. Реже гнезда устраиваются в обрывах или расщелинах отвесных скал [Долгушин, 1970].

В южной Тыве чернушка, напротив, в подавляющем большинстве случаев размещает свои гнездовые сооружения в узких вертикальных щелях скальных выходов, иногда довольно высоко от земли (рис. 65). Эта особенность, определяет и выбор щелей строго определенного размера, достаточного для расположения в них гнезд и последующего развития птенцов.

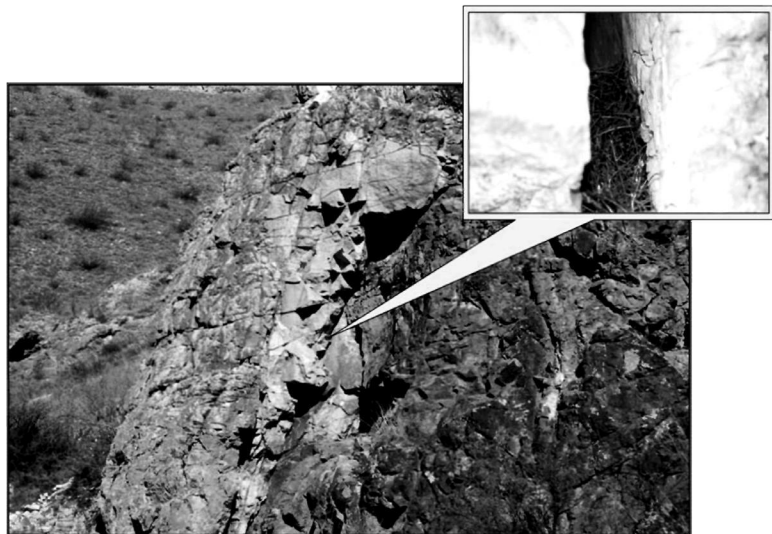


Рис. 65. Гнездо горихвостки-чернушки в расщелине скального выхода в долине р. Харалыг-Хем. Тыва, май 2008 г.

Значительно реже гнезда располагаются на земле, под камнем или в нише у самого подножия скального выхода, но всегда на склоне. Характерно, что именно при таком размещении гнезд птенцы чернушки нередко оказываются пораженными личинками, что может приводить к их гибели (рис. 66).

Сроки начала гнездования этой горихвостки довольно сильно растянуты. Самая поздняя кладка была зафиксирована нами 23 мая 2008 г в долине р. Харалыг-Хем, в шлейфовой части хр. Восточный Танну-Ола [Близнецов, 2009], самая ранняя – 28 апреля 2011 г в долине р. Тес-Хем (Эрзинский район, урочище Цаган-Тологой). У подавляющего большинства пар начало кладки приходится на первую половину мая.

Гнездо строит самка вместе с самцом. Гнездовым материалом служит трава, мох, корешки, перья, шерсть. В полной кладке 4–6, обычно 5 яиц. Их окраска почти белая или бледно-голубовато-зеленая. Размеры яиц в среднем 19,8 x 14,5 мм, вес – 2 гр.



Рис. 66. Птенцы горихвостки-чернушки пораженные личинками. Скальный останец в районе д. Берт-Даг. Республика Тыва, 6 июня 2008 г.

Пестрый каменный дрозд (*Monticola saxatilis turkestanicus*)

Распространение. Довольно широко распространен в южных частях Палеарктики. Северная граница в Азии расположена около 49° с.ш. Каменный дрозд широко распространен в Центральном, Южном и Юго-Восточном Алтае и Северо-Западной Монголии, лишь заходя в пограничные с Центральным Алтаем части западного и северо-восточного участка, где довольно редок. В Центральном Алтае распространен в лесостепных среднегорьях и лесостепи межгорных котловин. В Юго-Восточном Алтае это обычная птица в скалах и сухой степи. В Южном Алтае – редкая гнездящаяся птица и встречается здесь на скалах и осыпях в лесном и альпийском поясе. В Северо-Восточном Алтае – только в альпийском поясе. Вертикальное распространение до 2500 м. Идет в альпийский пояс, если есть подхо-

дящие станции, но встречается там реже, чем в более низких и теплых местах [Сушкин, 1938; Березовиков, 1989; Цыбулин, 1999; Кучин, 1982, 2007]. В Казахстане живет он среди невысоких горюшек и небольших горных групп высотой порядка нескольких сот метров и в субальпийском поясе на высотах до 3000 м. На осеннем пролете встречаются и в высокогорье до высот 3100-3200 м [Долгушин, 1970]. Гаврилов [1999] отмечает пестрого каменного дрозда как очень редкий вид высокогорий Восточного и Западного Саяна.

Относительно Забайкалья есть неопределенные указания о гнездовании каменного дрозда в горной группе Адун-Челон южнее г. Борзи [Штегман, 1938]; указание Палласа, что эта птица очень обыкновенна в Забайкалье, не подтверждается. Особняком расположены гнездовья этого дрозда у северо-западного Байкала в окрестностях Котельниковского маяка [Штегман, 1936].

В Туве гнездится в степной части Тувинской и Убсунурской котловин [Янушевич, 1952]. На Танну-Ола пестрый каменный дрозд встречается на скалах по всему южному шлейфу. Три птенца обнаружены 24 июня среди скал в долине р. Терегтик-Хем. Довольно обычен в долинах рек Харалыг, Шивилиг, Деспен, Ирбитей, Кады-Халыын и Орта-Халыын. Предпочитает наиболее широкие и открытые участки речных долин, в противном случае держится у выхода из речной долины в котловину.

Наибольшей численности в Восточном Танну-Ола этот вид достигает в сухих, неглубоких и довольно узких ущельях с многочисленными скальными выходами и осыпями. Здесь пестрый каменный дрозд является многочисленным, плотность населения его достигает 3,2 ос/га. Гнездится на скальных останцах в долине р. Тес-Хем. Гнездо с четырьмя слабо насиженными яйцами найдено 24 мая 2007 г. в гроте скального останца расположенного между оз. Дус-Холь и Шара-

Нур. Одиночные пары встречаются здесь на большинстве скальных останцев. Редкий вид Юго-Западной Тывы. Отмечен в долине р. Каргы, на скальных обнажениях хр. Хурен-Тайга [Близнецов, 2008]. Здесь этот вид ранее отмечался А.А. Барановым на высоте 2500 м над уровнем моря. Выводок из 5 слетков встречен Поповым [2008] в нижнем течении р. Толайтыг 3 июля 1985 г. В Восточно-тувинском нагорье отсутствует [Янушевич, 1952].

До недавних пор на территории Красноярского края не отмечался. В Саянах если он и гнездится, то, вероятно, только местами (молодые встречены в Восточных Саянах 19 августа на высоте 2700 м) [Скалон, 1936]. П.П. Сушкин [1914] встретил его на гнездовье у берега Енисея на горе Хайыракан в Туве; он предположил возможность присутствия этой птицы в предгорьях Саян по северным притокам Кемчика. В.И. Забелин [1976] нашел этого дрозда в высокогорьях Саянского хребта, в том числе, видимо, и на территории Красноярского края, но не на гнездовье: летом птицы изредка встречались в субальпийском поясе, осенью редко в высокогорных тундрах, по склонам и каменным осыпям.

В гольцовом поясе Восточного Саяна (хр. Пограничный) не встречен [Ким, 1974]. Подходящий для гнездования пестрого каменного дрозда биотоп представленный скалами и каменистыми осыпями в основном располагается здесь на высоте свыше 2200–2300 м над уровнем моря. В настоящее время вид отмечен в Саяно-Шушенском заповеднике как обычная птица скал и каменных россыпей и редкая – горных степей [Соколов, 1983; Петров 1985]. В бассейне р. Большие Уры найден Прокофьевым (1987а) на гнездовье в каменистых горных степях с выходами скал (5 особей/км²).

Чрезвычайно интересна встреча этого вида на гнездовании в Минусинской котловине, в Таштыпской лесостепи – на участке каменистой луговой степи с выходами скал

[Прокофьев, 1987]. В заметке Р.Л. Наумова и Г.С. Кисленко [1974] есть краткое упоминание о пестром каменном дрозде в окрестностях пос. Майна в Хакасии; среди обследованных ими биотопов перечислены каменистые высокогорья и участки степей; где были обнаружены эти птицы – неясно [Рогачева, 1988]. В период наших исследований на территории Хакасии этот вид не был встречен ни разу.

В целом пестрый каменный дрозд довольно обычный спорадично распространенный вид каменистых местностей южной части описываемого региона (*цветная вкладка*, рис. 67).

Местообитание и биологические наблюдения. Типичная горная птица, населяющая каменистые горные склоны, осыпи. Селится и на невысоких холмах с выходами камней, среди крупнокаменистых осыпей или же просто на небольших обрывах. Повсюду этот вид избирает преимущественно открытые безлесные местности, где выходы скал чередуются с открытыми участками, поросшими редкой полупустынной или сухой растительностью. На Алтае часто устраивается среди моренного ландшафта [Сушкин, 1938; Дементьев, 1954; Долгушин, 1970; Забелин, 1976; Соколов, 1983; Прокофьев, 1987]. Однако в Семиречье [Шнитников, 1949] указывает на то, что пестрый каменный дрозд населяет более или менее мягкие склоны, одетые травянистой растительностью, с разбросанными кое-где кустарниками. Поднимается до 2400–2600 м над уровнем моря [Кишинский, 1982].

Наличие скальных выходов является строго обязательным условием для гнездования пестрых каменных дроздов. В скалистых ущельях они всегда многочисленнее, чем в ущельях с мягкими склонами. Гнезда устраивают на земле среди камней, но чаще в трещинах скал, иногда в очень недоступных местах. Однако в южной Тыве в большин-

стве случаев гнездовые сооружения располагаются невысоко от подножия скального выхода и относительно доступны (цветная вкладка, рис. 68).

Любопытно, что гнезда пестрого каменного дрозда довольно часто можно обнаружить поблизости от гнезд мохноногого курганника. Так 18 мая 2005 г. на скальных обнажениях хребта Хурен-Тайга встречен самец этого вида (рядом с многолетним гнездом мохноногого курганника); 8 июня 2009 г. в шлейфовой части хр. Танну-Ола, на скальном выходе, в 7 м от гнезда *Buteo hemilasius* было найдено гнездо пестрого каменного дрозда с кладкой из 5 не насиженных яиц. Гнездо располагалось в неглубокой полости небольшого скального выхода на юго-западной экспозиции каменистого склона (рис. 69). Два нежилых гнезда были найдены на скальном выходе южного шлейфа хр. Танну-Ола. В 2 метрах над ними располагалось гнездо мохноногого курганника.

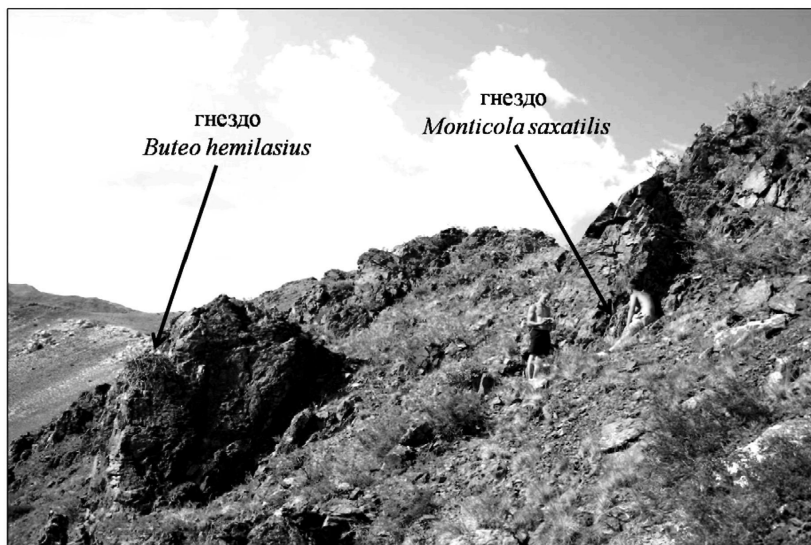


Рис. 69. Гнездо пестрого каменного дрозда расположенное в непосредственной близости от гнездового сооружения *Buteo hemilasius*. Тыва, июнь 2009 г.

Гнездо представляет собой аккуратную рыхлую постройку, сделанную из растительных стебельков, внутри из тоненьких корешков и травинок. В полной кладке 4–5, реже 6 яиц голубовато-зеленого (бледно-зеленовато-голубого) цвета, с мало заметными пятнышками, чаще без них. Размеры яиц 23,2–30,0 x 16,9–21,0 мм, в среднем 25,9 x 19,5 мм [Козлова, 1930; Дементьев, 1954; Портенко, 1954; Рябицев, 2001].

Питаются преимущественно насекомыми и только в конце лета в их кормовой рацион входят ягоды и семена [Кучин, 1982]. По наблюдениям, молодые птицы выкармливаются гусеницами бабочек. Взрослые птицы среди другой пищи поедают также и ягоды таволги.

Альпийско-гольцовая петрофильная группа. В биотопах скал и каменистых осыпей выделяется группа птиц, распространение которых связано не только с вертикальным расчленением рельефа, но и зависит от высоты местности над уровнем моря. К данной группе принадлежит 8 видов: альпийская галка, альпийская завирушка, гималайская завирушка, краснобрюхая горихвостка, гималайский выюрок, сибирский выюрок, жемчужный выюрок и большая чечевица. Эти птицы принадлежат к тибетскому типу фауны и, за исключением гималайского выюрка, являются облигатными петрофильными видами. Обитают исключительно в высокогорье и спускаются в нижележащие пояса только в постгнездовой период.

К группе птиц высокогорных скал и осыпей можно отнести и бледную завирушку. Однако этот вид имеет высокогорно-предгорный разрыв. Есть популяции которые гнездятся в гольцовом поясе Западного и Восточного Танну-Ола, а часть популяций обитает на подгорных равнинах Урэг-Нурской и Убсу-Нурской котловин. В Тувинской котловине их нет, а в гольцовом поясе Восточного Саяна это обычный вид скал и крупнокаменистых осыпей.

Алтайский улар, которого Р.Л. Беме [1960] также относит к этой группе птиц, в Западном Саяне и на Танну-Ола достаточно часто гнездится на незначительных высотах (500–1500 м), проникая по остепненным ландшафтам южных экспозиций в среднегорья и даже предгорья [Иванов, 1951; Забелин, 1976; Баранов, 1980, 1989, 1991; Соколов, 1983]. Гнездование алтайского улара среди выходов скал, на россыпях по ущельям даже на незначительных высотах (до 300 м над ур. моря) характерно для Гобийского Алтая [Зориг, 1983]. В то время как в Восточном Саяне улара обитают в интервале высот от 1500 до 3000 м, отдавая предпочтение крутым склонам, изобилующим скальными выходами, каскадными скалами, поднимающимися одна над другой к самым гребням гор [Медведев, 1991]. На Алтае высотный диапазон обитания улара чрезвычайно широк: от 600 [Малешин, 1986] до 3800 м [Ирисов, 1991]. Однако в целом для Алтая основные местообитания его лежат на высотах более 2000 м.

Для альпийско-гольцовой группы скал и каменистых осыпей характерны всестороннее использование особенностей рельефа высокогорий, связанных с геологической деятельностью ледников для гнездования, кормежки и укрытия, и возникшая в связи с обитанием в крайних верхних пределах распространения птиц узкая специализация к ним.

4.4. Использование скально-каменистых местообитаний непетрофильными видами птиц

Биотопическая мозаичность скально-каменистых условий позволяет гнездиться здесь не только петрофильным видам, но и представителям других экологических групп. Эти виды, наряду с петрофильными, играют значительную роль в формировании населения указанных местообитаний, но петрофильными не являются. Некоторые из них, как напри-

мер индийская пеночка (*Phylloscopus griseolus* Blyth) связаны со скалами трофически. Другие виды – кеклик (*Alectoris chukar* Sush), тундряная куропатка (*Lagopus mutus nadezdae* Mont.) и красавка (*Anthropoides virgo* L.) гнездятся на каменистых поверхностях открыто, располагая кладку на поверхности земли или в небольшом углублении. Наличие скальной породы при этом не является для этих птиц обязательным условием успешного выведения потомства, и они в равной мере гнездятся на участках лишенных камней. Нередко можно встретить на скалах поющих самцов садовой (*Emberiza hortulana* L.) и красноухой (*Emberiza cioides* Brandt) овсянок, красноспинной горихвостки (*Phoenicurus erythronotus*). Гнезда этих птиц могут помещаться под камнем на склоне, однако они всегда расположены под прикрытием кустарников в его основании. Именно наличие кустарника является необходимым условием для гнездования этих видов. У некоторых типично дендрофильных или кустарниковых форм можно обнаружить гнезда, расположенные на скальных уступах, полках, в щелях и нишах (чеглок, дрозд деряба, черный стриж, сибирская горихвостка и др.). Но это крайне редкое явление, которое представляется скорее исключением из правил, и включение этих видов в состав петрофильного комплекса, на наш взгляд, не является целесообразным.

Периферийные популяции некоторых видов, находясь в условиях пессимума, являются более пластичными, вследствие чего они могут изменять спектр экологических потребностей и адаптироваться к новым условиям существования. Проявление экологической пластичности особенно характерно для видов, находящихся на пределе распространения, и, кроме того, связано с недостатком мест для устройства гнезд при довольно высокой плотности населения птиц в определенных биотопических условиях и нали-

чем достаточной кормовой базы. Формирующиеся в специфических условиях популяции с новыми адаптивными особенностями называются экотипы [Ивантер, 2006].

В этой связи хотелось бы отметить, что для некоторых видов гнездование на скалах проявляется как реализация некоторых скрытых возможностей экологической пластичности в специализированных условиях исследуемого региона. Несмотря на то что в пределах всего ареала черный коршун и черный аист являются типичными дендрофильными формами, в аридных условиях Центральной Азии при недостатке высокоствольной растительности у этих видов формируются популяции, успешно гнездящиеся на скалах, что позволяет включить их в состав факультативной петрофильной группы.

Черный коршун (*Milvus migrans lineatus*)

Распространение. Отмечается как многочисленный гнездящийся вид межгорных котловин и редкий гнездящийся вид горнолесного пояса южной части Средней Сибири. Характерные биотопические условия – сочетание лесостепных ландшафтов и водоемов. В горах Средней и Центральной Азии связан и с горно-степным ландшафтом. В глухой тайге встречается лишь на кормежке и только там, где тайга прорезана большими водоемами или у окраины.

Изредка гнездится по Енисею и севернее, почти до полярного круга, в пределах всей подзоны северной тайги. Залеты отмечены по Енисею и в лесотундру, почти до Дудинки (встречен в августе 1956 г. на Енисее в 25 км севернее пос. Никольское, 69° с.ш.) [Рогачева, 1988]. Встречен в окрестностях пос. Ангутиха (крайняя северная тайга). Здесь его неоднократно отмечали с кормом в пойме Енисея, в том числе несколько раз над протокой у поселка с рыбой в лапах [Рогачева, 1983]. Наблюдался у пос. Бакланиха, у Енисея (типичная северная тайга). Регулярное гнездование отмече-

но в долине р. Енисей до Сургутихи, т. е. до границы с северотаежной подзоной, а по левобережью Енисея – в долине р. Елогуй [Скалон, 1941].

В средней тайге коршуна все еще меньше, чем в южной, но все же он регулярно встречается в долине Енисея и на Подкаменной Тунгуске. Здесь, как и в сплошной южной тайге, коршун селится в основном по долинам более крупных рек [Рогачева, 1988]. Селится по долине рр. Чуна, Тасей, Бирюса.

В южной тайге черный коршун обычен на Ангаре и под Енисейском [Рогачева, 1988]. Средняя плотность гнездования в южной енисейской тайге к северу от Енисейска (59–60° с.ш.) – одна пара на 20 км²; расстояние между парами, гнездящимися по р. Кас, – 50 км [Бурский, 1983]. В Минусинской котловине этот вид многочислен [Рогачева, 1988]. Здесь максимальная плотность населения черного коршуна наблюдается в окрестностях населенных пунктов и она значительно выше, чем в других биотопах, и составляет в среднем 7 особей/км² [Байкалов, 1998; 1999]. В естественных ландшафтах Чулымо-Енисейской котловины численность черного коршуна составляет 2 особи/100 км², Абакано-Минусинской котловины – 4,2 особи/100 км² [Мейдус, 2010]. Черный коршун найден на гнездовье по долинам рр. Белый и Черный Июс и в окрестностях оз. Реинголь. Гнезда были отмечены в междуречье Биджа и Ерба, а также по рр. Таштып и Абакан. Заходит на гнездовье в низкогорья и среднегорья Саян (по долинам рек), иногда залетает даже в субальпийскую зону. По долинам Саянских рек встречается регулярно, но всегда немногочисленный вид. Отмечен в районе среднего и верхнего течения р. Казыр в окрестностях населенных пунктов Жаровский, Нижняя Тридцатка, вблизи Базыбайского и Верхне-Китатского порогов [Ким, 1961].

В пределах Тывы коршун также является многочисленным видом. Янушевич [1952] встречал стаи этого хищника в количестве 60 особей. Большие стаи коршуна наблюдались в Центрально-Тувинской котловине и в Монгун-Тайгинском районе в долине р. Каргы [Баранов, 2007]. Скопления жилых гнезд на относительно небольших площадях отмечены для рек Сисерлиг, Ирбитей и Хадын. Численность черного коршуна в пределах Тувинской и Убсу-Нурской котловин составляет 14,3 и 5,9 особей/100 км² [Мейдус, 2010]. Средний показатель плотности гнездования черного коршуна в южной Тыве составляет 4,04 особей/100 км² [Баранов, 1996].

Местообитание и биологические наблюдения. Будучи широко распространенным и весьма пластичным видом, живущим в самых разнообразных условиях среды, во многих ландшафтных зонах, черный коршун, гнездование на деревьях для которого, несомненно, первично, издавна селится в безлесных горах, пустынях и степях [Сушкин, 1938].

В этих условиях определенный интерес вызывает гнездование *Milvus migrans lineatus* на скальных останцах в полупустынной местности или береговых скальных уступах в долинах рек. Подобное гнездовье было обнаружено в 1988 г. в долине реки Каргы. В скальной нише горного массива Сайыр-Даглары (окрестности эпидбазы Тувинской ПЧС) коршуны успешно вывели трёх птенцов в прошлогоднем гнезде мохноногого курганника [Попов, 2000]. В долине р. Деспен 28.05.06 г. мы наблюдали пару черных коршунов, которые держались на скалах правого берега реки. На скалах обнаружены 2 гнезда, видимо, черного коршуна, так как птицы присаживались на одно из них. В Убсу-Нурской котловине, на скальных останцах полупустынного ландшафта левого берега р. Тес-Хем в 2007–2010 гг. нами были обнаружены четыре гнезда этого хищника с кладками (рис. 70).

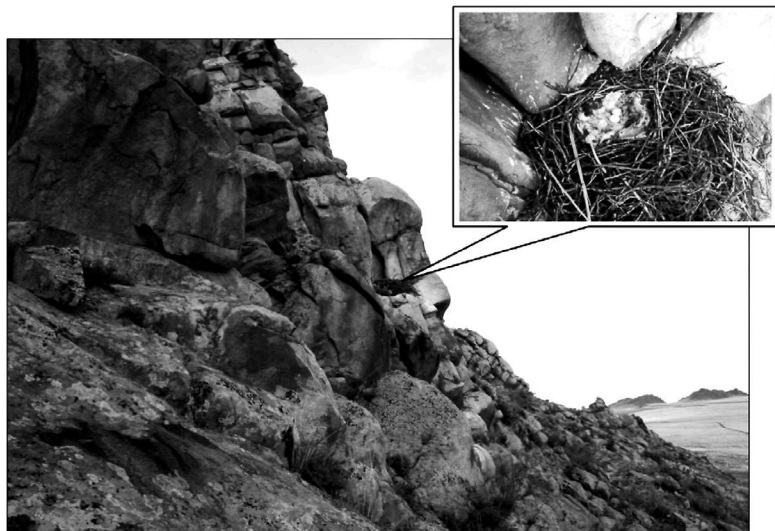


Рис. 70. Гнездовое сооружение *Milvus migrans lineatus* с кладкой из 2 яиц на уступе скального останца. Тыва, кластер Ямаалыг, 29 мая 2007 г.

Гнездование черного коршуна на скалах отмечалось и для МНР. В районе Цугер-Ул 26 июня 1975 г. найдено гнездо черного коршуна с выводком, помещавшееся на выступе невысокого скального останца [Степанян, 1983].

Таким образом, в условиях переходной зоны бореальных лесов и сухих степей и полупустынь Центральной Азии создаются предпосылки для реализации скрытых возможностей экологической пластичности черного коршуна. При высокой численности самого хищника, достаточном уровне кормовой базы и недостатке мест, подходящих для устройства гнезд, пластичность этого вида выражается в аномальном гнездовании на скалах.

Черный аист (*Ciconia nigra*)

Распространение. Черный аист спорадично распространен от южных границ края до долины р. Подкаменная Тунгуска (62° 15' с.ш.).

Неоднократно встречался летом и осенью на Енисее у пос. Мирное [Рогачева, 1978; 1988]. Известны находки гнезд и встречи птиц в гнездовой период в Енисейском районе на притоках Енисея – реках Кас, Тис, Большая и Малая Кеть [Рогачева, 1988; Сыроечковский, 1995; Прокофьев, 1996]. Найден на р. Подкаменная Тунгуска в 15 км ниже устья р. Тэтэрэ [Сыроечковский, 1959]. Тугариновым [1911] встречен на гнездовании к северу до долины нижней Ангары (59° 30' с.ш.). Одиночные особи отмечены в окрестностях пос. Мотыгино и на Пашинских болотах [Емельянов, 1996]. Известно несколько встреч черного аиста по Нижнему Приангарью, в среднем течении р. Мура в окрестностях с. Ирба и по р. Абан. Как гнездящийся вид отмечался в нижнем течении р. Чуна, на реках Усолка и Кайтым. Встречался в Пировском, Большемуртинском районах [Прокофьев, 1996]. Довольно часто наблюдается по р. Чулыму [Блинов, 1991]. Одиночные птицы отмечались на р. Четь Тюхтетского района.

Значительно чаще встречается южнее Красноярска. В Минусинской и Усинской котловинах гнездится по окраинам и просветам тайги в долинах рр. Ус, Буйба, Черный Июс [Сушкин, 1914]. Нами 6 июня 2007 г. отмечена взрослая птица в долине р. Белый Июс.

Обычен черный аист по долинам горно-таежных рек Саян, Присяянья и Кузнецкого Алатау [Прокофьев, 1996; Белянкин, 1984]. Найден в Таштыпском районе: в устье р. Малый Абакан в 1985 г. найдены 2 жилых гнезда; по р. Абакан летом 1886 г. выше устья р. Ода; 22 мая в 1987 г. на р. Матур; на слиянии рр. Большой и Малый Таштып 27 и 28 мая; в среднем течении р. Магада 23 августа [Прокофьев, 1996].

На Саянском хребте гнездится по рекам Казыр, Кизир, Туба, Амыл и его притокам. На гнездовье отмечен в долине рр. Большой и Малый Кебеж, на р. Она, в устье р. Ли-

ствянки, по р. Ус. Встречен в Гагульской котловине [Лапте-
нок, 1992; Прокофьев, 1996]. Одиночные птицы регулярно
наблюдались по рекам Казыр-Сук, Джой, Кантегиру. Чер-
ный аист довольно обычная гнездящаяся птица в долинах
рек Агул, Кунгус, в бассейне Маны и ее притоков – Мина,
Крол, Азыбей, Колба [Полушкин, 1988]. В Кузнецком Ала-
тау пары черных аистов отмечены в верховьях рр. Ус, Верх-
няя Терсь, Томь, Мрассу.

Следует отметить полное отсутствие черного аи-
ста в верхнем течении р. Кана, от правого притока р. Тук-
ши и выше. В нижней части Канской котловины несколько
пар наблюдали в пределах верхнего участка Среднего Кана.
Здесь, у выхода реки на равнину (район сел Кан-Оклер
и Орье), в середине августа были отмечены две семейные
группы по 5 и 3 особи. Пары наблюдали на Агашульских
(бассейн р. Рыбной) и Ашкаульских болотах (бассейн Кана),
двух птиц и одиночного аиста – в устье Агула и в окрестно-
стях Новомарииновки [Емельянов, 1996]. Встречен на ле-
вом берегу р. Агул в урочище Верхнее Сахарное, и в уро-
чище Нижнее Сахарное и на участке между правым бере-
гом р. Агул и протокой Зонской (1,5 км выше дер. Соломат-
ка) [Гаврилов, 2003].

На территории Ермаковского района в 1986 г. гнезился
на р. Большой Кебеж в 5–6 км от места слияния с р. Малый
Кебеж и на устье р. Листвянка в 4–5 км от с. Разъезжее [Про-
кофьев, Баранов и др., 1996]. У Саяно-Шушенского водохра-
нилища черные аисты гнездятся на береговых уступах скал.

Территория республики Тыва целиком входит в гнездо-
вой ареал черного аиста. Здесь, как и в других местах, это-
му виду свойственна редкость и спорадичность. Встречался
в низовьях рр. Хута, Ожу, Сейба, Хамсара [Кельберг, 1983],
в устье р. Каргы, по Хемчику [Сушкин, 1914]. В долине р.
Уюк [Савченко, 1986]. Найден в месте слияния рр. Хамсара

и Бий-Хем, в долине р. Улуг-Хем около горы Хайыракан. Гнездится в верховьях р. Барлык, в среднем течении р. Каргы (многолетний гнездовой участок в урочище Семигорки), на реках Мугур и Шара-Харагай (Монгун-Тайгинский район). Пары черных аистов на гнездовье и семьи с молодыми встречены по рекам Белин, Моген-Бурень, Саглы, Хорумнуг-Ой, Борошин-Гол, Чозу, в междуречье Оруку-Шинаа и Кош-Терек. Отмечен по рр. Торгалыг, Эрзин, Нарын, Талайты и в долине р. Тес-Хем в урочище Цаган-Тологой Эрзинского района [Баранов, 1991].

Черный аист гнездится спорадически в Центральном и Южном Алтае, в более низких частях Юго-Восточного Алтая и в ближайших к Алтаю частях Северо-Западной Монголии. В западной окраине Алтая, по-видимому, встречается лишь случайно, на пролете, как и в более высоких частях самого Алтая. Не встречен Сушкиным [1938] в Северо-Восточном Алтае. Подобные сведения приводятся в работах и ряда других авторов [Фолитарек, 1938; Равкин, 1973]. Однако Кучин [2004] указывает на то, что с 1980 года аистов здесь встречали в разных местообитаниях довольно часто.

Вертикальное распространение в период гнездования от 1750 до 1800 м. В Саянах, по наблюдениям Сушкина, избегает больших абсолютных высот [Сушкин, 1938].

Биологические наблюдения. В горно-таежных условиях черный аист предпочитает гнездиться по широким полузаболоченным и заболоченным с разреженными лесами поймам рек и озер на высоте 500–1200 м над уровнем моря. В Саянах и Восточно-Тувинском нагорье аисты проникают в тайгу по широким долинам рек на довольно значительное расстояние, но гнездятся здесь в местах, где есть старицы, пойменные мелководные озера и открытые или с разреженным лесом заболоченные пространства. Необходимые условия обитания – наличие относительно спокойной воды с плесами и отмелями.

В таежных равнинных районах южной части Средней Сибири гнездятся исключительно на высокоствольной растительности в средней части кроны. В южных районах Тывы довольно обычным явлением для черного аиста становится гнездование на припойменных скальных обнажениях и даже на скалах, расположенных далеко от воды (*цветная вкладка*, рис. 71).

Необходимо отметить, что в специализированных районах южной Тывы аисты, как и черные коршуны, весьма пластичны в выборе гнездовых стадий. Одна и та же пара в разные годы может устраивать гнезда как на скалах, так и на деревьях. Кучин [1976] указывает, что непременным условием обитания черного аиста на Алтае является наличие высоких деревьев или утесов для гнездования и открытых пространств с заболоченными участками или мелководными реками для добывания корма. В Южном Алтае гнезда черного аиста на скалах найдены Н.Н. Березовиковым [1979]. Гнезда черного аиста, расположенные на скалах, описывал Янушевич [1952] для долины р. Улуг-Ооруг (хр. Танну-Ола).

Гнездо этой птицы на отвесной скале припойменного обнажения хр. Хурен-Тайга обнаружено Барановым 23 мая 1979 г. Постройка представляла собой массивное сооружение из относительно тонких сучьев ивы и размещалась в скальной нише на высоте 8–9 метров от земли [Баранов, 1988]. Это многолетний гнездовой участок черного аиста. Еще несколько гнезд найдено в последующие годы здесь же неподалеку, в пойме р. Каргы. Это же гнездовое сооружение было осмотрено нами 18 мая 2005 г. В этот и последующие годы оно было занято мохноногим курганником. Гнездо аиста, расположенное на скале, обнаружено в долине р. Деспен 28 мая 2006 г. В 300 м от него на береговых скальных обнажениях находились еще два гнезда, на одно из которых

присаживались птицы. В гнезде черного аиста, расположенном на скальной гряде в районе пос. Самагалтай, 07 июня 2007 г. обнаружено три птенца в возрасте 10 дней. Гнездовое сооружение этой птицы находилось на скальном останце неподалеку от д. Берт-Даг. Однако в июне 2011 г. при осмотре гнезда оно оказалось частично разрушенным в результате обвала. Еще одно многолетнее недоступное гнездо, расположенное в скальном массиве урочища Цаган-Тологой на полке отвесной скалы, было осмотрено нами в мае 2007 г.

Повсюду гнездится отдельными парами и на большом расстоянии одна от другой. На гнездовье встречается в основном в мало посещаемых местностях – избегает присутствия человека. Однако в некоторых районах Тывы (долины рр. Каргы, Эрзин, Нарын) может гнездиться неподалеку от стоянок чабанов.

Самые ранние сроки откладки яиц в Тыве отмечены 8 мая 1988 г. и в это же время в 1986 г. Барановым в долине р. Каргы. В кладке 3–4 яйца белого цвета с матовой поверхностью. Птенцы слетают с гнезда обычно в конце июля – начале августа. Гнездовой период от откладки первого яйца до подъема на крыло молодых продолжается около 3,5 месяцев. Осенний отлет – с середины сентября до начала октября. В Западной Саяне отлет начинается в конце августа – начале сентября [Баранов, 1991].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Петрофильные птицы характеризуется рядом закономерностей и экологических особенностей, которые определяются спорадичностью распространения и повышенной экологической емкостью скально-каменистых местообитаний по сравнению с окружающими их зональными условиями.

На территории южной части Средней Сибири петрофильная группировка птиц представлена 49 видами. Из них 29 видов относится к отряду воробьинообразных, 11 видов – соколообразных, 3 вида – гусеобразных, 2 вида – совообразных и по 1 виду относится к отрядам стрижеобразных, аистообразных, курообразных, голубеобразных и удообразных. Общими для всех подгорных равнин и предгорий региона являются 22 вида. Только в Урэг-Нурской котловине и предгорьях массива Монгун-Тайга гнездится бородач. Для скальных останцов Убсу-Нурской котловины характерно гнездование монгольского снегиря. Для высокогорного яруса характерен целый ряд эндемичных видов формирующих альпийско-гольцовую петрофильную группу: альпийская галка, альпийская завирушка, гималайская завирушка, краснобрюхая горихвостка, снежный выюрок, гималайский выюрок, сибирский выюрок, жемчужный выюрок, большая чечевица.

Петрофильный комплекс птиц южной части Средней Сибири формируется в основном за счет элементов монгольского и тибетского типов фауны, в которых широко распространено явление петрофильности.

Повышается видовое разнообразие, общая плотность населения петрофильных птиц и их доля в авифауне котловин по направлению с севера на юг, что является реакцией на увеличение площадей, занимаемых скально-каменистыми местообитаниями, и усиление экстремальности зональных условий обитания; возрастает доля элементов петрофильного комплекса в авифауне ландшафтных ярусов от предгорий к высокогорьям.

Птицы петрофильной группировки имеют спорадический характер распространения, связанный с неравномерным распределением скальных образований и гнездопригодных биотопов.

Повышенная экологическая емкость скально-каменистых местообитаний определяет высокий уровень видового разнообразия, численности отдельных видов и плотности населения по сравнению с окружающими ландшафтами.

Различные формы вертикального расчленения рельефа играют важную роль в расселении птиц, являясь одновременно руслом в проникновении равнинных птиц в горы и горных форм – в предгорья и на подгорную равнину.

Различной степенью петрофильности, разнообразием биотопических предпочтений определяется экологическая неоднородность группировки. Пространственной ограниченностью скально-каменистых местообитаний объясняется изменение территориальных взаимоотношений и формирование синойки. Освоение скально-каменистых местообитаний непетрофильными видами приводит к формированию экотипов в их периферийных популяциях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алпатьев А.М., Архангельский А.М., Подоплелов Н.Я., Степанов А.Я. Физическая география СССР (азиатская часть): учебное пособие для студентов-географов университетов и педагогических институтов. Издание 2-е, переработанное и дополненное. М.: Высшая школа, 1976. 360 с.
2. Алтай-Саянская горная область. М.: Наука, 1962.
3. Алтай-Саянский экорегион. Региональные изменения климата и угроза для экосистем // Климатический паспорт экорегиона. М.: ООО «Изд-во русский университет», 2001. (WWF). №79. Вып. 1. 25 с.
4. Бабенко В.Г., Баранов А.А. Распространение бородача в Алтай-Саянском регионе // Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: Материалы V международной конференции по хищным птицам Северной Евразии. Иваново, 4–7 февраля, 2008 г. Иваново: Иван. гос. ун-т, 2008. С. 174–178.
5. Байкалов А.Н., Байкалова Т.Н., Рябинина Н.А. К численности хищных птиц в Центральной Хакасии // Биологическое разнообразие животных Сибири: Мат. научн. конф. Томск, 1998. С. 182 – 183.
6. Байкалов А.Н., Рябинина Н.А., Чупров С.М. К орнитофауне подтаежной зоны Средней Сибири // Материалы по распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1999. С. 10 – 11.
7. Банзрагч Д., Мунхбаяр С. О границах высокогорного пояса растительности в горах Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. Совместная советско-монгольская биологическая экспедиция. М., 1978. Т. 10. С. 25 – 29.
8. Баранов А.А. Новые сведения о распространении, экологии горного гуся и охрана его на территориях, сопредельных с Юго-Восточным Алтаем // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул: Алтайский гос. ун-т, 1979. С. 115–117.
9. Баранов А.А. Эколого-фаунистический анализ птиц южной Тувы: автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. биол. наук. Красноярск, 1981. 16 с.
10. Баранов А.А. Общие особенности распределения птиц и фаунистическое районирование Южной Тувы // Экология и население птиц. Иркутск, 1985. С. 3–18.
11. Баранов А.А. Структура населения птиц зональных и интразональных местообитаний южной Тувы // Всесоюзное совещание по про-

- блеме кадастра и учета животного мира: тезисы докладов. М.: АН СССР, 1986. Ч. 2. С. 231–232.
12. Баранов А.А. Горный гусь – *Eulabeia indica* Latham в Туве // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 150. Л.: Наука, 1986а. С. 99–106.
 13. Баранов А.А., Гаврилов И.К. Материалы по гнездовой экологии хищных птиц Тувы // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Тезисы докладов конференции. Барнаул, 1987. С. 39–41.
 14. Баранов А.А. Материалы о распространении и гнездовании редких птиц в Туве // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Изд-во «Наука» СО, 1988. С. 7–13.
 15. Баранов А.А. Редкие и исчезающие животные Красноярского края. Красноярск, 1988а. С. 9–91.
 16. Баранов А.А. Балобан в горах Танну-Ола и Цаган-Шибэту // Фауна, экология и зоогеография позвоночных и членистоногих: межвуз. сборн. науч. труд. Новосибирск: Изд. КГПИ, 1989. С. 75–82.
 17. Баранов А.А. Редкие и малоизученные птицы Тувы. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1991. 320 с.
 18. Баранов А.А., Казаков В.Н. Сведения по экологии клушицы в Туве // Территориальное размещение и экология птиц юга Средней Сибири: межвуз. сборн. науч. труд. Красноярск: КГПИ, 1991а. С. 97–101.
 19. Баранов А.А. Сравнительный аспект некоторых параметров популяций открыто- и закрытогнездящихся птиц // Материалы 10-й всесоюзной орнитологической конференции. Минск: Наука и техника, 1991б. Ч. 1. С. 32–33.
 20. Баранов А.А. Средняя Сибирь – область интенсивного формообразования и динамики ареалов палеарктических птиц в четвертичном периоде // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: II-я Междунар. орнитол. конф. Улан-Удэ, 2003. Ч.1. С. 13–16.
 21. Баранов А.А. Особо охраняемые животные Приенисейской Сибири. Птицы и млекопитающие: учебно-методическое пособие. Красноярск: РИО КГПУ, 2004. 264 с.
 22. Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения: автореферат дис. на соискание уч. степ. доктора биол. наук. Улан-Удэ, 2007. 48 с.
 23. Баранов А.А., Близнецов А.С. Общие закономерности ландшафтного распределения петрофильных видов птиц Саянской горной системы // Вестник Бурятского государственного университета. Вып. 4. Ч. 2. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2011.

24. Бахтин Н.П. Климатические особенности и агроклиматические ресурсы Тувинской АССР // Красноярская метеорологическая обсерватория. Красноярск, 1968. № 1. С. 26–29.
25. Безбородов В.И. К вопросу об охране птиц в Минусинской котловине // Охрана окружающей среды и географический прогноз. Иркутск, 1979. С. 64–72.
26. Беликов В.И., Малков В.Н. О гнездовании некоторых птиц центрального Алтая // Экология гнездования птиц и методы ее изучения: тез. всесоюз. конф. молод. уч. Самарканд, 1979. С. 27–28.
27. Беме Р.Л. Возникновение орнитофауны высокогорных ландшафтов Кавказа // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1960. Вып. 3. С. 331–339.
28. Беме Р.Л. Орнитогеографическое положение гор юга Палеарктики // Материалы VI всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 1. С. 181–184.
29. Бёме Р.Л. Птицы гор южной Палеарктики /Р.Л. Бёме. – М.: Изд-во МГУ, 1975. 181 с.
30. Беме Р.Л. Особенности распространения горных птиц южной Палеарктики // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1984. Вып. 19. С. 3–12.
31. Беме Р.Л., Кузнецов А.А. Птицы лесов и гор СССР. 2-е изд. М.: Просвещение, 1981. 223 с.
32. Беме Р.Л., Банин Д.А. Горная авифауна южной Палеарктики: (Эколого-географический анализ). М.: Изд-во МГУ, 2001. 256 с.
33. Берг А.С. Ландшафтно географические зоны СССР, 1982.
34. Березовиков Н.Н. К распространению и экологии черного аиста в Южном Алтае // Экология гнездования птиц и методы ее изучения. Тезисы всесоюзной конференции молодых ученых. Самарканд, 1979. С. 35–36.
35. Березовиков Н.Н. Птицы Маркакольской котловины. Алма-Ата: Наука, 1989. 198 с.
36. Берман Д.И., Забелин В.И. Новые материалы по орнитофауне Тувы // Орнитология. 1963. Вып. 6. С. 153–160.
37. Берман Д.И., Злотин Р.И. Птицы степей юго-востока Тувы // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 10. С. 209–215.
38. Библи К., Джонс М., Марсден С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц. Перевод с англ. М.: Союз охраны птиц России, 2000. 186 с.
39. Благосклонов К.Н. Птицы Советского Союза. М.: Изд-во сов. наука, 1954. С. 73–118.
40. Близначев А.С. Территориальные взаимоотношения мохноного курганника и балобана в Алтае-Саянском экорегионе // Изучение

- и охрана хищных птиц Северной Евразии: Материалы V международной конференции по хищным птицам Северной Евразии. Иваново, 4–7 февраля, 2008 г. Иваново: Иван. гос. ун-т, 2008. С. 67–68.
41. Блинецов А.С., Баранов А.А. К фауне петрофильных видов птиц Южной Тывы // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: межвуз. сб. науч. тр; под ред. А.А. Баранова. Красноярск: Изд-во КГПУ, 2008. Вып. 5. С. 44–50.
 42. Блинецов А.С. Материалы по гнездовой биологии облигатных петрофильных видов птиц южного шлейфа хребта Танну-Ола // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: мат. IV междунар. орнитол. конф. под ред. Ц.З. Доржиева. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского государственного университета, 2009. С. 136–140.
 43. Блинецов А.С. Материалы по экологии петрофильных видов птиц южной части Средней Сибири // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции северной Евразии. Тезисы докладов. Оренбург: Изд-во Оренбургского государственного педагогического университета; ИПКГОУ ОГУ, 2010. С. 61–62.
 44. Блинецов А.С. Особенности гнездования хищных птиц в аридных условиях Центральной Азии // Вестник Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева. Вып. 3. Красноярск: Изд-во КГПУ, 2011 г. С. 182–187.
 45. Блинецов А.С. Население птиц скальных останцов Убсу-Нурской котловины // Вестник Бурятского государственного университета. Вып. 4. Ч. 2. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2011.
 46. Бурский О.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц енисейской южной тайги // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука, 1983. С. 106–167.
 47. Вавитов А.В., Ким Т.А. Об особенностях распространения оляпки в Саянах // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 309.
 48. Валюх В.Н., Баранов А.А. Новые данные о гнездовании горных гусей в Юго-Восточной Туве // Зоологические проблемы Алтайского края: тез. докл. к конф. Барнаул, 1990. С. 7–8.
 49. Валюх В.Н. Размещение и состояние численности некоторых редких и малоизученных видов птиц на территории Красноярского края // Фауна и экология животных Средней Сибири. Красноярск: КГПУ, 1996. С. 40–47.
 50. Васильченко А.А. Птицы альпийского пояса Хамар-Дабан // VII Всесоюзная орнитологическая конференция: тезисы докладов. Киев, 1977. Ч. 1. С. 42–43.

51. Васильченко А.А. Птицы Хамар-Дабана. Новосибирск: Наука, 1987. 104 с.
52. Владышевский Д.В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: СО Наука, 1975. С. 100–144.
53. Владышевский Д.В., Ким Т.А. Птицы южной части Красноярского края: учеб.-метод. пособие. Красноярск: Изд-во КГУ, 1988. 224 с.
54. Воробьев В.Н., Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. Новые данные по орнитофауне Северо-Восточного Алтая // Орнитология. М., 1963. Вып. 6. С. 140–145.
55. Встречи редких и слабоизученных воробьиных птиц в Алтайском Заповеднике / В.А. Стахеев, В.В. Баскаков, Э.А. Ирисов, Н.Л. Ирисова // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979.
56. Второв П.П. Птицы в экосистемах горных стран // VII всесоюзная орнитологическая конференция. М.: Изд-во Московского университета, 1974. Ч. 1. С. 264–266.
57. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Летне-осеннее население птиц таежных ландшафтов Вологодской области // Орнитология МГУ, 1960. Вып. 3. С. 131–137.
58. Гаврилов И.К. Состав, численность и размещение орнитофауны в высокогорном поясе Восточного Саяна // Фауна и экология животных Средней Сибири: межвуз. сборник науч. тр. Красноярск: Изд-во КГПУ, 1996. С. 52–71.
59. Гаврилов И.К. Орнитофауна высокогорного пояса Саян (состав, численность и размещение) // Фауна и экология наземных позвоночных Сибири. Красноярск: КГУ, 1997. С. 72–94.
60. Гаврилов И.К. Особенности экологии птиц в ландшафтных ярусах Западного и Восточного Саяна: дис. на соискание уч. ст. канд. биол. наук. Красноярск, 1999. 191 с.
61. Гаврилов И.К. Редкие животные Ирбейского района. Красноярск: РИО КГПУ, 2003. 204 с.
62. Гаврилов Э.И. О гнездовой биологии гималайского вьюрка в Залийском Алатау (Тянь-Шань) // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 10. С. 228–232.
63. Гаврин В.Ф. Отряд совы // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1962. С. 708–779.
64. Гвоздецкий Н.А., Михеев Н.И. Физическая география СССР // Азиатская часть. М.: Мысль, 1970. 365 с.
65. Гладков Н.А. Дроздовые // Птицы Советского Союза (под ред. Дементьева). М.: Советская наука, 1954. С. 398–621.

66. Губин Б.М., Ковшарь А.Ф. К биологии обыкновенной каменки в высокогорье Тянь-Шаня // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1988. Вып. 20. С. 53–59.
67. Дементьев Г.П., Шагдарсүрэн А. О монгольских балобанах и таксономическом положении алтайского кречета // Исследование по фауне Советского Союза (птицы): под ред. Н.А. Гладкова. М.: Изд-во МГУ, 1965. С. 3–37.
68. Дементьев Г.П. Отряд хищные птицы // Птицы Сов. Союза. М.: Сов. наука, 1951. Т. 1. С. 70–341.
69. Деревщиков А.Г. Птицы Горно-Алтайского очага чумы // Доклады Иркутского противочумного института. Чита, 1974. Вып. 10. С. 192–197.
70. Долгушин И.А. Отряд голуби // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1962. С. 328–369.
71. Доржиев Ц.З., Хертуев В.Н. Экология каменок в Забайкалье. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 1992. 148 с.
72. Дробялис Э. Проблемы и пути изучения хищных птиц: методические рекомендации. Вильнюс, 1990. 107 с.
73. Дроздов Н.Н., Злотин Р.И. К географии зимнего населения птиц в субальпийском поясе Центрального Кавказа // Орнитология. М.: МГУ, 1962. Вып. 5. С. 193–207.
74. Емельянов В.И., Савченко А.П., Соколов А.П. Редкие и малоизученные птицы водно-болотных местообитаний Нижнего Приангарья и Канской котловины // Фауна и экология животных Средней Сибири: сб. науч. тр. Красноярск, 1996. С. 89–99.
75. Ефимцев Н.А. Климатический очерк // Природные условия Тувинской автономной области: труды тувинской комплексной экспедиции АН СССР М., 1957. Вып. 3. С. 46–65.
76. Ешеев В.Е., Сандакова С.Л. К экологии белопоясного стрижа и городской ласточки в условиях урбанизированного ландшафта // Орнитологические исследования в Сибири и Монголии. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского государственного университета, 2003. Вып. 3. С. 210–212.
77. Забелин В.А. К орнитофауне высокогорий Саяна // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 12. С. 68–76.
78. Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.
79. Замяткина М.А., Близнецов А.С. Гнездовая биология каменки-плешанки (*Oenanthe pleschanka*) Убсу-Нурской котловины // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 13. Абакан: Издательство Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катунова, 2009. С. 81–82.

80. Зориг Г., Болд А. К биологии размножения алтайского улару // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1983. Вып. 18. С. 109–111.
81. Иваницкий В.В. Особенности экологии и поведения симпатрических видов каменок // Материалы 6 всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 1. С. 143–144.
82. Иваницкий В.В. О некоторых аспектах организации внутривидовых отношений у воробьиных птиц (*Passeriformes*) // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. Вып. 5. С. 708–720.
83. Иванов А.И. Птицы Таджикистана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 300 с.
84. Иванов А.И., Штегман Б.К. Краткий определитель птиц СССР. Ленинград: Наука, 1978. 958 с.
85. Ивантер Э.В. К разработке концепции периферических популяций политипических видов // Популяционная экология животных: Мат. Междунар. конф., посвящ. памяти академика И.А. Шилова. Томск: Томский гос. ун-т, 2006. С. 32–34.
86. Измайлов И.В., Боровицкая Г.К. Птицы юго-западного Забайкалья. Владимир, 1973. 315 с.
87. Ильичев В.Д. Исследования по фауне Советского Союза (птицы). М.: Изд-во Московского ун-та, 1973. 346 с.
88. Ильичев В.Д., Каргашев Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология: учебник для студентов биологических специальностей университетов. М.: Высшая школа. 1982. 464 с.
89. Ирисов Э.А. Летние орнитологические наблюдения в районе озера Джуну-куль // Известия Алтайского отдела географического общества СССР. Горно-Алтайск, 1963. Вып. 3. С. 64–68.
90. Ирисов Э.А. К экологии скалистого голубя в Юго-Восточном Алтае // Природа и природные ресурсы Горного Алтая: мат. науч. конф. Горно-Алтайск, 1971. С. 172–174.
91. Ирисов В.А. Особенности распространения некоторых птиц в Юго-Восточном Алтае // Орнитология. Вып. 10. М.: Изд-во Московского университета, 1972. С. 248–251.
92. Ирисов Э.А., Стахеев В.А. Особенности гнездования некоторых воробьинообразных на разных высотах Алтая и его предгорий // Материалы 6 всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 2. С. 60–62.
93. Ирисов Э.А. О характерных хищных птицах Юго-Восточного Алтая // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1974а. Вып. 2. С. 376–378.
94. Ирисов Э.А., Ирисова Н.Л. Редкие птицы Алтая. Барнаул, 1984. 102 с.
95. Ирисов Э.А., Ирисова Н.Л. К экологии клушицы и ее синантропизации в высокогорье Алтая // Фауна, экология и зоогеография позвоноч-

- ных и членистоногих: межвуз. сборн. науч. тр. Новосибирск: Изд-во НГПИ, 1989. С. 70–75.
96. Ирисов Э.А., Ирисова Н.Л. Алтайский улар. Новосибирск: Наука, 1991. 91 с.
 97. Ирисова Н.Л. Воробьиные птицы высокогорного Алтая. Барнаул, 2002.
 98. Исаченко А.Г. Учение о ландшафте и физико-географическое районирование. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 56 с.
 99. Исаченко А.Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1965. 327 с.
 100. Кадыралиев А. О гнездовании краснобрюхой горихвостки в Центральном Тянь-Шане // Ученые записки МГУ (орнитология). М., 1957. Вып. 2.
 101. Калинина А.В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы // Природные условия Тувинской автономной области. М.: Наука, 1957. С. 162–190.
 102. Карякин И.В. Проект по восстановлению мест гнездования балобана в республике Тыва, Россия // Пернатые хищники и их охрана. №1. 2005. С. 28–31.
 103. Карякин И.В., Бака С.В., Грабовский М.А. Балобан (*Falco cherrug*) в России // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. М., 2005а. Вып. 5. С. 48–66.
 104. Ким Т.А. К орнитофауне Кизир-Казырского междуречья // Учен. зап. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1961. Т. 20. Вып. 2. С. 57–74.
 105. Ким Т.А. К экологии птиц семейства трясогузковых в Саянах // Тр. гос. заповедника «Столбы». 1977. Вып. 11. С. 32–55.
 106. Ким Т.А., Пакулов В.А. Результаты количественного учета воробьиных Манского Белогорья Восточного Саяна // Ученые записки. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1959. Т.15. С. 257–263.
 107. Ким Т.А., Баранов А.А. Заметки по орнитофауне гольцового пояса Восточного Саяна // Материалы по физиологии человека и животных: вопросы зоологии. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1974. С. 61–70.
 108. Ким Т.А. Редкие и исчезающие птицы Саян, Присаянья и их охрана // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 113–118.
 109. Клецкин П.Т. Синантропное гнездование клушицы в хребте Кетмень (Тянь-Шань) // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1981. Вып. 16. С. 169–170.
 110. Ковшарь А.Ф. К биологии размножения белобрюхой оляпки в Западном Тянь-Шане // Труды государственного заповедника Аксу-Джабаглы. Алма-Ата: Изд-во Кайнар, 1965. С. 254–256.

111. Ковшарь А.Ф. Наблюдение за птенцом бородача на Центральном Кавказе // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1981. Вып.16. С. 170–172.
112. Козлова Е.В. Птицы Юго-Западного Забайкалья Северной Монголии и центральной Гоби. Л.: АН СССР, 1930. 396 с.
113. Козлова Е.В. Птицы высокогорного Хангая // Тр. монг. комиссии №3. Л.: АН СССР, 1932. 93 с.
114. Козлова Е.В. Родственные отношения между видами завирушек семейства *Prunellidae* и возможная история их расселения // Зоол. журн. М.: АН СССР, 1966. Т. XLV. Вып. 5. С. 706–716.
115. Козлова Е. В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1975. Т. 59.–252 с.
116. Корелов М.Н. Отряд хищные птицы // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1962. Т. 2. С. 488–707.
117. Колоярцев М.В. Ласточки. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1989. 248 с.
118. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Е.Е. Сыроечковский, Э.В. Рогачева, А.П. Савченко, Г.А. Соколов, А.А. Баранов. Красноярск, 2000. 247 с.
119. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Е.Е. Сыроечковский, Э.В. Рогачева, А.П. Савченко, Г.А. Соколов, А.А. Баранов, В.И. Емельянов. 2-е изд., перераб. и доп. Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 2004. 246 с.
120. Красная книга республики Тыва / Н.И. Путинцев, Л.К. Аракчаа, В.И. Забелин, В.В. Заика. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 168 с.
121. Красная книга Республики Хакасия. Животные / В.В. Анюшин, И.И. Вишневецкий, А.П. Савченко, Г.А. Соколов, А.А. Баранов и др. Новосибирск: Наука, 2004. 320 с.
122. Красноборов И.М. Растительность Кутурчинского белогорья (Восточный Саян) // Уч. зап. Красноярского пед. ин-та. Красноярск, 1961. Т. 20. Вып. 1. С.105–234.
123. Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1966. С. 185–312.
124. Кузнецов А.А. О птицах высокогорного Алтая // Орнитология. М., 1967. Вып. 8. С. 261–266.
125. Кузнецов В.А. Тектоника Западной Тувы на стыке с Горным Алтаем // Изв. АН СССР, сер. географ., 1948. №1. С. 41–56.
126. Кузнецов В.А. Схема тектоники Тувы и положение ее в структуре Алтае-Саянской горной системы. // Докл. Акад. Наук СССР. М., 1949. Т. 64, № 4. С. 553–555.

127. Кузякин А.П. Зоогеография СССР. Биогеография // Уч. Зап. МОПИ. М., 1962. Т. 109. Вып. 1. С. 3–182.
128. Кузякин А.П., Рогачева Э.В., Ермолова Т.В. Метод учета птиц для зоогеографических целей // Учен. зап. МОИП, 1958. Т. 65. Вып. 3. С. 99–101.
129. Кустов Ю.И. Экология балобана в Минусинской котловине // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980. С. 77–80.
130. Кустов Ю.И. Значимость и перспективы развития популяции хищных птиц в Минусинской котловине // Природоохранные аспекты освоения ресурсов Минусинской котловины. Иркутск, 1981. С. 61–70.
131. Кустов Ю.И. Хищные птицы Минусинской котловины // Миграции и экология птиц Средней Сибири. Новосибирск, 1982. С. 49 – 59.
132. Кучин А.П. Птицы Алтая: Неворобьиные. Барнаул: Алтайское книжное издательство, 1976. 232 с.
133. Кучин А.П. Птицы Алтая: Воробьиные. Барнаул: Алтайское книжное издательство, 1982. 208 с.
134. Кучин А.П. Птицы Алтая: Неворобьиные. Горно-Алтайск, 2004. 778 с.
135. Кучин А.П. Птицы Алтая: Воробьиные. Горно-Алтайск, 2007. 356 с.
136. Кушев С.Л. Рельеф // Природные условия Тувинской автономной области: труды тувинской комплексной экспедиции АН СССР. М., 1957. Вып. 3. С. 11–45.
137. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1973. 343 с.
138. Лаханов Д.Л. Материалы по биологии белой и горной трясогузок // Материалы 6 всесоюзной орнитологической конференции. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 2. С. 73–74.
139. Леус С.И. К питанию белопоясного стрижа в южном Приморье // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 10. С. 361–362.
140. Лиханов Б.Н., Хаустова М.Н. Алтайско-Саянское нагорье // Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. С. 359–380.
141. Лукьянов Ю.П. Новые сведения о распространении алтайского уларра // Экология и фауна птиц Евразии (Труды Зоологического института АН СССР): институт цитологии и генетики СО АН СССР. Новосибирск, 1991. С. 68–78.
142. Лукьянов Ю.П. Алтайский улар // Институт цитологии и генетики СО РАН. Новосибирск, 1993. 19 с.
143. Майр. Э. Систематика и происхождение видов. М., 1947. 334 с.
144. Макунина Н.И. Основные типы растительных сообществ степного пояса южного макросклона хребтов Танну-Ола // Растительный мир Азиатской России, 2010. № 1(5). С. 49–57.

145. Малешин Н.А., Стахеев В.А. Особенности гнездования и размещения алтайского улаара в Восточном Алтае // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР: сборн. науч. тр. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 19–22.
146. Малешин Н.А. Новые данные о редких птицах в Алтайском заповеднике и на прилежащих территориях // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: тез. докл. Барнаул, 1987. С. 87–88.
147. Малков В.Н. О биологии некоторых соколообразных Алтая // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Тез. докл. к конф. Барнаул, 1987. С. 92–94.
148. Малышев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 367 с.
149. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Прибайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Изд-во Наука. Сиб. отделение, 1984. 264 с.
150. Манакон Ю.А., Шереметов Р.Т. Физико-географическая характеристика Алтае-Саянского экорегиона // Биологическое разнообразие Алтае-Саянского экорегиона: под ред. проф. А.Н. Куприянова. Кемерово: КРЭОО Ирбис, 2003. 156 с.
151. Мартьянович Н.В. Позднечетвертичные птицы из пещерных местонахождений Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна): автореф. дис. ... канд биол. наук. М., 2004. 28 с.
152. Материалы по фауне птиц Дархата (Северная Монголия) / Э.В. Рогачева, Е.Е. Сыроечковский, Д.Ю. Александров, Х. Сухбат, М.А. Жуков, Н. Ганбатгар // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. М.: АН СССР, 1988а. С. 166–174.
153. Материалы V заседания Межсекционной рабочей группы по проблеме «Исследование продуктивности вида в пределах ареала». Вильнюс, 1973.
154. Медведев Д.Г., Дурнев Ю.А. Трофические связи алтайского улаара в биоценозах высокогорий Восточного Саяна // Экология и фауна птиц Восточной Сибири. Улан-Удэ: Из-во БНЦ СО АН СССР, 1991. С. 116–124.
155. Мейдус А.В. Пространственно-биотопическое размещение и трофические связи соколообразных птиц южной части Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2010. 26 с.
156. Мекленбурцев Р.Н. Ласточковые // Птицы Советского Союза (под ред. Г.П. Дементьева, Н.А. Гладкова. Т. VI. М.: Сов. наука., 1954. С. 685–750.

157. Мензбир М.А. *Falconidae*. Фауна России. Птицы. Спб., 1915. Т. VI. С. 572.
158. Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1977. 136 с.
159. Михеев А.В. Определитель птичьих гнезд: учебное пособие для студентов биологических специальностей пед. институтов. Изд. 3-е, перераб. М.: Просвещение, 1975. 171с.
160. Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я. Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 245–279.
161. Муни М.В., Блинецов А.С. Биотопическое и ярусное размещение птиц на скальных останцах Убсу-Нурской котловины // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Издательство ХГУ, 2008. Вып. 12. С. 102–103.
162. Налобин Б.С. Результаты инвентаризации редких и исчезающих видов орнитофауны, на кластерных участках заповедника «Хакасский» и сопредельной территории за период 2002–2005 гг. // Региональные проблемы заповедного дела: мат. между. науч.-практич. конф. Абакан: Изд-во ХГУ, 2006. С. 171–175.
163. Наумов Р.Л. Методика абсолютного учета птиц в гнездовой период на маршрутах // Зоол. журн., 1965. Т. XLIV. Вып. 1. С. 81–93.
164. Наумов Р.Л. Опыт абсолютного учета лесных певчих птиц в гнездовой период // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: АН СССР, 1963 С. 137–147.
165. Наумов Р.Л., Кисленко Г.С. О прокормлении птицами иксовых клещей в сосново-лиственных лесах Западного Саяна // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 395–396.
166. Нейфельдт И.А. Из результатов орнитологической экспедиции на Юго-Восточный Алтай // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока: труды зоологического института АН СССР. Ленинград, 1986. Т. 150. С. 7–49.
167. Некипелов Н.В. Экологические группировки наземных птиц в основных ландшафтах СССР // Изв. науч. исслед. противочум. ин – та Сибири и Дальн. Востока. Кызыл, 1968. Т. 27. С. 12–16.
168. Никольский К.Н. О природе Тувинского антициклона // Красноярская гидрометеорологическая обсерватория. Красноярск, 1968. №1. С. 20–26.
169. Новые данные о птицах Северо-Восточного Алтая / Э.А. Ирисов, Н.Л. Круглова, В.М. Тотунов, В.А. Стахеев, В.В. Баскаков // География природноочаговых болезней Алтайского края. Л., 1976. С. 55–58.

170. Носин В.А. Природные районы Тувинской области // Природные условия Тувинской автономной области: труды тувинской комплексной экспедиции. Изд-во: АН СССР, М., 1957. Вып. 3. С. 240–263.
171. Панькин И.С. Экология мохноногого курганника (*B. hemtlausius*) в Верхнем Приамурье // Биол. сб. Благовещ. пед. ин-та. Благовещенск, 1974. С. 29–44.
172. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.
173. Петров С.Ю., Рудковский В.П. Орнитофауна горных степей приенисейской части Западного Саяна // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 90–92.
174. Петров С.Ю., Рудковский В.П. Летняя орнитофауна приенисейской части Западного Саяна // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1985. Вып. 20. С. 76–83.
175. Полушкин Д.М. Состояние популяций редких видов птиц в заповеднике «Столбы» и на смежных территориях // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск, 1988. С. 170–175.
176. Попов В.В. Интересные находки птиц в Юго-Западной Туве // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири: Материалы 1-й межрег. научн.-практ. конф. по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. Ч.1. С. 57–59.
177. Попов В.В. Гнездовые находки воробьиных птиц в Юго-Западной Туве // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: межвуз. сб. науч. тр. под ред. А.А. Баранова. Красноярск: Изд-во КГПУ, 2008. Вып. 5. С. 207–215.
178. Портенко Л.А. Птицы СССР. Л.: АН СССР, 1954. Т. 1. 256 с.
179. Портенко Л.А. Птицы СССР. Л.: АН СССР, 1954. Т. 3. 256 с.
180. Потапов Р.Л. О биологии горного вьюрка на Памире // Зоол. журн. 1963. Т.10. Вып. 5.
181. Прокофьев С.М. Орнитофауна Минусинской котловины и ее изменения за 80 лет // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 151–172.
182. Прокофьев С.М. Птицы бассейна реки Большие Уры (Саяно-Шушенский заповедник) // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. М.: АН СССР, 1987а. С. 97 – 112.
183. Прокопьев С.М., Кустов Ю.И. Редкие и исчезающие виды птиц Хакасии и их охрана // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 180–185.

184. Птицы горного массива Мунх-Хайрхан (МНР) / А.А. Кишинский, В.Е. Фомин, А. Болд, Н. Цэвэнмядаг // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука, 1982. С. 62–81.
185. Птицы Казахстана / И.А. Долгушин, М.Н. Корелов, М.А. Кузьмина, Э.И. Гаврилов, В.Ф. Гаврин, А.Ф. Ковшарь, И.Ф. Бородихин, Э.Ф. Родионов. Т. 3. Алма-Ата: Наука, 1970. 648 с.
186. Птицы Казахстана / М.Н. Корелов, М.А. Кузьмина, А.Ф. Ковшарь, В.Ф. Гаврин, И.Ф. Бородихин. Алма-Ата: Наука, 1974. Т. 5. 480 с.
187. Птицы Киргизии / А.И. Янушевич, П.С. Тюрин, И.Д. Яковлева, А. Кыдыралиев, Н.И. Семенова. Фрунзе: АН Киргизской ССР, 1960. Т. 5. 273 с.
188. Птицы России и сопредельных регионов: совообразные, козодообразные, стрижеобразные, ракшеобразные, удообразные, дятлообразные и др. / В.Т. Бутев, Н.И. Зубков, В.П. Иванчев, Е.А. Коблин, А.Ф. Ковшарь, Ю.В. Котюков, Д.С. Люлеева, Ю.И. Назаров, В.А. Нечаев, С.Г. Приклонский, Ю.Б. Пукинский, А.К. Рустамов, А.Г. Сорочкин, В.С. Фридман. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. 487 с.
189. Птицы Советского Союза / Г.П. Дементьев, Н.А. Гладкова, Е.С. Птушенко, Е.П. Спангенберг, А.М. Судиловская. М.: Изд-во Советская наука, 1951. Т. 1. 652 с.
190. Птицы Советского Союза / Г.П. Дементьев, Н.А. Гладкова, Е.С. Птушенко, Е.П. Спангенберг, А.М. Судиловская. М.: Советская наука, 1952. Т. 1. 640 с.
191. Птицы Советского Союза / Г.П. Дементьев, Н.А. Гладкова, Е.С. Птушенко, Е.П. Спангенберг, А.М. Судиловская. М.: Советская наука, 1954. Т. 6. 792 с.
192. Птицы среднетаежного Енисея / Э.В. Рогачева, Е.Е. Сыроечковский, О.В. Бурский, Н.В. Анзигитова, А.Б. Готфрид // Охрана фауны Крайнего Севера и ее рациональное использование. М., 1978. С. 30–165.
193. Птицы СССР / А.И. Иванов, Е.В. Козлова, Л.А. Портенко, А.Я. Тугаринов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 280 с.
194. Птушенко Е.С. Отряд длиннокрылые // Птицы Советского Союза. М.: Советская наука, 1951. Т. 1. С. 618–645.
195. Пыжьянов С.В. Гнездование скалистого голубя в естественных условиях на Байкале // Экология гнездования птиц и методы ее изучения: тез. всесоюз. конф. молод. уч. Самарканд: Изд-во Самаркандского гос. университета, 1979. С. 174–175.
196. Пыжьянов С.В. Скалистый голубь на Байкале // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР: сборн. науч. тр. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 25–27.

197. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая (распределение, численность, структура и динамика населения). Новосибирск: Изд-во Наука, Сибирское отделение, 1973. 374 с.
198. Растительный покров Хакасии / А.В. Куминова, Г.А. Зверева, Ю.М. Маскаев, Г.Г. Павлова, В.П. Седельников, А.С. Королева, Э.Я. Нейфельд, М.Г. Танзыбаев, Н.М. Чижиков, Т.Г. Ламанова // под ред. д.б.н. Куминовой А.В. Новосибирск, 1976. 375 с.
199. Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 309 с.
200. Рогачева Э.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц енисейской северной тайги // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука, 1983. С. 106–167.
201. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири // Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 608 с.
202. Рязанов А.Г. К кормовому поведению оляпки // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1982. Вып. 17. С. 188.
203. Савенко А.А., Близначев А.С. Петрофильные виды птиц долины реки Черный Июс (республика Хакасия) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Издательство ХГУ, 2009. Вып. 13. С. 111–112.
204. Савченко А.П., Байкалов А.Н. Малочисленные и редкие воробьиные юга Приенисейской Сибири // Проблемы заповедного дела: мат. научн.-практ. конф., посвящ. 20-летию образования Саяно-Шушенского гос. заповедника. Шушенское, 1996. С. 144–147.
205. Савченко А.П., Сидоркин В.Н., Беляков А.В. Животный мир енисейской равнины // Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Красноярск: КрасГУ, 2001. Т.1. 279 с.
206. Сагитов А.К. О вертикальных миграциях воробьиных птиц заравшанской долины // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962. Вып. 4. С. 354–366.
207. Сагитов А.К., Байкалов С. К экологии обыкновенной галки // Орнитология. Вып. 15. М.: Изд-во МГУ, 1980. 142 с.
208. Седельников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 223 с.
209. Симкин Г.Н. Певчие птицы // Справочное пособие М.: Лесная промышленность, 1990. 399 с.
210. Скалистый голубь в предбайкалье / С.И. Липин, Ю.А. Дурнев, С.В. Пыжьянов, В.Д. Сонин // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР: сборн. науч. тр. М.: Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 22–25.

211. Скалон В.Н. Материалы к познанию фауны южных границ Сибири // Изв. Иркут. гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока. М.; Иркутск, 1936. Т. 3. С. 135–209.
212. Скалон В.Н., Слудский А.А. Птицы Елогуй-Тазовского бассейна // Природа и соц. хоз-во. 1941. Т. 8, Вып. 2. С. 421–434.
213. Соболевская К.А. Растительность Тувы. Новосибирск: АН СССР, 1950. 139 с.
214. Сонин В.Д., Анучина Н.Ф. Материалы по биологии горной трясогузки в южном Прибайкалье // Миграция и экология птиц Сибири. Тезисы докладов. Якутск, 1979. С. 183–184.
215. Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. 480 с.
216. Стахеев В. А., Ирисов Н.Л., Полушкин Д.М. Хищные птицы и совы заповедников Алтая и Саян // Хищные птицы и совы в заповедниках РСФСР. М., 1985. С. 30–45.
217. Степанян Л.С. О размещении авифаунистических комплексов в Центральном Тянь-Шане // Вторая всесоюзная орнитологическая конференция: тезисы докладов III. М.: Изд-во Московского университета, 1959. С. 65–67.
218. Степанян Л.С. О размещении авифаунистических комплексов в Центральном Тянь-Шане // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1960. Вып.3. С. 366–376.
219. Степанян Л.С. Вертикальное распространение птиц в пределах хребта Терсхей-Ала-Тау (Тянь-Шань) // Вопросы популяционной экологии и географии животных: под ред. проф. Ф.Н. Правдина. М.: Изд-во Мин. просвещения РСФСР, 1970. С. 141–167.
220. Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные *Passeriformes*. М.: Изд-во Наука, 1975. 370 с.
221. Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные *Non-Passeriformes*. М.: Изд-во Наука, 1978. 392 с.
222. Степанян Л.С., Васильченко А.А. Восточный воронок *Delichon dasipus* // Вopaparte, 1850 [Aves, Hirundinidea] в фауне СССР. Отд. биол. Бюл. МОИП, 1980. Т. 85. Вып.5. С. 41–44.
223. Степанян Л.С., Болд А. Материалы по гнездовой экологии птиц Тувинской АССР и Монгольской Народной Республики // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1983. Вып. 18. С. 33–39.
224. Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука, 1983. 296 с.
225. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.

226. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) // Л.С. Степанян. М. 2003. 808 с.
227. Судиловская А.М. Семейство оляпки // Птицы Советского Союза (под. ред. Г.П. Деметьев, Н.А. Гладкова). Т. VI. М.: Сов. наука, 1954. С. 660–685
228. Сушкин П.П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. М., 1914. Вып. 13. 551 с.
229. Сушкин П. П., Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 1925. Вып. 34. С. 7–86.
230. Сушкин П.П. высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека. Природа, 1928. Вып. 17. Ч. 3. С. 249–280.
231. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилежащих территорий. М.; Л., АН СССР, 1938. Т. 1. 320 с.
232. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилежащих территорий. М.; Л., АН СССР, 1938. Т. 2. 434 с.
233. Сыроечковский Е.Е. Новые материалы по орнитофауне Средней Сибири (бассейн Подкаменной Тунгуски) // Учен. записки. Красноярск: КГПИ, 1959. Т. 15. С. 225–239.
234. Сыроечковский Е.Е., Безбородов В.И. Новые сведения по орнитофауне Западного Саяна // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 172–181.
235. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Животный мир Красноярского края. Красноярск: Кн. изд-во, 1980. 360 с.
236. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Красная книга Красноярского края. Красноярск: Кн. изд-во, 1995. 408 с.
237. Тарасов М.П. К характеристике населения птиц открытых ландшафтов // VII всесоюзная орнитологическая конференция. М.: Изд-во Московского университета, 1974. Ч.1. С. 295–296.
238. Ткаченко М.И. Птицы реки Нижней Тунгуски // Изв. Иркут. науч. музея (Изв. О-ва изуч. Вост.-Сиб. обл.), 1937. Т. 2(57). С. 152–162.
239. Толмачев А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журн. № 2. 1948. Т. 33, 2. С. 61–180.
240. Тугаринов А.Я., Бутурлин С.А. Материалы по птицам Енисейской губернии. Красноярск: Зап. Краснояр. подотдела Вост.-Сиб. отд-ния ИРГО по физ. географии, 1911. Т. 1. Вып. 24. 440 с.

241. Тугаринов А.Я. Материалы для орнитофауны северо-западной Монголии (хребет Танну-ола, озеро Убсу-нур) // Орнитол. вестник. 1916. № 2. С. 77–90.
242. Тугаринов А.Я. Материалы для орнитофауны Северо-Западной Монголии (хр. Танну-Ола, Убсу-Нур) // Орнитол. вестник. 1916. №3. С. 140–154.
243. Фолитарек С.С., Дементьев Г.П. Птицы Алтайского государственного заповедника // Труды Алтайского государственного заповедника. М., 1938, Вып. 1. С. 7–91.
244. Фомина М.И. К экологии сибирского выюрка на Алтае // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 10. С. 396–399.
245. Фогтлер Э.Р., Митропольский О.В., Третьяков Г.П. Материалы по гнездованию трясогузок в западном Тянь-Шане // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1984. Вып. 19. С. 113–120.
246. Характер пребывания и размещения птиц, внесенных в Красную книгу СССР, в Алтайском заповеднике / В.А. Стахеев, Н.Л. Ирисова, Ирисов В.В., В.В. Баскаков // Исчезающие и редкие растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны. Барнаул, 1982. С. 30–33.
247. Характеристика фаунистического состава и экологии некоторых фоновых видов млекопитающих и птиц / Г.А. Соколов, С.Ю. Петров, Н.П. Балагура, В.А. Стахеев, Б.П. Завацкий // Саяно-Шушенский гос. заповедник. Красноярск, 1983. С. 30–54.
248. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение РАН, 1999. 515 с.
249. Чельцов-Бebutov А.М. Экология птиц. М.: Изд-во МГУ, 1982. 128 с.
250. Шведов А.П. К распространению птиц среднего Приангарья (Братский и Заярский районы Иркутской области) // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962. Вып. 4. С. 169–175.
251. Шнитников В.Н. Птицы Семиречья. М.; Л.: АН СССР, 1949. 665 с.
252. Штегман Б.К. О принципах зоогеографического деления Палеарктики на основе изучения типов орнитофауны // Изв. АН СССР. Отд. мат. и естеств. наук, 1936. С. 523–562.
253. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. Вып. 2. 156 с.
254. Щербачков Б.А. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему: Птицы Западного Алтая, М., 1986.
255. Юдин К.А. Наблюдение за распространением и биологией птиц Красноярского края // Тр. ЗИН АН СССР, 1952. Т. 9. Вып. 4. С. 129–160.
256. Янушевич А.И. Фауна позвоночных тувинской области. Новосибирск: Изд-во АН СССР Западно-сибирский филиал, 1952. 144 с.

257. Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. Bird census techniques. Academic Press, London, 1992. 357 p.
258. Bibby C., Jones M., Marsden S. Expedition Field Techniques. Bird surveys. Expedition Advisory Centre. 1998. 186 p.
259. Distance User's Guide Version 2.1. / J.L. Laake, S.T. Buckland, D.R. Anderson, K.P. Burnham // Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins. 1994.
260. Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations / S.T. Buckland, D.R. Anderson, K.P. Burnham, J.L. Laake // Chapman & Hall. London. 1993.
261. Japp W.B. The theory of line transects. Bird study, 1956, v. 3, N2, P. 23–25
262. Merikallio E. Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvogel, in Sud und mittelfinland.– Ann zool. Soc.zool. Bot. Fenn., 1946. T.12. №1. P. 26–38.
263. Pichocki R. Beitrage zur Avifauna der Mongolei. Teil I. Non-Passeriformes. Mitt. Mus. Berlin, 1968. Br 44. H. 2. P. 149–292.
264. Peter S., Gerald D. Zur Brutbiologie der Wasseramsel (*cinclus cinclus*) im FluBsystem des Kamp, Niederosterreich // Egretta. № 1–2. 31. 1988.

Редактор *Н.А. Агафонова*
Корректор *Ж.В. Козутица*
Верстка *Н.С. Хасанишина*

660049, Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89.
Редакционно-издательский отдел КГПУ,
т. 217-17-52, 217-17-82

Подписано в печать 21.10.14. Формат 60x84 1/16.
Усл. печ. л. 12,5. Бумага офсетная.
Тираж 300 экз. Заказ 289

Отпечатано в типографии «Литера-принт»,
т. 295-03-40

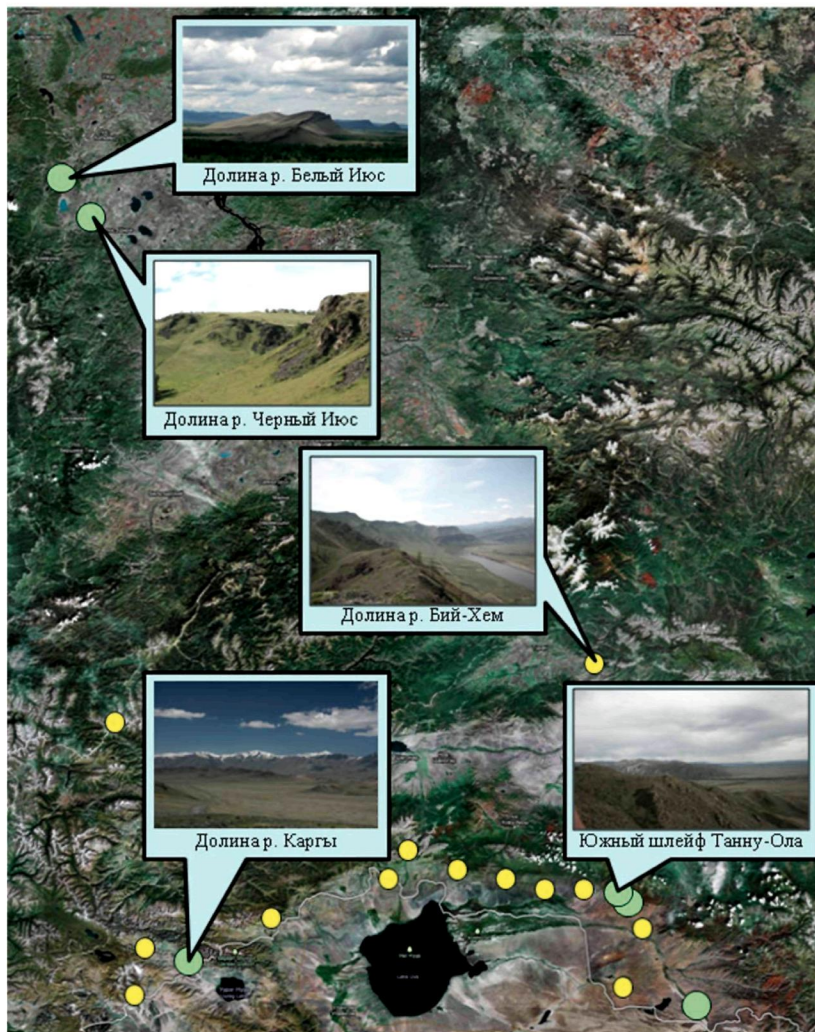


Рис. 2. Места расположения основных стационаров и маршрутных автомобильных экспедиций в межгорных котловинах Средней Сибири:

● — стационары, ● — ключевые участки



*Рис. 7. Скальные обнажения на южном склоне Косинского хребта.
Республика Хакасия, 2010 г.*



*Рис. 9. Скальные обнажения в долине р. Черный Июс.
Респ. Хакасия, 2009 г.*



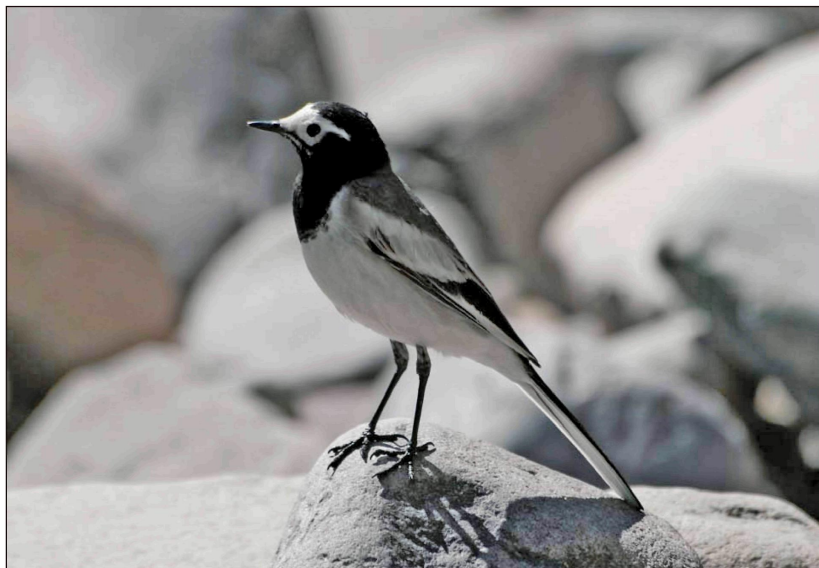
*Рис. 10. Скальная гряда, расположенная к югу от оз. Улуг-Коль.
Республика Хакасия, Абакано-Минусинская котловина, 2011 г.*



*Рис. 13. Береговые скальные обнажения в долине р. Тес-Хем.
Тыва, 2011 г.*



*Рис. 17. Скальные обнажения в долине р. Шивилиг.
Тыва, южный макросклон хр. Восточный Танну-Ола, 2010 г.*



*Рис. 23 Маскированная трясогузка. Республика Тыва, р. Шалаи,
7 июня 2014 г.*



Рис. 26. Скальный останец на территории кластера Ямаалыг. Тыва, Убсу-Нурская котловина, 2010 г.



Рис. 27. Скальный останец в урочище Цаган-Тологой. Вид сверху. Тыва, 2013 г.



Рис. 31 Птенец черного грифа в гнезде. Республика Тыва, Убсу-Нурская котловина, июнь 2014 г.

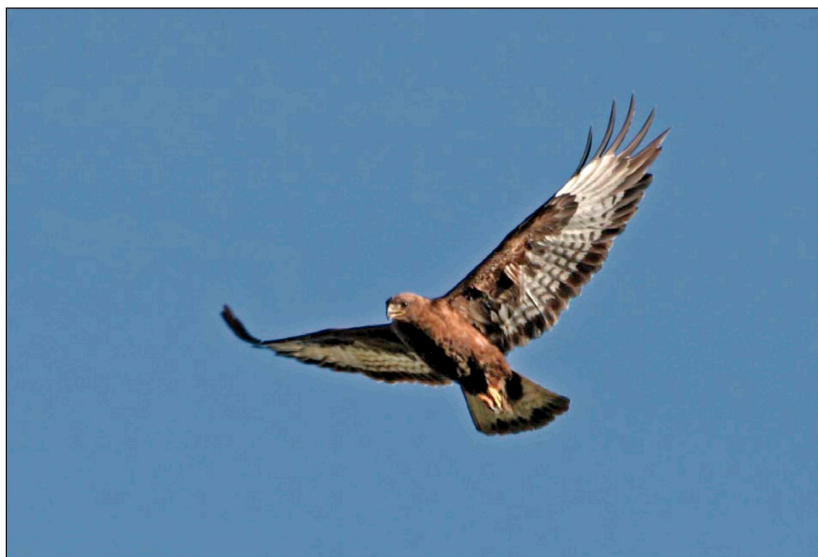


Рис. 37а. Самка мохноногого курганника (темная морфа). Республика Тыва, Убсу-Нурская котловина, 6 июня 2009 г.



*Рис. 37а. Самка мохноногого курганника с птенцами на гнезде.
Республика Тыва, Убсу-Нурская котловина, июнь 2008 г.*



*Рис. 38. Монгун-Тайга (хр. Хурен-Тайга) –
местообитание мохноногого курганника*



*Рис. 42. Местообитание балобана в долине р. Кады-Халыын.
Тыва, май 2006 г.*



*Рис. 45. Слеток монгольского снегиря на северо-восточной экспозиции
скального останца. Республика Тыва, кластер Ямаалыг, 2 июня 2014 г.*



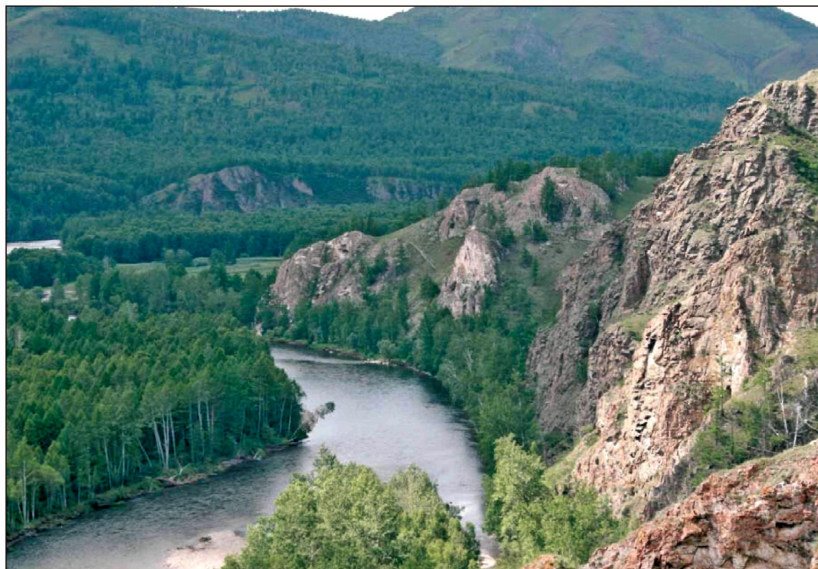
Рис. 46. Обыкновенная каменка (самец). Тыва, Убсу-Нурская котловина, к востоку от Ямаалыга, 2 июня 2014 г.



Рис. 47. Самец степной пустельги у гнезда на кургане. Республика Тыва, Убсу-Нурская котловина, 3 июня 2014 г.



*Рис. 48. Гнездо воронка полузакрытого типа.
Береговые скальные обнажения в долине р. Мана, 2010 г.*



*Рис. 49. Береговые скальные обнажения в долине р. Белый Июс –
место гнездования белопоясного стрижа. Хакасия, 2008 г.*



Рис. 50. Каменка-пleshанка (самец). Тыва, долина р. Шивилиг-Хем 2009 г.



Рис. 52. Каменка-пleshанка (*Oenanthe pleschanka*), самка на гнезде. Тыва, долина р. Шивилиг-Хем, 2009 г.



Рис. 55. Пара скальных ласточек строит гнездо. Скальный останец в долине р. Чозу (правый приток р. Торгалыг). Тыва, 6 июня 2011 г.



Рис. 56. Вид на долину р. Толайты. Местообитание бородача. Тыва, 2006 г.



Рис. 59. Оляпка у гнезда. Республика Тыва, р. Шалаш, 7 июня 2014 г.



Рис. 60. Каменные горные реки с водопадами – типичные гнездовые биотопы оляпки. Республика Тыва, долина р. Шалаш, июнь 2014 г.



*Рис. 62. Местообитание горной трясогузки на р. Шалаи.
Тыва, июнь 2011 г.*



*Рис. 64 а. Горихвостка-чернушка, самец. Тыва,
долина р. Шивилиг-Хем, 2009 г.*



*Рис. 64 а. Горихвостка-чернушка, самка.
Тыва, кластер Ямаалыг, 2014 г.*



*Рис. 67. Пестрый каменный дрозд (*Mantopneuste saxatilis*), самец.
Тыва – 2009 г. (фото В.Г. Бабенко)*



Рис. 68. Гнездо пестрого каменного дрозда с кладкой в скальной нише. Тыва, южный шлейф хр. Танну-Ола, 8 июня 2009 г.

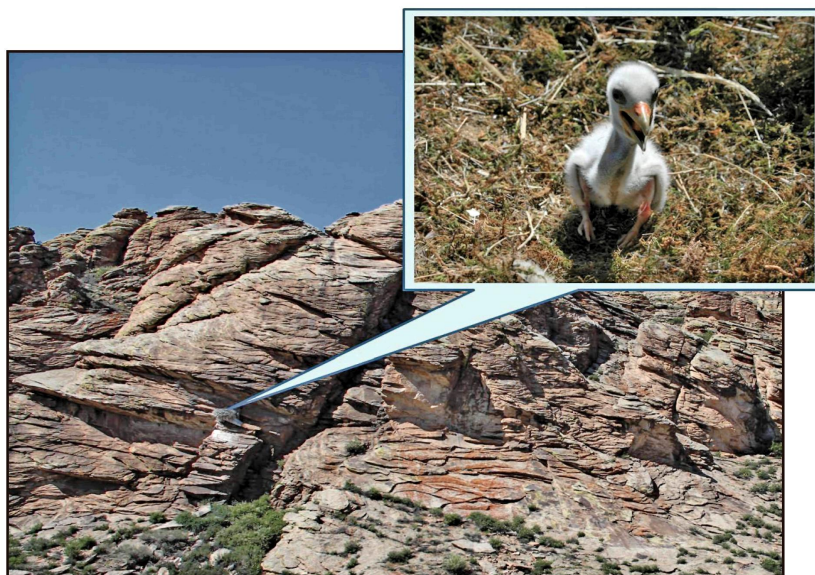


Рис. 71. Гнездо черного аиста на скальном останце. Республика Тыва, Убсу-нурская котловина, июнь 2014 г.