

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, К.К. Воронина

**ПТИЦЫ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ
СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ
СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Монография

*Под общей редакцией
доктора биологических наук, профессора А.П. Савченко*

Красноярск
2013

ББК 28.6
Б 241

Рецензенты:

Э.Н. Елаев, доктор биологических наук
А.А. Ананин, доктор биологических наук

На передней обложке – сплюшка (фото А.А. Баранова).

Баранов А.А., Воронина К.К.

Б 241 Птицы интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири: монография / под общ. ред. д-ра биол. наук, профессора А.П. Савченко; Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. – Красноярск, 2013. – 212 с.: 31 ил.

ISBN 978-5-85981-646-0

Рассматриваются фауна и население птиц интразональных лесных сообществ (уремных лесов) степной зоны Средней Сибири. Выявляются основные закономерности размещения, биологии и экологии птиц в различных котловинах Алтае-Саянской горной системы, расположенных в пределах Среднесибирского региона.

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

ББК 28.6

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

ISBN 978-5-85981-646-0

© Красноярский государственный
педагогический университет им. В.П. Астафьева, 2013
© Баранов А.А., Воронина К.К., 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖГОРНЫХ КОТЛОВИН И СРЕДА ОБИТАНИЯ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	7
1.1. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Минусинской котловины	9
1.2. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Тувинской котловины	12
1.3. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Убсунурской котловины.	14
1.4. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Урэгнурской котловины	17
Глава 2. ГЕОГРАФИЯ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ. МЕТОДИКИ И МАТЕРИАЛЫ	21
2.1. География полевых стационарных и маршрутных исследований	21
2.2. Методики и материалы	23
Глава 3. СТРУКТУРА АВИФАУНЫ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ.....	27
3.1. Видовой состав птиц интразональных лесных сообществ (умерных лесов) степных межгорных котловин.....	27
3.2. Генезис авифауны интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири.....	32
Глава 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	36
4.1. Структура населения птиц умерных лесов Минусинской котловины.....	38
4.2. Структура населения птиц умерных лесов Тувинской котловины.....	44
4.3. Структура населения птиц умерных лесов Убсунурской котловины	49

4.4. Структура населения птиц уремных лесов Урэгнурской котловины.....	54
4.5. Разнообразие экологических группировок птиц интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири	60
4.6. Особенности населения птиц интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири	65
Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ И ЭКОЛОГИИ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ	78
5.1. Особенности территориального размещения и экологии некоторых видов птиц околоводной группировки уремной растительности.....	78
5.2. Формирование экотипов в условиях интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири.....	93
5.3. Адаптивные особенности популяций птиц в условиях недостатка мест гнездования в зональных степях Средней Сибири	107
5.4. Уремная растительность зоны степей как экологические русла мигрирующих и расселяющихся лесных птиц	114
5.5. Роль интразональных лесных сообществ (уремной растительности) зональных степей для птиц с ярко выраженной динамикой ареалов	117
5.6. Особенности населения птиц островных лесов (тёргонов), формирующихся на мерзлотных почвах горно-степного и полупустынного ландшафта	153
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	156
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	158
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	183

Введение

Актуальность проблемы. Сохранение степных экосистем – одна из острейших проблем современности. Не случайно была разработана «Стратегия сохранения степей России», в которой одной из основных задач является инвентаризация реально существующих степных массивов в России и их составляющих компонентов [Степной бюллетень, 2007]. Начиная с 1900-х гг. многие ученые осознавали, что современное хозяйственное использование грозит степям фактическим исчезновением. К несчастью, за прошедший век так и не удалось в достаточной степени обеспечить практическое противодействие этим угрозам. Трудно сказать, как долго еще сохранился бы восстановительный потенциал степных экосистем, если бы сельскохозяйственные тенденции 1950–80-х гг. продолжали развиваться в неизменном направлении. Случился коллапс СССР, обвал советского сельского хозяйства, и впервые за полвека аграрное давление на сельскохозяйственные земли в степных экосистемах снизилось.

Основная опасность для птиц как одной из составляющих экосистем зональных степей Средней Сибири заключается в преобразовании, а порой и полном разрушении естественных местообитаний. Подобного рода процесс уже происходил в Минусинской котловине в середине столетия, когда за 40–50 лет человеческой деятельности в разных её проявлениях здесь исчезли многие степные и лесостепные формы – дрофа, кобчик, сухонос, серый гусь, степная пустельга, обыкновенный ремез и др. Степи Тувинской котловины, а особенно Убсунурской и Урэгнурской, в этом отношении представляют регион, где подобного рода разрушения еще не достигли критического уровня. Дело в том, что территория Тувы многие сотни лет, как и в настоящее время, использовалась в основном скотоводами-кочевниками. Скотоводство за длительный период настолько вписалось в естественные ландшафты, что сейчас является составной и неотъемлемой их частью. В настоящее время выпас на территории Республики Тыва не только не мешает сохране-

нию степных сообществ и видов, но скорее, наоборот, способствует поддержанию экосистемы. Более того, тувинцы никогда не охотились на птиц, всегда оберегали и оберегают их, в связи с чем многие виды весьма удачно адаптировались к возникшим изменениям среды и уживаются бок о бок с человеком.

Особое звено в экосистемах зональных степей составляют интразональные лесные сообщества (уремные леса), роль которых трудно переоценить. Значение тополевых и тополево-березовых лесов, произрастающих по долинам рек в степи, самое разнообразное – берегозащитное, водорегулирующее, санитарно-гигиеническое, озеленительное и лесосырьевое. Все уремные леса как руслоохранные отнесены к защитным лесным насаждениям. Кроме того, они выполняют аккумулятивную, противозрозионную, климатообразующую функции, а также играют важную роль как миграционные русла для лесных и таёжных пролетных видов птиц в период осенних и весенних миграций. Наличие лесов в поймах крупных рек способствует проникновению птиц в новые для них районы, расширению их ареалов. Большой интерес вызывают уникальные пойменные леса, пересекающие три ландшафтные зоны – степь, полупустыню и пустыню. Эти леса играют особо важную роль в сохранении почв и функционировании самой реки.

Однако с развитием оседлого животноводства и земледелия уремные леса активно используются как пастбища и под пахотные земли, при этом вытаптывается растительность, уничтожаются лесные массивы. Несмотря на то что существует водоохранная зона, в которую, как правило, входят и уремные леса, местное население (и особенно чабаны) осуществляет заготовку высокоствольных деревьев и ивовых кустарников на дрова, устраивает загоны для скота. Все это приводит к их разрушению или уничтожению. Необходимо с особой осторожностью относиться к уремным лесам, а для рационального их использования и сохранения следует разработать правила ведения хозяйства. Но сведений для этого недостаточно, они разрознены и нередко малоэффективны.

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЖГОРНЫХ КОТЛОВИН И СРЕДА ОБИТАНИЯ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Характерной чертой Средней Сибири является высокая мозаичность ландшафтов, выраженная сочетанием горных хребтов, различных по площади и характеру растительности межгорных котловин. Степи на территории региона имеют островной характер распространения. Они приурочены к обширным межгорным котловинам – Минусинской, Тувинской, Убсунурской и Урэн-нурской, большая часть территорий которых протягивается в меридиональном направлении. Межгорные котловины занимают около одной трети исследуемого региона. Природные условия каждой межгорной котловины представлены ярко выраженными климатическими различиями и экологической спецификой среды обитания птиц, что, прежде всего, связано с географическим расположением их в Алтае-Саянской горной системе (рис. 1).

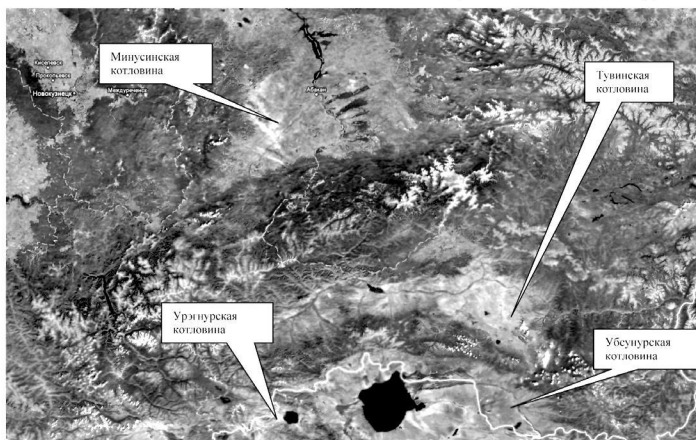


Рис. 1. Межгорные котловины Алтае-Саянской горной области, расположенные в пределах Средней Сибири

Широтная зональность в пределах котловин проявляется довольно ярко, хотя и осложнена своеобразными местными условиями. Здесь хорошо прослеживаются три подзоны – настоящих (типичных), сухих и опустыненных степей. Подзона настоящих (типичных) степей охватывает в основном Чулымо-Енисейскую (Июсо-Ширинскую) котловину Минусинской впадины. Подзона сухих степей включает степи Тувинской котловины, переходные от типичных степей Минусинской к опустыненным степям Убсунурской котловины. Подзона опустыненных степей охватывает Убсунурскую котловину, растительный покров которой является переходным от степей Средней Сибири к полупустыням и пустыням Северо-Западной Монголии. Территория Урэгнурской котловины расположена на значительных высотах, поэтому её общий ландшафтный облик представлен горными опустыненными степями, существенно отличающимися составом растительности и животного населения от степей других котловин [Соболевская, 1950; Калинина, 1957; Баранов, 1985 а].

Ландшафтная мозаичность в самих котловинах создается в основном за счет интразональных лесных сообществ – характерных составляющих этих экосистем. В каждой котловине существует множество почвенно-растительных группировок, приуроченных к депрессиям или повышениям рельефа и сильно отличающихся от типичных зональных. Такие группировки называются интразональными (в смысле включения в основной зональный фон). Под интразональностью мы, вслед за Л.В. Шумиловой [1962] и А.А. Максимовым [1974], понимаем различные природные явления, расположенные в той или иной зоне, возникающие в неплакорных условиях и обусловленные местными климатическими и эдафическими факторами. Интразональными ландшафтными образованиями являются широко распространённые во всех подзонах степей пойменные лесные сообщества речных долин, ярко контрастирующие на общем фоне степей (*цветная вкладка*, рис. 2).

Пойменным лесам свойственна высокая мозаичность местобитаний – это древесно-кустарниковая и болотно-луговая растительность, околородные биотопы, береговые обрывы, скаль-

ные образования по долинам рек, которые чередуются с различными вариантами степных биотопов, проникающих в речные долины. Древостой пойменных и приручьевых лесов зональных степей Средней Сибири, распространенный узкими полосами вдоль рек, имеет смешанный тип, как правило, это береза, тополь, реже лиственница, сосна или ель с хорошо выраженным ивовым подлеском, кустарниковыми формациями и разнотравно-осоковым или зеленомошно-мелкотравным наземным покровом. Развитие мохового покрова носит фрагментарный характер. Обычно весь комплекс пойменной растительности называется уремой и в данной работе определяется как интразональные лесные сообщества зональных степей Средней Сибири, или уремная растительность.

1.1. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Минусинской котловины

В целом рельеф этой депрессии сложный и расчлененный. Впадина имеет двухъярусное строение. Верхний ярус ее образуют невысокие хребты и кряжи (Батеневский кряж, хр. Картуз и др.), сложенные коренными породами и имеющие отметки порядка 600–700 м над уровнем моря. Кряжи разделяют Минусинскую 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 высотный ярус.

Амплитуды высот очень велики, высоты колеблются от 150 и почти до 3000 метров. Наиболее резко выражен в рельефе Хакасии Батеневский кряж (абсолютные высоты – 950–1150 м), протянувшийся в северо-восточном направлении почти на 100 км и отделяющий Чулымо-Енисейскую котловину на севере от Сыдо-Ербинской и Абакано-Минусинской на юге [Средняя Сибирь, 1964].

Для Минусинской впадины характерен резко континентальный климат. Абсолютные суточные амплитуды температур достигают

30 градусов в мае (от + 25 градусов до – 5 градусов). Средние температуры января составляют от – 18 до – 21 градуса, июля – около + 20 градусов. Минусинская впадина, защищенная от проникновения западных воздушных переносов Кузнецким Алатау и Абаканским хребтом, получает небольшое количество осадков – от 240 до 475 мм в год [Средняя Сибирь, 1964; Суслов, 1954].

Наиболее сухие участки котловины расположены в подветренной зоне Кузнецкого Алатау, к западу от Енисея, в районе станций Шира и Уйбат, где выпадает 250 мм и менее осадков в год, а также в междуречье Енисея и Абакана на территории Койбальской степи – 250–300 мм [Средняя Сибирь, 1964].

В то же время западная часть Минусинской впадины, примыкающая к подветренным склонам Кузнецкого Алатау, получает незначительное количество осадков и отличается аридным климатом.

Котловина расчленена довольно густой речной сетью. Всего на территории Хакасии насчитывается 324 реки, к которым относятся поверхностные водотоки с протяженностью более 10 километров, с обособленной площадью водозабора, в том числе четыре крупные – Енисей, Абакан, Чулым и Томь. Основная часть рек относится к бассейну р. Енисей. Реки северных районов Хакасии относятся к бассейну р. Обь (Белый и Черный Июс, Сарала, Юзик, Верхняя Томь и др.), а некоторые из них – Сон, Туим, Карыш – впадают в бессточные озера Чулымо-Енисейской котловины [Никольская, 1968; Озёра Хакасии, 1976]. Горная р. Абакан в Минусинской котловине приобретает черты типичной долинной реки с извилистым руслом и многочисленными протоками, на которых формируются хорошо развитые интразональные лесные сообщества.

В засушливой левобережной части Минусинской впадины количество рек незначительно, и они маловодны. Многие малые реки в летний период мелеют, местами пересыхают и иногда не доносят своих вод до главной реки. В более сухих центральных частях впадины встречаются бессточные участки, но тем не менее на них также распространена умеренная растительность.

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

В степях Минусинской впадины выделяются настоящие, луговые, сухие и опустыненные степи [Черепнин, 1953; Ревердатто, 1954].

В долинах рек распространены интразональные лесные сообщества (уремные леса) и пойменные низкотравные и высоко-травные луга (*цветная вкладка*, рис. 3 а, б). По характеру растительности эти лесные формации заметно отличаются от лесов горно-лесного пояса и бореальной зоны. Здесь произрастают преимущественно лиственные породы (различные виды берез, тополь лавролистный, ивы и др.), широкое развитие имеют кустарниковый ярус и пойменные заливные луга. Там широко распространены заросли ивы, черемухи, смородины, малины, таволги, шиповника, а на песчаных дюнах формируются сосновые боры. В поймах создаются своеобразные условия, сглаживающие градиент климатических факторов, обеспечивающие возможность обитания здесь птиц интразонального характера [Воронина, 2005]. Воды рек используются для орошения засушливых участков, поэтому очень сильно развита оросительная сеть, играющая важную роль в расселении интразональных форм птиц в степные районы [Гельд, 2003, 2005; Гельд, Горр, 2006].

Основной особенностью рек Минусинской котловины являются довольно регулярные весенние паводки, вызываемые интенсивным таянием снега в горных областях Саян. Их уровень и продолжительность оказываются действенными естественными факторами, влияющими на состав орнитологической фауны, пространственную структуру населения птиц пойменных местообитаний, а также фенологию репродуктивного периода многих наземногнездящихся видов. Наиболее сильное воздействие оказывают долгосрочные паводки, когда птицы лишаются естественных мест гнездования и кормления и, проявляя экологическую пластичность, заселяют порой не характерные для них места обитания.

1.2. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Тувинской котловины

Тува является преимущественно горной страной с колебаниями высот от 520 до 3970 м. Горы занимают около 82 % ее поверхности, и лишь 18 % приходится на долю относительно пониженных и выровненных элементов рельефа – денудационных и цокольных равнин, больших котловин, межгорных долин второго и третьего порядка [Суслов, 1954]. Тувинские горы и межгорные впадины, расположенные южнее Западного и Восточного Саян, относятся к Алтае-Саянской горной стране. Между орографическими дугами, на высотах 520–1200 м над уровнем моря располагаются впадины (депрессии), в пределах которых наблюдаются более или менее обособленные котловины второго порядка: степные – Центрально-Тувинская и Турано-Уюкская, таёжная – Тоджинская и другие, разделенные горными перемычками, состоящими из различных массивов и небольших хребтов.

Центрально-Тувинская впадина (с высотами 550–850 м) состоит из двух крупных котловин: Хемчикской (Западно-Тувинской), ориентированной в северо-восточном направлении вдоль долины р. Хемчик, и Улугхемской, вытянутой в широтном направлении по рр. Улуг-Хем и Каа-Хем.

Климатические условия рассматриваемого региона определяются рядом факторов, наиболее важные из которых – географическое положение в центре Азиатского материка, окружение со всех сторон крупными горными системами, сложный рельеф территории. Чередование хребтов и котловин определяет климатообразующую роль рельефа на территории Тувы, а колебания высот связаны с четким проявлением вертикальной поясности физико-географических компонентов, в том числе и климата. Абсолютная высота местности, степень изолированности, ориентировка горных хребтов по отношению к несущим влагу воздушным течениям, экспозиция склонов – все это во взаимной связи обуславливает многообразие климатических особенностей частей Тувы.

Удаленность от океанов и барьерная роль горных цепей определяют одну из основных особенностей климата Тувы – резкую континентальность.

В гидрографическом отношении рассматриваемая территория представляет собой обособленный район. Там берёт начало от внутренних бессточных бассейнов северо-западной Монголии крупнейшая сибирская река Енисей, а к югу от котловин проходит один из главных водоразделов Евразии: часть водораздельной линии (по хребту Танну-Ола) между бассейном Северного Ледовитого океана и внутренними бессточными бассейнами Центральной Азии (бассейн р. Тес-Хем) [Суслов, 1954].

Территория Тувы расположена в зоне степей, и в направлении с севера на юг с увеличением засушливости климата видовой состав южных степей обедняется, они становятся опустыненными и пустынными. Характер распределения современной растительности этой территории определяется своеобразием рельефа области, где крупные горные массивы, расположенные на окраинах, сочетаются с обширными понижениями в центральной части. Резкая неравномерность в увлажнении и нагревании склонов и котловин Тувы приводит к преобладанию на ее территории двух типов растительности: степного и лесного, с вкраплением луговых, болотных, тундровых и пустынных типов. Интразональные лесные сообщества Тувинской котловины существенно отличаются от умерных лесов Минусинской по составу фитоценозов (*цветная вкладка, рис. 4*).

В растительности умерных лесов степей Тувинской котловины доминируют береза мелколистная и тополь лавролистный, кроме того, широко развиты заросли ив и караганы колючей, являющихся характерными представителями аридных областей Центральной Азии. Травянистый покров развит значительно слабее, чем в Минусинской котловине. В речные долины проникают разнообразные элементы степных ассоциаций, образующих обширные открытые пространства, которые довольно часто формируют ярко выраженную мозаичность в

чередовании с пойменными лугами. Кроме того, для пойменных участков довольно типично присутствие солончаков, на которых, как правило, распространены злаково-осоковые луга и другая соответствующая растительность.

1.3. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Убсунурской котловины

Убсунурская котловина – одно из уникальных мест Внутренней Азии, где природа создала исключительное явление – своеобразный «парад ландшафтов», отличающихся необычайным разнообразием. Расположена она на границе Монголии и Тувы, между 48–50° с. ш. и 91–99° в. д., замкнута горами, с большим соленым оз. Убсу-Нур, пресным – Торе-Холь, р. Тес-Хем на ее днище и реками, сбегаящими к центру с горных хребтов. Убсунурская котловина являет собой удивительное сочетание экосистем, представляющих почти все природные зоны умеренного пояса Земли и почти три четверти экосистемного разнообразия внетропической части Евразии. Это делает ее своего рода моделью мира – «маленькой биосферой», живущей по тем же законам, что и вся биосфера планеты [Селивёрстов, 2003]. Не случайно именно на этой территории создан биосферный заповедник «Убсунурская котловина», семь из девяти кластерных участков которого расположены в Убсунурской котловине.

В пределах России находится лишь самая северная часть Убсунурской котловины, а наиболее пониженная территория, которая занята крупным соленым оз. Убсу-Нур, расположена в пределах Монголии. Протяженность ее с севера на юг – 160 км, с запада на восток – 600 км. С севера котловину ограничивают хребты Западный и Восточный Танну-Ола и нагорье Сангилен, с юга – хребты Булнай-Нуру и Хан-Хухэй, с запада – хребет Цаган-Шибету и примыкающие к Монгольскому Алтаю массивы Турген-Ула и Хархира, с востока ее ограничивает водораздел с бассейном р. Дэлгэр-Мурэн. Котловина бессточная. Оз. Убсу-

Нур размером 80 x 70 км и глубиной около 15 м лежит в западной ее части. Бассейн оз. Убсу-Нур, современный урез водной поверхности которого определен в 759 м, располагается в центре Азиатского континента. Оно играет роль небольшого внутреннего моря, куда стекают воды со всей котловины. Дно котловины занято щебнистыми и песчаными равнинами, среди которых резко выделяются островные скалистые гряды, возвышенности и отдельные сопки (*цветная вкладка*, рис. 5).

Климат ее является переходным от восточно-сибирского к центрально-азиатскому, т.е. наблюдается увеличение инсоляции и, следовательно, изменение радиационного баланса. Климат этой котловины суров. Зима очень малоснежная и морозная. Осадков выпадает меньше, чем где-либо в Туве. Лето сухое и очень жаркое. В годовом ходе самая низкая средняя температура приходится на январь и составляет от – 29 до – 37°C.

Самым жарким месяцем является июль. В этом месяце происходит устойчивый переход суточной температуры через 20°C. В августе начинается понижение температуры воздуха. Средняя годовая температура почвы на всех глубинах от 0,2 до 3,2 м положительная (2–4°C), наибольших значений на поверхности температура почвы достигает в июне – 58–64°C (1980 г.). Годовое количество осадков в котловине варьирует и составляет от 139 до 341 мм. Из них с октября по март выпадает лишь 40 мм. Наименьшее месячное количество (2–6 мм) наблюдается в феврале – марте. С апреля количество осадков постепенно увеличивается, достигая максимума – 98,8 мм – в июле [Средняя Сибирь, 1964].

Бассейн оз. Убсу-Нур занимает площадь 71,1 тыс. км² и не имеет стока. Водосбор озера вытянут с запада на восток. Самая крупная водная артерия бассейна – Тес-Хем (Тесийн-Гол, монг.), впадающая с многочисленными притоками в озеро с восточной части. Река собирает воду с нагорья Сангилен, с хребтов Булнай-Нуру, Восточный и Западный Танну-Ола. Вторым по значимости притоком озера является р. Нарын (Нарийн-Гол), собирающая пресные подземные воды в цен-

тральной части котловины, подпитываемая речным стоком с южного хребта Хан-Хухэй.

В пойме р. Эрзин, правом притоке р. Тес-Хем, распространены тополевые или тополево-лиственничные леса, иногда с участием *Betula microphylla*. В пойме р. Тес-Хем *Populus laurifolia* играет уже меньшую роль, здесь более распространены лиственничные и лиственнично-березовые леса из *Larix sibirica* и *Betula microphylla*. В поймах рек обычны заросли ив: *Salix viminalis*, *S. caesia*, *S. rosmarinifolia*, *S. iriandra*, *S. ledebouriana*, *S. sa-poshnikovii* и др. В кустарниковых зарослях отмечены также *Caragana spinosa*, *C. arborescens*, *Rosa acicularis*, *Hippophae rhamnoides*, *Crataegus sanguinea*. Для долины р. Тес-Хем характерны песчаные караганниковые степи с эдификатором *Caragana bujngei*, а также злаково-разнотравные, бобово-разнотравные или разнотравно-злаковые луга, часто засоленные и избыточно увлажненные. В полосе контакта степей с луговой террасой р. Тес-Хем нанофитон образует практически чистые заросли, перемежающиеся с пятнами голой почвы или редкими кустиками джунгарской реомюрии и солянки воробьиной. Заросли чия и волоснецов распространены в местах перехода от пойменных террас к надпойменным и по берегам озер. Местами встречаются пушицево-осоковые болота. В пойме рр. Тес-Хем, Оруку-Шинаа, Кош-Терек и др. распространены солончаковатые луга, образованные ячменем солончаковатым, бескильницей тонкой, лисохвостом вздутым; по своему составу, высоте и густоте травостоя они резко выделяются среди пустынной растительности. Заросли чия свойственны экотопам с неустойчивым водно-солевым режимом в притеррасовых местообитаниях и не занимают больших площадей, но выделяются в ландшафте более высоким травостоем [Намзалов, Королук, 1991].

Полноводие рек Тувы в значительной степени связано с лесистостью их водосборов. Небольшие реки, водосборы которых отличаются высокой степенью лесистости, полноводны в течение всего лета: их равномерно питает лесной грунтовый сток. Напротив, малые реки, водосборы которых образованы

преимущественно степными пространствами, не только испытывают резкое колебание уровней, но, как правило, пересыхают в засушливый период лета.

Такая же зависимость летних колебаний уровней воды от лесистости водосборов сохраняется и для больших рек Тувы, рождающихся в горно-лесном поясе и несущих затем свои воды в степи Тувинской и Убсунурской котловин. По мере приближения к зональным степям снижается лесистость водосборов и закономерно возрастают колебания уровней воды в реках. Большое число малых рек, стекающих с хребтов Западный и Восточный Танну-Ола, как правило, не достигают оз. Убсу-Нур и теряются в песках (Ирбитей, Торгалыг, Харалыг-Хем, Холу, Шевелиг-Хем и др.). Тем не менее долины этих рек заняты довольно узкими полосами уречных лесов с широко развитым кустарниковым ярусом (*цветная вкладка*, рис. 6).

Основными факторами, ограничивающими продвижение леса в плакорную степь, служат недостаток почвенной влаги и очень неравномерный режим ее в течение года. Подтверждением этому является древесная растительность уремы, сопровождающая реки даже в пустынных степях Убсунурской котловины. Постоянный режим влажности почвы степных пойменных местообитаний дает возможность произрастать здесь не только тополи, ивам, мелколистной березе, но и ели. Однако к настоящему времени почти вся ель в долинах и на островах рек вблизи от населенных пунктов вырублена. Кроме того, в поймах рр. Тес-Хем, Оруку-Шинаа, Орохин-Гол и других широко распространены тростниковые займища, а в их обширных дельтах лежат плавни. Такое разнообразие фитоценозов по долинам рек Убсунурской котловины привлекает большое число самых различных видов птиц.

1.4. Физико-географическая характеристика и среда обитания птиц интразональных лесных сообществ Урэгнурской котловины

Эта котловина расположена преимущественно в Северо-Западной Монголии, в которой на высоте 1425 м лежит одно-

именное оз. Урэг-Нур. Оно горько-соленое, с голыми берегами, небольшим островом в его западной части и довольно богато водоплавающими и околводными птицами [Сушкин, 1938; Баранов, 1991]. Северная часть котловины находится в Юго-Западной Туве и представлена в основном долиной р. Каргы.

Горный узел, в котором расположена Урэгнурская котловина, образован хребтами Цаган-Шибэту и Буршбан-Умун-Саланы-Нуру на востоке и горным массивом Монгун-Тайга на западе [Кузнецов, 1948]. Высокогорный массив Монгун-Тайга образован в основном крупной интрузией гранитов. На нем находится центр современного оледенения – высшая точка Республики Тыва – Мунку-Хайрхан-Ула (3976,9 м над уровнем моря). Вдоль юго-западного края горного массива Монгун-Тайга проходит широкая долина р. Моген-Бурень (бассейн монгольского оз. Ачит-Нур) с многочисленными озерами, прослеживающимися до её верховьев [Природные условия..., 1957].

Климат района чрезвычайно суровый. На большей его части зима наступает уже в конце сентября и продолжается до второй половины мая. Она отличается устойчивыми низкими температурами, поскольку пояс расположен выше слоя температурной инверсии, и сильными ветрами. В горных местностях средняя температура июля лишь 10–0°C. Выпадение снега на высотах выше 2500 м возможно в течение всего лета [Ефимцев, 1957]. Более благоприятные условия складываются только в наиболее пониженной части района – в долинах рр. Каргы и Моген-Бурень.

Зональным типом растительности Урэгнурской котловины является степной и пустынно-степной, хотя по северным экспозициям гор имеются участки горно-лесного 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. Горные степи массива Монгун-Тайга занимают довольно обширные про-

странства и поднимаются выше 2000 м над уровнем моря. Средняя высота травостоя таких степей 5–7 см; в нем, кроме злаков (пырея гребенчатого, ковыля галечникового и др.) и полыней, присутствуют растения пустынных степей. Степи на высоте 2000–2450 м носят характер высокогорных [Соболевская, 1950].

Лесная растительность занимает незначительные площади. В основном это низкопроизводительные лиственничные леса, небольшими участками встречающиеся на нижней части склонов гор. Течение р. Каргы, главной артерии Урэгнурской котловины, сопровождается узкой лентой древесной и кустарниковой растительности – умерными лесами. В сравнении с лиственничными лесами они наиболее разнообразны по составу и характерны для пойм рр. Каргы и Моген-Бурень и некоторых мелких притоков (*цветная вкладка*, рис. 7 а, б). Растительность умерных лесов р. Каргы представлена преимущественно зарослями ивы и тополя, изредка с примесью одиночных лиственниц, чередующимися с обширными разреженными низкотравными лугами. Значительные площади занимают лишенные растительного покрова песчаные и песчано-каменистые участки. По мелким речкам распространены в основном ивовые заросли с кустами караганы. Так описывает эти условия П.П. Сушкин (1938) – на мелких речках развивается особая урема. Ее главными компонентами являются: два вида тальника (*Salix ledebouriana* и *S. viminalis*), растущих кустами метра 4 высотой; заросли тальника чередуются с рощами корявой мелколистной березы с желтой корой (*Betula microphylla*), кустами облепихи (*Hippophae*) и одиночными тополями. Все это, чередуясь с мокрыми лугами, зарослями тростника по болотам и речными протоками, образует оазис среди пустыни с жалкой древесной растительностью, но все же богато населенный: здесь находят приют мелкие птички, фазаны, кабаны и даже марал.

Таким образом, интразональные лесные сообщества межгорных котловин Алтае-Саянской горной области, рас-

полагаясь на незначительных площадях, обладают колоссальным числом местообитаний с большой мозаичностью микроклиматических условий, с разнообразием субстрата и растительных группировок, которые создают благоприятные условия для обитания различных по экологическим требованиям птиц.

Глава 2. ГЕОГРАФИЯ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ. МЕТОДИКИ И МАТЕРИАЛЫ

В основу настоящей работы положены результаты многолетних исследований авторов на территории степной зоны 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.

2.1. География полевых стационарных и маршрутных исследований

Модельными участками интразональных лесных сообществ, где проводили основные стационарные работы, были избраны: на территории Минусинской котловины – долина р. Белый Июс (между поселками Белый Балахчин и Фыркал), р. Черный Июс (между деревнями Подкамень и Устинкино), р. Туба (в окрестностях пос. Бугуртак); в Тувинской котловине – уремные леса рр. Хадын, Улуг-Хем и Хендергей; в Убсунурской котловине – уремная растительность р. Тес-Хем (от Цаган-Тологой до оз. Дус-Холь), долины рр. Улаатай, Торгалык (с притоком Шалаш), Ирбитей, Харалыг-Хем, Теректиг-Хем; в Урэгнурской котловине – уремный лес р. Каргы, от границы с Монголией до средней части хребта Хурен-Тайга.

На избранных участках наиболее широко представлен весь спектр видового разнообразия птиц интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири. Кроме того, на их территории ярко выражены специфические особенности пространственной организации населения птиц разных подзон зональных степей.

Полевые работы проводились каждый год в мае – июле на одном из стационаров. Также осуществлялись мероприятия по коллектированию птиц, гнёзд и кладок для зоомузея Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева.

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 работы проводились в течение 2–5 дней. Основные автомобильные экспедиции были предприняты по следующим маршрутам (*цветная вкладка*, рис. 8):

1. Красноярск – р. Уюк – р. Холу – оз. Амдайгын-Холь – оз. Убсу-Нур – р. Кады-Халыын – р. Хендергей – р. Алаш – Чыргасы – р. Она – р. Белый Июс (05.06.2003 – 18.06.2003).

2. Красноярск – стационар в медурачье рр. Белый и Черный Июс – оз. Ош-Коль – пос. Бугуртак (Минусинская котловина) – оз. Рейнголь – оз. Черное – оз. Большое – Красноярск (12.05.2004 – 04.07.2004).

3. Красноярск – р. Сесерлиг – р. Улуг-Хем – р. Каа-Хем – р. Кара-Дыт – Саглы-Бажы – р. Каргы – Кады-Халыын – р. Ирбитей – р. Теректиг-Хем – р. Тес-Хем (09.05.2005 – 03.06.2005).

4. Красноярск – р. Ус – р. Сесерлиг – р. Ужарлыг-Хем – р. Деспен – р. Ирбитей – оз. Убсу-Нур – рр. Торгалыг и Шалаш – р. Хам-Дыт – Кады-Халыын – р. Саглы – р. Каргы – оз. Толайты – р. Моген-Бурень – р. Орта-Халыын – Чадан – Кызыл-Мажалык – р. Шеми – с. Тээли и с. Бай-Тал – пойма р. Ак-Суг – Западный Саян – р. Абакан – Красноярск (05.05.2006 – 13.06.2006).

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

6. Красноярск – с. Борозда (Республика Хакасия) – р. Хадын – р. Хендергей – р. Хам-Дыт – р. Каргы – р. Шалаш –

р. Хорумнуг-Ой – р. Улаатай – р. Ирбитей – р. Харалыг-Хем – р. Б. Июс – Красноярск (12.05.2008 – 15.06.2008).

2.2. Методики и материалы

При изучении видового состава птиц и их экологии использовались общепринятые методики [Кузякин и др., 1958; Второв, Дроздов, 1960; Дроздов, Злотин, 1962; Кузякин, 1962; Merikallie, 1946; Japp, 1956; Наумов, 1963, 1965; Равкин, 1967; Дробялис, 1990; Савченко и др., 1996; Бибби и др., 2000]. Для видовой и подвидовой идентификации птиц использовались полевые сборы, коллекционные материалы зоологического музея КГПУ, Каталог орнитологической коллекции [Горелова и др., 2008] краеведческого музея г. Красноярск, краеведческого музея г. Кызыла. Определение птиц в природе осуществлялось визуально с помощью бинокля «Юкон» с переменным фокусным расстоянием и по голосам.

Видовое разнообразие птиц интразональных лесных сообществ и пространственная организация их населения в разных котловинах изучались, прежде всего, в стационарных условиях – учеты проводились на пробных площадках и трансектах, в ходе маршрутных учетов (пеших), а также во время рекогносцировочных экскурсий на ключевых участках автомобильных маршрутных экспедиций. Фиксировались местообитания, поведение птиц, места расположения и состояние содержимого гнезд, время, характер пребывания их в момент наблюдения. Координаты и высота над уровнем моря для всех встреч и гнездящихся пар фиксировались с помощью спутникового навигатора GPS-76. Полученные данные уже в полевых условиях заносились в компьютер (ноутбук), а в стационарных условиях обрабатывались в программе Arc View Gis 3.2 и наносились на снимок Landsat-7, имеющий географическую привязку [Баранов, Екимов, 2006].

На всех стационарах закладывались постоянные пробные площадки (от 3 до 5) длиной 2–3 км, в зависимости от разнообразия фитоценозов уремной растительности. Общая пло-

щадь пробных площадок на стационарах Минусинской котловины составила 2,1 км², Тувинской котловины – 1,1 км², в Убсунурской котловине на всех реках, где проводились учеты, их общая площадь составила 3,6 км², в Урэгнурской котловине в связи с резким изменением высоты над уровнем моря речной долины закладывались более 5 пробных площадок с общей площадью 4,8 км². Общая площадь всех пробных площадок составила 11,6 км². На пробных площадках учеты проводились многократно в течение одного весенне-летнего сезона и в разные годы. Учетные работы по выявлению численности птиц в интразональных лесных сообществах проводились два раза в сутки, как правило, в утреннее (с 6–8 до 10 часов) и вечернее (с 17 до 20 часов) время. В условиях Центральной Азии в связи с низкими температурами воздуха в раннее утреннее время для птиц характерна поздняя активность.

Ширина учетной полосы составляла: для воробьинообразных птиц – 50 м (25 + 25), околоводных – 100 м (50 + 50), хищных и сов – 200 м (100 + 100). Поскольку ширина уремной растительности в редких случаях превышала ширину учетной полосы для хищных птиц и сов, то в учетах захватывалась практически вся долина реки. При определении плотности населения хищных и сов проводилась экстраполяция учетных данных с пробной площадки на длину реки в пределах степной зоны.

Для выявления числа гнездящихся пар на стационарах проводились учеты методом сплошного прогона. Для этого использовалась группа из 5–6 человек. Кроме того, предпринимались разовые пешие учетные работы в уремных лесах различных котловин по многим другим рекам (ключевым участкам) во время проведения маршрутных автомобильных экспедиций.

В работе использовались суммарные результаты плотности населения отдельных видов птиц по учетным маршрутам (пробным площадкам и трансектам), общая протяженность которых составила: 300 км пеших и 890 км автомобильных. Для получения сравнимых индексов плотности населения птиц в различных межгорных котловинах количественные показатели численности (встречаемость) каждого вида пересчитыва-

лись на площадь 1 км², а для хищных птиц и сов – на 100 км². Для оценки обилия и степени доминантности отдельных видов птиц была использована шкала А.П. Кузюкина с соавторами [1958] (табл. 1).

Изучение основных аспектов экологии отдельных видов птиц проводилось по методике «Исследование продуктивности вида в пределах ареала» [1973] и методике 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.

Таблица 1

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

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

**Для хищных птиц использована эта же шкала с пересчетом на 100 км².*

Птицы, их гнездовые сооружения и содержимое гнезд фиксировались на цифровые фото- и видеокамеры. За период полевых исследований собраны обширные видеоматериалы по гнездовой биологии особо охраняемых видов птиц и типичных представителей интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири. На основе этих материалов подготовлены несколько учебных видеофильмов для студентов биологических специальностей.

При анализе видового состава птиц и выявлении степени сходства авифаун интразональных лесных сообществ различных подзон (межгорных котловин) использовался коэффициент общности, который рассчитывался по формуле П. Жакка-

ра: $K = \frac{c \times 100 \%}{a + b - c}$, где а и b – число видов в первой и второй котловинах соответственно, с – число общих видов для этих двух котловин, с последующей обработкой полученных данных с помощью кластерного анализа [Песенко, 1982].

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 процессе полевых научных исследований проводились биотехнические работы по регуляции численности врановых на территории гнездования горных гусей по долине р. Каргы в урочище Семигорки (Урэгнурская котловина). Здесь же были изготовлены и установлены несколько искусственных гнездовых сооружений для привлечения горных гусей.

В работе использованы фотографии авторов.

Названия видов, подвидов и их систематическое положение приведены по Л.С. Степаняну [1975; 1978; 1990; 2003], некоторые наименования семейств приняты по Каталогу птиц СССР [Иванов, 1976] и в работах А.А. Баранова [2007; 2012].

Глава 3. СТРУКТУРА АВИФАУНЫ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Авифауна интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири довольно разнообразна и представлена 178 видами птиц. Отмеченные на исследуемой территории виды принадлежат 16 отрядам и 42 семействам класса Aves (табл. 2 Приложение).

3.1. Видовой состав птиц интразональных лесных сообществ (уремных лесов) степных межгорных котловин

В видовом составе птиц уремных лесов качественно наиболее разнообразен отряд воробьинообразных птиц *Passeriformes* – 17 семейств (95 видов), это 52 % всей авифауны интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири. Внутри отряда *Passeriformes* наиболее разнообразны семейства славковые (*Sylvidae*) – 19, дроздовые (*Turdidae*) – 17 и вьюрковые (*Fringillidae*) – 14 видов. Далее по степени значимости следуют соколообразные *Falconiformes* – 3 семейства (17 видов) – 9,6 %; гусеобразные *Anseriformes* – 1 семейство (16 видов) – 9 %; ржанкообразные *Charadriiformes* – 4 семейства (14 видов) – 7,9 %; совообразные *Strigiformes* – 1 семейство (7 видов) – 4 %; дятлообразные *Piciformes* – 1 семейство (7 видов) – 4 %; аистообразные *Ciconiformes* – 3 семейства (4 вида) – 2,3 %; журавлеобразные *Gruiformes* – 2 семейства (4 вида) – 2,3 %. Остальные 8 отрядов птиц составляют вместе лишь 9,1 % (курообразные *Galliformes* – 2 семейства (3 вида); голубеобразные *Columbiformes* – 1 семейство (3 вида); кукушкообразные *Cuculiformes* – 1 семейство (2 вида); веслоногие *Pelecaniformes* – 1 семейство (1 вид); козодоеобразные *Caprimulgiformes* – 1 семейство (1 вид); стрижеобразные *Apodiformes* – 1 семейство (2 вида); ракшеобразные *Coraciiformes* – 1 семейство (1 вид);

удодообразные *Upuriformes* – 1 семейство (1 вид)) от общего числа зарегистрированных видов птиц интразональных лесных сообществ всех трёх межгорных котловин Алтае-Саянской горной области (рис. 9).

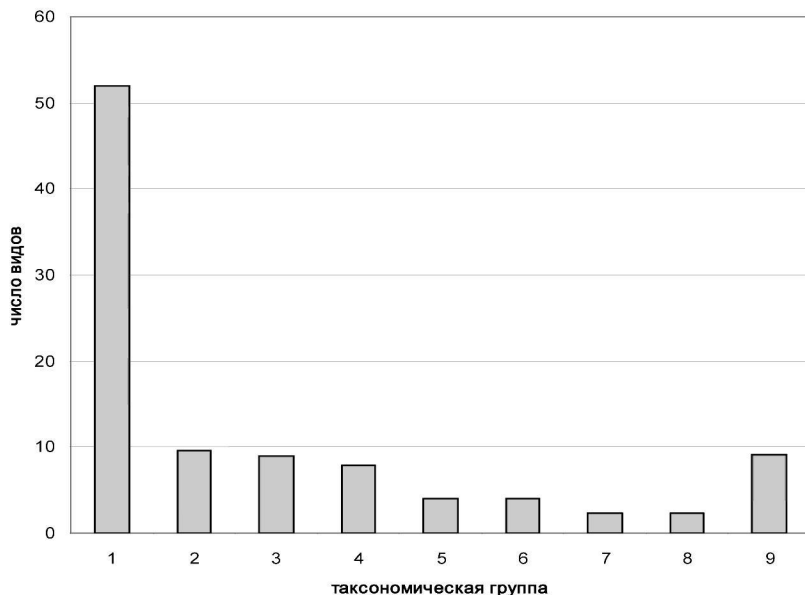


Рис. 9. Соотношение таксономических групп в авифауне интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири (%): 1 – *Passeriformes*, 2 – *Falconiformes*, 3 – *Anseriformes*, 4 – *Charadriiformes*, 5 – *Strigiformes*, 6 – *Piciformes*, 7 – *Ciconiformes*, 8 – *Gruiformes*, 9 – остальные 8 отрядов

Всего в условиях умеренных лесов на исследуемой территории гнездится 162 вида птиц, формирующих в разных межгорных котловинах различные по составу и плотности населения сообщества, которые при определенном сходстве видового разнообразия имеют некоторые различия.

В умеренных лесах Минусинской котловины отмечено 152 вида птиц, из них гнездится 133 (перелетные – 93, оседло-кочующие и частично зимующие – 40). Негнездящихся птиц (19

видов) по характеру пребывания можно подразделить на группы: пролетные – седоголовая овсянка, овсянка-крошка, овсянка ремез, корольковая пеночка, ястребиная сова, озерная чайка, длинноносый крохаль; встречающиеся летом, но размножение не доказано – горный гусь, фифи, вяхирь, клинтух; регулярно залетные виды – колпица, кедровка; зимующие – длиннохвостая неясыть, филин, обыкновенный клёст. В пределах Минусинской котловины по умерной растительности обитают такие виды, как хохлатый осоед, кулик-сорока, сизая чайка, бородачатая неясыть, обыкновенный зимородок, седой дятел, сойка, грач, певчий сверчок, пятнистый сверчок, камышевка-барсучок, садовая камышевка, болотная камышевка, садовая славка, пеночка-весничка, толстоклювая пеночка, мухоловка-пеструшка, сибирская мухоловка, луговой чекан, обыкновенный соловей, чиж, черноголовый щегол, обыкновенный дубонос, которые не гнездятся в других межгорных депрессиях.

Умерная растительность Тувинской котловины представлена 108 гнездящимися из 133 отмеченных видов. Негнездящихся птиц (25 видов) по характеру пребывания можно подразделить на группы: пролетные – горный гусь, скопа, озерная чайка, сизая чайка, речная крачка, ястребиная сова, галка, грач, оливковый дрозд, чернозобый дрозд, белая трясогузка; встречающиеся летом, но размножение не доказано – лебедь-кликун, большой подорлик; регулярно залетные – большой баклан, колпица, сухонос, сапсан. Обыкновенный ремез и обыкновенная чечетка найдены на гнездовье по умерной растительности только в данной котловине.

Специфические условия умерной растительности Убсунурской котловины привлекают на гнездование 119 видов из 139 (37% от авифауны всей Убсунурской котловины) [Забелин, 1993; Забелин и др., 1999; Озерская, 2005]. Негнездящиеся птицы (20 видов) по характеру пребывания подразделяются на группы: пролетные – скопа, сизая чайка, вяхирь, ястребиная сова, грач, оливковый дрозд, чернозобый дрозд; встречающиеся летом, но размножение не доказано – хохлатый осоед, могильник; регулярно залетный вид – сапсан. Характерными представителями

этой котловины являются – большой баклан, колпица, большая выпь, серый гусь, сухонос, лебедь-кликун, широконосок, длинноносый крохаль, орлан-белохвост, травник, индийская камышевка, корольковая пеночка, полярная овсянка (*E. pallasi lydiae*), которые в настоящее время в интразональных лесных сообществах других межгорных котловин не гнездятся.

В горных опустыненных степях Урэгнурской котловины уремные леса крайне бедны и однообразны, в связи с чем здесь обнаружены на гнездовье только 58 видов из 79 выявленных на данной территории. Негнездящиеся птицы представлены 21 видом. По характеру пребывания их можно подразделить на группы: пролетные – лебедь-кликун, вяхирь, клинтух, пестрый и сибирский дрозд, зяблик, обыкновенная чечевица; встречающиеся летом, но размножение не доказано – степная пустельга; регулярно залетный вид – большой баклан. Характерными только для Урэгнурской котловины являются горная чечетка, которая освоила кустарники в поймах рек, а также горный конёк и полярная овсянка (*Emberiza pallasi pallasi*), предпочитающие открытые увлажнённые пойменные участки среднегорья.

При некоторой общности и сходстве видового состава птиц уремной растительности Средней Сибири существуют определённые различия его в разных котловинах. Процесс опустынивания зональных степей с севера на юг определённым образом влияет на состояние фитоценозов и фауны птиц интразональных лесных сообществ в различных степных котловинах. Самый высокий уровень сходства авифауны (гнездящихся видов) интразональных лесных сообществ свойственен Тувинской и Убсунурской котловинам, коэффициент общности фаун которых равен 71,9 %. На их территории в условиях уремных лесов обитают 92 общих вида птиц. Не менее высокий уровень сходства фаун характерен для Тувинской и Минусинской котловин – коэффициент общности 66,9 % и 95 общих видов (табл. 3). Авифауна уремных лесов Тувинской котловины занимает переходное положение между типичными степями, расположенными севернее Саян, и пустынными степями КБО Монголии. Здесь подходящие условия находят многие сибирские и мон-

гольские элементы фауны. Наименьшим сходством с другими котловинами обладает фауна умеренных лесов Урэгнурской котловины – 33,3 % с Минусинской, 45,5 % с Тувинской и 47,4 % с Убсунурской. Это определяется географическим положением котловины, высотой над уровнем моря и обеднённым составом фитоценозов.

Таблица 3

Уровень сходства авифауны (гнездящиеся виды) интразональных лесных сообществ разных межгорных котловин (подзон) степной зоны Средней Сибири (по коэффициенту Жаккара)

Наименование межгорных котловин	Коэффициент общности фауны (%) / число видов птиц, общих для двух сравниваемых участков			
	Минусинская (типичные степи)	Тувинская (сухие степи)	Убсунурская (полупустыни)	Урэгнурская (горные степи)
Минусинская	0	66,9 / 95	58,1 / 90	33,3 / 47
Тувинская	66,9 / 95	0	71,9 / 92	45,5 / 51
Убсунурская	58,1 / 90	71,9 / 92	0	47,4 / 55
Урэгнурская	33,3 / 47	45,5 / 51	47,4 / 55	0

Характерными стенотопными формами интразональных лесных сообществ (умеренных лесов) Средней Сибири являются: обыкновенный ремез (*Remiz pendulinus stoliczkae*), сплюшка (*Otus scops pulchellus*), орёл-карлик (*Hieraetus pennatus milvoides*), урагус (*Uragus sibiricus*), черныш (*Tringa ochropus*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca sibirica*),

серая мухоловка (*Muscicapa striata neumanni*), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus*), белая лазоревка (*Parus cyanus yensiseensis*), ушастая сова (*Asio otus*), вертишейка (*Jynx torquilla chinensis*). Такие виды, как кулик-сорока (*Haematopus ostralegus longipes*), перевозчик (*Actitis hypoleucos*), обыкновенный зимородок (*Alcedo atthis*), малый дятел (*Dendrocopos minor kamtschatkensis*), горная трясогузка (*Motacilla cinerea melanope*), дубровник (*Emberiza aureola*), береговая ласточка (*Riparia riparia*), не связаны напрямую с умеренной растительностью, тем не менее приурочены к пойменным местобитаниям и вне речных долин не встречаются. Горный гусь (*Eulabeia indica*), сухонос (*Cygnopsis cygnoides*), скопа (*Pandion haliaetus*), чёрный коршун (*Milvus migrans lineatus*), перепелятник (*Accipiter nisus nisosimilis*), сизая чайка (*Larus camus heinei*), большая горлица (*Streptopelia orientalis meena*), лесной дупель (*Gallinago megala*), даурская галка (*Corvus dauuricus*), деряба (*Turdus viscivorus bonapartei*), лесной конёк (*Antchus trivialis*), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*), соловей-красношейка (*Luscinia calliope*), варакушка (*Luscinia svecica svecica*), красноухая овсянка (*Emberiza cioides tarbagataica*) могут изредка встречаться в других биотопах, но в условиях степной зоны предпочитают интразональные лесные сообщества.

3.2. Генезис авифауны интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири

Поскольку межгорные котловины находятся в центре Евразийского континента и, более того, на стыке трёх подобластей Палеарктики, авифауна их 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 интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири.

Для выделения авифаунистических комплексов умеренной растительности было взято за основу орнитогеографическое

деление Палеарктики Б.К. Штегмана [1938] с некоторыми коррективами, предложенными А.А. Барановым [2007; 2012].

Межгорные котловины являются своего рода «мостом» для взаимопроникновения и смешения основных составляющих авифауны южной части Средней Сибири, т. е. представителей европейской, сибирской и монгольской фаун [Баранов, Воронина, 2006]. Соотношение представителей этих авифаунистических комплексов в видовом составе и населении интразональных лесных сообществ разных межгорных котловин различно.

В Минусинской котловине доминирующими в составе авифауны являются представители европейского (Е) типа – 34 вида, сибирского (СИБ) – 24, транспалеаркты (ТП) – 23. Широко распространённые (ШИР) – 15, голарктические (ГОЛ) – 10, монгольские (М) – лишь 9, китайские (К) – 8, европейско-китайские (Е-К) – 5 имеют подчинительное значение.

Аналогичная ситуация складывается в Тувинской котловине, но доминирующее положение занимают транспалеаркты (ТП) – 23 вида, элементы других типов авифауны располагаются в следующей последовательности: Е – 22, СИБ – 17, ШИР – 12, М – 11, ГОЛ – 9, К – 7, Е-К – 3 вида.

В Убсунурской котловине доминируют элементы этих же трех авифаунистических комплексов: ТП – 28, Е – 20, СИБ – 18, но существенную роль в видовом составе птиц играют представители монгольского типа фауны – 13 видов, подчиненное положение занимают: ШИР – 11, ГОЛ – 10 и К – 8 видов. Только в Убсунурской котловине в составе птиц умерной растительности отмечаются представители тибетского (1 вид) и средиземноморского (1 вид) типов фауны.

В Урэгнурской котловине одно из доминирующих мест занимают представители монгольского типа фауны – 11 видов, однако лидирующее положение по-прежнему остается за транспалеарктическими – 12 и европейскими формами – 12. Элементы остальных фаунистических комплексов составляют: сибирские – 7, широко распространённые – 6, голарктические – 5, китайские – 4, европейско-китайские – 2 вида (рис. 10).

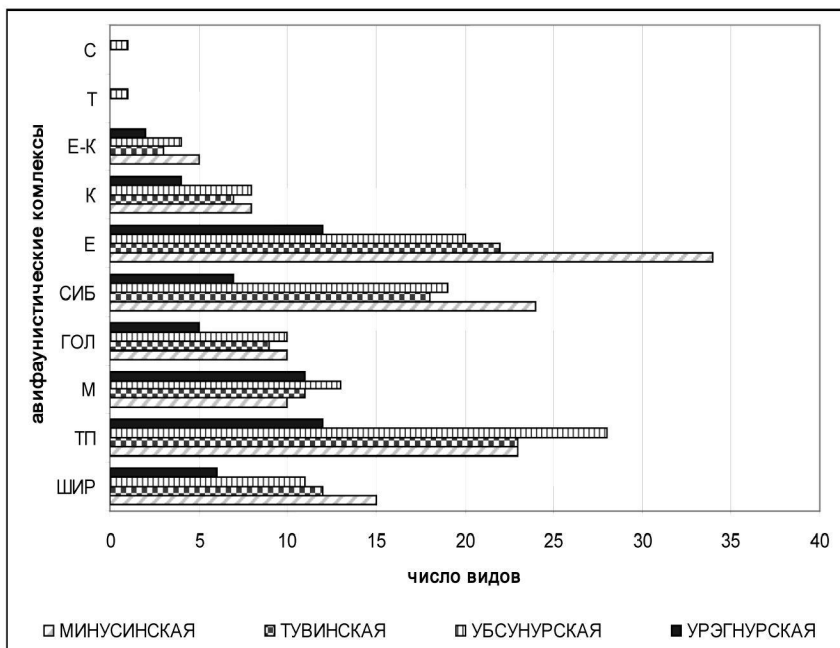


Рис. 10. Элементы авифаунистических комплексов в видовом составе птиц интразональных лесных сообществ зональных степей (межгорных котловин) Средней Сибири. Тип фауны по Б.К. Штегману (1938) с дополнениями [Баранов, 2007; 2012]:

СИБ – сибирский, М – монгольский, ШИР – широкораспространенный, Т – тибетский, ГОЛ – голарктический, ТП – транспалеарктический, Е – европейский, Е-К – европейско-китайский, К – китайский, С – средиземноморский

Таким образом, основу видового разнообразия птиц интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири составляют элементы транспалеарктического, европейского и сибирского авифаунистических комплексов. Они занимают доминирующее положение в видовом составе птиц во всех межгорных котловинах. В самой северной Минусинской впадине на их долю приходится более 63 %, в Тувинской и Убсунурской котловине они составляют около 60 % видового

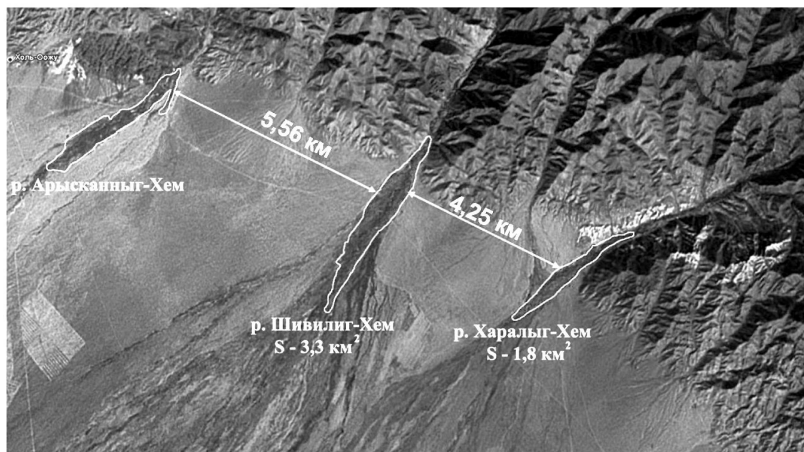
го разнообразия и лишь в Урэгнурской межгорной котловине представители сибирского типа фауны играют подчиненную роль. Тем не менее здесь на их долю приходится более 52 % видового разнообразия.

В заключение следует отметить, что для интразональных лесных сообществ межгорных котловин зональных степей Средней Сибири характерен очень высокий уровень видового разнообразия птиц и смешанный состав сообществ. При незначительных площадях интразональных лесных сообществ (2–3 % от общей площади зональных степей) биологическое разнообразие птиц в умерных лесах составляет 37,8 % от всей авифауны Алтай-Саянского экорегиона [Баранов, Воронина, 2006; Баранов, 2007, 2012] и 22,4 % от общего числа видов России [Степанян, 2003; Коблик и др., 2006].

На небольших по площади территориях находят подходящие условия формы птиц самых различных экологических потребностей. Это связано с высокой экологической емкостью местообитаний интразональных лесных сообществ, определяемой биотопической разнородностью и высоким уровнем трофической базы, не только в долинах рек, но и на близлежащих степных территориях, которые широко используются как кормовые угодья птицами, обитающими в умерных лесах. Немаловажное значение для формирования высокого уровня биоразнообразия птиц интразональных лесных сообществ имеет географическое положение региона в центре Евразийского материка на стыке трёх подобластей Палеарктики, в связи с чем его основу составляют элементы сибирского, европейского и монгольского авифаунистических комплексов.

Глава 4. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Лесная растительность, протянувшаяся узкими полосами вдоль русел рек в степях и полупустынях Средней Сибири, – характерное явление данной зоны. Интразональные лесные сообщества представляют собой определенного рода экологические изоляты. Термин «изолят» обычно используется для обозначения любой дискретной экологической единицы, которая обособлена от других подобных единиц. Изолят может быть представлен обособленной группой растительности, например, в условиях зональных степей, таковой является пойменная растительность степей и полупустынь Средней Сибири. В данном случае мы говорим об экологических сообществах с отчётливо выраженными границами (рис. 11).



*Рис. 11. Изоляты умеренной растительности
в поймах рек южного шлейфа хребта Восточный Танну-Ола –
дискретные экологические единицы*

Привлекательность экологии изолятов такого типа растительности и животного населения в значительной мере обусловлена возможностью количественно измерять дискретные экологические единицы, которые имеют физические и биологические свойства, поддающиеся определению. В частности, изоляты интразональной лесной растительности, поскольку в них определены границы, могут быть описаны такими характеристиками, как площадь, расстояние от других местообитаний или аналогичных изолятов, а также таксономический состав и структура населения птиц. Именно эти свойства и представляют первоочередной интерес для биолога, поскольку на них прямо воздействуют утрата и фрагментация местообитаний, например, в результате бесконтрольной рубки деревьев и кустарников в поймах рек, и перевыпас домашнего скота в пойменно-луговых местообитаниях.

Преобладающий тип растительности по долинам рек в условиях степи – тополевые, березовые и тополево-березовые леса, иногда с примесью хвойных пород (лиственница, ель), с хорошо развитым кустарниковым ярусом и пойменными лугами, чередующимися открытыми остепнёнными пространствами с песчано-галечниковыми участками.

Чем сложнее структура растительности пойм, тем больше в ней разного рода мест обитаний, выше плотность населения птиц, разнообразнее их видовой состав. Существенное значение имеет возраст насаждений с большим или меньшим развитием дупел и других естественных убежищ. Под влиянием сомкнутости древесно-кустарниковой растительности, препятствующей проникновению солнечных лучей, а вместе с тем ограничивающей излучение тепла, в летние месяцы температура здесь в среднем несколько ниже, но ровнее. В зимнее время температура на несколько градусов выше, чем на открытых пространствах. Высокими термоизолирующими свойствами обладает лесная подстилка. Опавшая листва тополя и лиственницы образует довольно часто среди густых кустарников нечто

вроде «навесов», крыш из листьев и сучьев. Здесь в гнездовой период находят убежища и места для устройства гнёзд многие виды, а в зимний период скапливается на ночлег большое количество птиц. Эти особенности микроклимата пойм обеспечивают достаточно стабильную плотность населения птиц во все периоды года, хотя качественная структура этой экологической группировки подвержена значительным сезонным изменениям.

Изучение распределения плотности населения птиц проводилось на ландшафтной основе в интразональных лесных сообществах межгорных котловин Алтай-Саянского экорегиона с использованием космических снимков и спутниковых навигаторов GPS. Обследованию подлежали характерные типы урочищ умерной растительности и элементы ландшафта антропогенного происхождения. Исследование урочищ осуществлялось с учетом их площадей, высоты над уровнем моря, растительного покрова, динамики видового состава и плотности населения птиц в различные по водности годы. Население птиц поймы рассматривалось как функциональная система, элементами которой являются экологические группировки (орнитокомплексы) урочищ как совокупность популяций всех видов птиц, характерных для ландшафтного подразделения.

4.1. Структура населения птиц умерных лесов Минусинской котловины

Степи Минусинской котловины расположены в основном на высотах от 240 до 500 м над уровнем моря и носят ярко выраженный островной характер в связи с разделением её невысокими хребтами и кряжами на второстепенные котловины. Они расчленены довольно густой речной сетью, которая относится к бассейну Енисея. В засушливом левобережье реки в летний период мелеют, местами пересыхают и иногда не доносят своих вод до главной реки. Поймы рр. Белый и Черный Июс, на

территории которых в основном проводились учётные работы, повсеместно образуют многочисленные протоки и острова (*цветная вкладка*, рис.12).

Растительность неоднородна, значительно участие древесных пород, включает травянисто-тополево-березовые леса, заболоченные пойменные участки с ивняками, небольшими полянами и отдельными лиственницами, местами березовые заросли. Широкое развитие имеют кустарниковый ярус из черемухи, спиреи, шиповника, калины, красной смородиной и пойменные заливные луга. Местами образуются песчаные и галечниковые косы. Почвенный покров развит слабо и представлен аллювиальными отложениями с близким залеганием галечника.

Характерной чертой речных долин Минусинской котловины является ежегодное затопление в результате весенних паводков, в связи с чем повсеместно образуются наносы гниющего топляка и мусора. Наиболее часто встречаемым типом растительности является разнотравное высокотравье с колками таволги, шиповника и отдельно стоящими березами. На некоторых участках присутствуют лишайники и мхи. Подстилка представлена многолетними слоями опавших листьев, ветвями деревьев и местами хвоей.

Таким образом, умеренная растительность Минусинской котловины довольно разнообразна, с ярко выраженной мозаичностью биотопов и существенно отличается по экологическим условиям от других котловин, что сказывается на формировании здесь птичьего населения. Всего в интразональных лесных сообществах Минусинской котловины выявлено пребывание 152 видов птиц (133 вида – гнездящиеся), что составляет 73,1 % от видового состава котловины и 40,2 % от состава авифауны Алтай-Саянского экорегиона [Баранов, 2007, 2012]. Общая плотность летнего населения умеренных лесов Минусинской котловины составляет 1785,5 особей/км² (табл. 4).

Таблица 4

Структура населения птиц интразональных лесных сообществ Минусинской котловины
(поймы рр. Черный Июс, Белый Июс, май – июнь 2007–2008 гг.)

№ п/п	Название вида	Встречаемость (особей)	Индекс плотности (особей/км ²)
1	2	3	4
Фоновый состав населения птиц (многочисленные и обычные виды)			
1	Полевой воробей	67	134
2	Лесной конек	52	102
3	Рябинник	49	98
4	Грач	47	94
5	Обыкновенная овсянка	46	92
6	Желтая трясогузка	41	82
7	Черная ворона	41	82
8	Зяблик	36	72
9	Сорока	36	72
10	Обыкновенный скворец	28	56
11	Обыкновенная чечевица	27	54
12	Обыкновенная иволга	25	50
13	Белая лазоревка	22	44
14	Белошапочная овсянка	18	36
15	Соловей-красношейка	18	36
16	Большая синица	17	34
17	Обыкновенный поползень	16	32
18	Пеночка-теньковка	13	26
19	Обыкновенная горихвостка	12	24
20	Обыкновенный сверчок	12	24

Продолжение табл. 4

1	2	3	4
21	Степной конек	12	24
22	Черноголовый чекан	13	23
23	Маскированная трясогузка	11	22
24	Садовая камышевка	11	22
25	Седоголовый щегол	11	22
26	Малый дятел	9	18
27	Серая мухоловка	9	18
28	Дубровник	8	16
29	Пестрый дятел	8	16
30	Толстоклювая пеночка	8	16
31	Буроголовая гаичка	7	14
32	Длиннохвостый снегирь	6	12
33	Домовый воробей	6	12
34	Обыкновенная кукушка	6	12
35	Северная бормотушка	6	12
36	Белоспинный дятел	5	10
37	Вертишейка	5	10
38	Певчий дрозд	5	10
39	Пеночка-зарничка	5	10
40	Садовая овсянка	5	10
41	Сизая чайка	10	9,1
42	Перевозчик	9	8,2
43	Варакушка	4	8
44	Горная трясогузка	4	8
45	Длиннохвостая синица	4	8
46	Желна	4	8
47	Краснозобый дрозд	4	8
48	Мухоловка-пеструшка	4	8
49	Перепел	4	8

Продолжение табл. 4

1	2	3	4
50	Славка-завирушка	4	8
51	Степной конек	4	8
52	Удод	4	8
53	Черноголовая гаичка	4	8
54	Черный стриж	4	8
55	Белобровик	4	8
56	Лесной дупель	7	6,4
57	Черныш	7	6,4
58	Большая горлица	3	6
59	Кряква	6	5,5
60	Чибис	6	5,5
61	Большой кроншнеп	6	5,4
62	Коростель	6	5,4
63	Большой крохаль	5	4,5
64	Речная крачка	5	4,5
65	Галка	2	4
66	Глухая кукушка	2	4
67	Красноухая овсянка	2	4
68	Обыкновенный зимородок	2	4
69	Ушастая сова	8	3,8
70	Обыкновенный гоголь	4	3,6
71	Серая цапля	4	3,6
72	Огарь	3	2,7
73	Малый зуек	2	1,8
74	Бекас	2	1,8
75	Болотная сова	2	0,9
76	Обыкновенная пустельга	21	0,2*
77	Черный коршун	25	0,2*
78	Красавка	15	0,1*

Окончание табл. 4

1	2	3	4
79	Полевой лунь	15	0,1*
80	Канюк	6	0,06*
81	Чеглок	6	0,06*
82	Могильник	4	0,04*
83	Хохлатый осоед	4	0,04*
84	Балобан	2	0,02*
85	Перепелятник	2	0,02*
86	Черный аист	2	0,02*
Редкие – всего 35 видов <i>(0,1–0,9 ос./км²; общий индекс плотности – 26,8 ос./км²)</i>			
<p>деряба, желтоголовая трясогузка, камышевка-барсучок, обыкновенный козодой, коноплянка, красноголовая чернеть, луговой чекан, малая мухоловка, московка, обыкновенная каменка, оливковый дрозд, певчий сверчок, пеночка-весничка, пятнистый сверчок, садовая славка, седой дятел, серая славка, серая утка, сибирский жулан, тетерев, черноголовый щегол, чернозобый дрозд, чиж, чирок-свистунок, чирок-трескунок, шилохвость, болотная камышевка, обыкновенный дубонос, толстоклювая камышевка, мохноногий курганник, орел-карлик, сапсан, тетереватник, большой подорлик, дербник</p>			
Очень редкие – всего 8 видов <i>(менее 0,1 ос./км²; индекс плотности – 0,72 ос./км²)</i>			
<p>бородатая куропатка, камышница, кулик-сорока, лысуха, обыкновенный соловей, обыкновенная пищуха, сибирская мухоловка, сойка</p>			
ВСЕГО			1785,5

* Индекс плотности пересчитан на площадь 107,5 км².

Фоновый состав населения представлен многочисленными и обычными видами (всего 86 видов). Они и являются основной составляющей в структуре населения птиц Минусинской котловины с общей плотностью 1758 ос./км². Редкие и очень редкие птицы представлены 43 видами с плотностью 27,5 ос./км². Птицы с плотностью населения свыше 10 ос./км² в разных вариантах умерной растительности представлены 35 видами, которые

составляют ядро населения: полевой воробей (134 ос./км²), лесной конек (102 ос./км²), рябинник (98 ос./км²), грач (94 ос./км²), обыкновенная овсянка (92 ос./км²), желтая трясогузка (82 ос./км²), черная ворона (82 ос./км²), зяблик (72 ос./км²), сорока (72 ос./км²), обыкновенный скворец (56 ос./км²), обыкновенная чечевица (54 ос./км²), обыкновенная иволга (50 ос./км²), белая лазоревка (44 ос./км²), белошапочная овсянка (36 ос./км²), соловей-красношейка (36 ос./км²), большая синица (34 ос./км²), обыкновенный поползень (32 ос./км²), пеночка-теньковка (26 ос./км²), обыкновенная горихвостка (24 ос./км²), обыкновенный сверчок (24 ос./км²), степной конек (24 ос./км²), черноголовый чекан (23 ос./км²), маскированная трясогузка (22 ос./км²), садовая камышевка (22 ос./км²), седоголовый щегол (22 ос./км²), малый дятел (18 ос./км²), серая мухоловка (18 ос./км²), дубровник (16 ос./км²), пестрый дятел (16 ос./км²), толстоклювая пеночка (16 ос./км²), буроголовая гаичка (14 ос./км²), длиннохвостый снегирь (12 ос./км²), домовый воробей (12 ос./км²), обыкновенная кукушка (12 ос./км²), северная бормотушка (12 ос./км²) – это 84,2 % от общей плотности населения уремных лесов Минусинской котловины.

4.2. Структура населения птиц уремных лесов Тувинской котловины

Центрально-Тувинская впадина несколько приподнята в сравнении с Минусинской и расположена на высотах 550–850 м над уровнем моря, на ней распространены преимущественно сухие и опустыненные степи [Калинина, 1957; Горшкова, Зверева, 1982; Намзалов, Королюк, 1991]. Большие и малые речные долины являются характерным элементом ландшафта Тувинской котловины. Долины рек, как правило, заняты лесами из тополя лавролистного, который проникает в горно-лесной пояс до высоты 1400–1450 м, на южном макросклоне поднимается до 1650 м [Коропачинский, 1966]. Топольевые леса распространены в пойме главной реки котловины (Улуг-Хем) на многочисленных островах, прирусловой и частично центральной пойме. Под их негустым

пологом развивается богатый в видовом отношении и густой травостой, используемый для сенокосения. Древостой тополевых лесов имеет сомкнутость от 0,2 до 0,4, средняя высота деревьев – 20–25 м, диаметр – 15–40 см. Подрост и возобновление выражены слабо. В негустом подлеске встречаются черёмуха, шиповник, ивы, боярышник, кизильник черноплодный. Травостой таких лесов полидоминантный бобово-разнотравно-злаковый. Покрытие – 85–100 %, задернованность – 8–10 % [Мальцева, 1982].

В долине р. Чадан преобладает лиственничная лесная формация, совсем мало берёзовых лесов и отдельными небольшими участками встречаются еловые и тополевые леса. По пойме широко развиты луговая растительность и остепнённые участки с галечниково-песчаными косами. В долине р. Хадын основной лесобразующей породой является берёза мелколистная и также хорошо развита луговая растительность, чередующаяся солончаковыми участками, особенно часто встречающимися в устьевой части.

В предгорных поймах рек тополь лавролистный, как правило, образует чистый древостой с подлеском из различных видов: *Salix*, *Padus racemosa*, *Myricaria dahurica*, *Caragana bungei*, *C. spinosa*. В горных поймах тополь чаще всего встречается вместе с *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Betula pendula*, *B. microphylla*. В подлеске часто встречается *Caragana arborescens*, *C. bungei*, *C. spinosa*, *Dasiphora fruticosa*. В более широких и ровных местах долин распространены также чистые тополевые леса с разнотравным покровом и подлеском, в основном из караганы колючей.

Таким образом, уремная растительность Тувинской котловины более однообразна со значительно слабее развитым травянистым покровом и характеризуется проникновением в них степных ассоциаций. Она существенно отличается по экологическим условиям от интразональных лесных сообществ Минусинской котловины, что накладывает отпечаток на формирование более бедного населения птиц. Всего в уремных лесах Тувинской котловины выявлено пребывание 133 видов (108 – гнездящиеся) птиц с общей плотностью населения 875,3 ос./км² (табл. 5).

Таблица 5

Структура населения птиц интразональных лесных сообществ Тувинской котловины (поймы рр. Хадын, Улуг-Хем, Хендергей, май – июнь 2003–2008 гг.)

№ п/п	Название вида	Встречаемость (особей)	Индекс плотности (особей/км ²)
1	2	3	4
Фоновый состав населения птиц (многочисленные и обычные виды)			
1	Славка-завирушка	21	70
2	Северная бормотушка	16	53,3
3	Пеночка-теньковка	15	50
4	Серая мухоловка	14	46,7
5	Обыкновенная горихвостка	12	40
6	Обыкновенный сверчок	12	40
7	Обыкновенный скворец	12	40
8	Полевой воробей	12	40
9	Седоголовый щегол	12	40
10	Черноголовая гаичка	10	33,3
11	Маскированная трясогузка	8	26,7
12	Черный стриж	8	26,7
13	Даурская галка	6	20
14	Лесной конек	6	20
15	Желтая трясогузка	5	16,7
16	Черноголовый чекан	5	16,7
17	Погоныш	8	16
18	Малый дятел	4	13,3
19	Пестрый дятел	4	13,3
20	Черная ворона	4	13,3

Продолжение табл. 5

1	2	3	4
21	Белоспинный дятел	3	10
22	Белошапочная овсянка	3	10
23	Буроголовая гаичка	3	10
24	Пеночка-зарничка	3	10
25	Степной конек	3	10
26	Бекас	4	8
27	Малый зуек	4	8
28	Обыкновенный гоголь	4	8
29	Черныш	4	8
30	Сплюшка	8	7,3
31	Белая лазоревка	2	6,7
32	Большая синица	2	6,7
33	Варакушка	2	6,7
34	Вертишейка	2	6,7
35	Деряба	2	6,7
36	Длиннохвостый снегирь	2	6,7
37	Дубровник	2	6,7
38	Зяблик	2	6,7
39	Малая мухоловка	2	6,7
40	Сорока	2	6,7
41	Удод	2	6,7
42	Обыкновенная чечевица	2	6,7
43	Бородатая куропатка	2	6,7
44	Лесной дупель	2	6,7
45	Большая горлица	3	6
46	Чибис	3	6
47	Ушастая сова	6	5,4
48	Перевозчик	2	4
49	Обыкновенный козодой	2	4
50	Фифи	2	4

Окончание табл. 5

1	2	3	4
51	Обыкновенная кукушка	1	3,3
52	Огарь	1	2
53	Болотная сова	2	1,8
54	Черный коршун*	21	0,2**
55	Обыкновенная пустельга*	32	0,3**
Редкие – всего 20 видов (0,1–0,9 ос./км ² ; общий индекс плотности – 17,7 ос./км ²)			
обыкновенный ремез, обыкновенный сорокопут, серая славка, сибирский жулан, горная трясогузка, длиннохвостая синица, желтоголовая трясогузка, зеленая пеночка, краснозобый дрозд, московка, обыкновенная каменка, обыкновенная овсянка, обыкновенный поползень, певчий дрозд, полевой жаворонок, садовая овсянка, соловей-красношейка, толстоклювая камышевка, ястребиная славка, красноголовая чернеть			
Очень редкие – всего 28 видов (менее 0,1 ос./км ² ; индекс плотности – 1,5 ос./км ²)			
большой кроншнеп, большой крохаль, глухая кукушка, желна, коростель, кряква, лысуха, перепел, рябинник, серая утка, серая цапля, чирок-свистунок, чирок-трескунок, шилохвость, мохноногий курганник, чеглок, красавка, орел-карлик, перепелятник, полевой лунь, тетерев, черный аист, могильник, балобан, дербник, обыкновенный канюк, степная пустельга, тетеревиный			
ВСЕГО			875,3

* Встречаемость вида на маршруте в 232 км.

** Индекс плотности рассчитан на площадь 116 км².

Это составляет 79,9 % всего видового состава Тувинской котловины и 34,7 % авифауны Алтай-Саянского экорегиона. Фон птичьего населения представлен многочисленными и обычными видами (всего 55 видов). Они и являются основной составляющей в структуре населения птиц Тувинской котловины – 856,1 ос./км². Это преимущественно кустарниковые и дендрофильные формы, из которых 18 видов являются дуплогнездяками. Большое значение в населении играют хищные птицы – чёрный коршун, обыкновенная пустельга, ушастая и болотная сова.

Редкие и очень редкие птицы представлены 48 видами с общей плотностью 19,2 ос./км². Тем не менее их роль в биоценозах уремных лесов велика.

Птицы с плотностью населения свыше 10 ос./км² в разных вариантах уремной растительности котловины представлены 20 видами, составляющими ядро населения, – 636 ос./км²: славка-завирушка (70 ос./км²), северная бормотушка (53,3 ос./км²), пеночка-теньковка (50 ос./км²), серая мухоловка (46,7 ос./км²), обыкновенная горихвостка (40 ос./км²), обыкновенный сверчок (40 ос./км²), обыкновенный скворец (40 ос./км²), полевой воробей (40 ос./км²), седоголовый щегол (40 ос./км²), черноголовая гаичка (33,3 ос./км²), маскированная трясогузка (26,7 ос./км²), черный стриж (26,7 ос./км²), даурская галка (20 ос./км²), лесной конек (20 ос./км²), желтая трясогузка (16,7 ос./км²), черноголовый чекан (16,7 ос./км²), погоньш (16 ос./км²), малый дятел (13,3 ос./км²), пестрый дятел (13,3 ос./км²), черная ворона (13,3 ос./км²) – это 72,7 % от общей плотности населения уремных лесов Тувинской котловины.

4.3. Структура населения птиц уремных лесов Убсунурской котловины

Уремные леса Убсунурской котловины имеют характерный ярус древесной растительности, представленный либо одним тополем лавролистным, либо с примесью берёзы мелколистной и лиственницы сибирской, протянувшейся узкой полосой вдоль поймы рек (*цветная вкладка*, рис. 13 а, б).

Наиболее крупные деревья (высотой 28–30 м) встречаются в верхней части речных долин. Занимают эти леса в основном пойму и редко – первую надпойменную террасу на аллювиальных и песчаных почвах, поэтому среди них довольно обычны прибрежные заросли ивняка (ивы сибирская, Ледебура, сухолюбивая). Уремные леса обычно окаймляются узкой полосой караганы колючей высотой до 2-х м и более, иногда образующей сплошные заросли в виде стены. Травостой здесь разрежённый, с покрытием 50–60 %. По р. Тес-

Хем, кроме того, распространена облепиха, которая образует густые заросли на больших площадях. На правых притоках р. Тес-Хем процент древостоя берёзы мелколистной увеличивается, иногда она образует рощицы. Почти для всех уремных лесов характерно присутствие чиевой степи, которая окаймляет узкой полосой пойму, занимая солонцеватые почвы.

Особенностью уремной растительности Убсунурской котловины является развитие обширных тростниковых займищ с отдельно стоящими деревьями и кустарниками из облепихи и ивняков, которые распространены, как правило, в нижнем течении рек бассейна оз. Убсу-Нур и физиономически очень сходны с тугаями Средней Азии. Всё это создаёт высокую мозаичность мест обитания и благоприятные условия для гнездования разнообразных птиц водно-болотного комплекса (*цветная кладка*, рис. 14).

Таким образом, уремная растительность Убсунурской котловины имеет целый ряд особенностей, свойственных КБО Монголии, и своеобразный видовой состав птиц, на который оказывают сильное влияние зональные условия. Выявлено гнездование 119 видов птиц (139 отмечено) – это 57,7 % от видового состава гнездящихся в котловине (в пределах России) птиц [Баранов, 2007, 2012]. Средний показатель общей плотности населения здесь составлял 678,7 ос./км², что соответствует приведённому ранее данным по Убсунурской котловине – 676,2 ос./км² [Озерская, 2008].

Основной фон животного населения составляют многочисленные и обычные виды (всего 62 вида). Они и являются основной составляющей в структуре населения птиц Убсунурской котловины (660,9 ос./км²). Это крайне разнообразные по экологическим предпочтениям виды. Редкие и очень редкие птицы представлены 58 видами с общей плотностью 17,8 ос./км² (табл. 6).

Таблица 6

Структура населения птиц в интразональных лесных сообществах Убсунурской котловины
(поймы рр. Тес-Хем, Теректиг-Хем, Ирбитей, Шалаш, Улаатай, Харалыг-Хем, май – июнь 2003–2008 гг.)

№ п/п	Название вида	Встречаемость (особей)	Индекс плотности (особей/км ²)
1	2	3	4
Фоновый состав населения птиц (многочисленные и обычные виды)			
1	Серая мухоловка	73	69
2	Пеночка-зарничка	38	42,2
3	Обыкновенная чечевица	31	34,4
4	Седоголовый щегол	30	33,3
5	Садовая овсянка	27	30
6	Рыжехвостый жулан	25	27,8
7	Обыкновенная горихвостка	24	26,6
8	Деряба	22	24,4
9	Лесной конек	20	22,2
10	Северная бормотушка	16	17,7
11	Полевой воробей	15	16,7
12	Славка-завирушка	15	16,7
13	Буроголовая гаичка	14	15,5
14	Желтая трясогузка (<i>M.f. leucosephala</i>)	14	15,5
15	Пеночка-теньковка	14	15,5
16	Зяблик	13	14,4
17	Маскированная трясогузка	12	13,3
18	Обыкновенная кукушка	12	13,3
19	Белая лазоревка	9	10

Продолжение табл. 6

1	2	3	4
20	Бородатая куропатка	8	8,9
21	Малая мухоловка	8	8,9
22	Ястребиная славка	8	8,8
23	Черноголовый чекан	7	7,8
24	Белоспинный дятел	7	7,7
25	Зеленая пеночка	7	7,7
26	Горная трясогузка	6	6,7
27	Обыкновенная иволга	6	6,7
28	Огарь	12	6,7
29	Степной конек	6	6,7
30	Белшапочная овсянка	6	6,6
31	Обыкновенный гоголь	12	6,6
32	Обыкновенный сверчок	6	6,6
33	Удод	6	6,6
34	Варакушка	5	5,5
35	Вертишейка	5	5,5
36	Красноухая овсянка	5	5,5
37	Сплюшка	17	4,7
38	Овсянка Годлевского	4	4,4
39	Перевозчик	8	4,4
40	Сорока	4	4,4
41	Черноголовая гаичка	4	4,4
42	Даурская галка	4	4,4
43	Лысуха	8	4,4
44	Серая цапля	8	4,4
45	Фифи	8	4,4
46	Белая трясогузка (<i>M.a. baicalensis</i>)	3	3,3
47	Красноголовая чернеть	6	3,3
48	Малый дятел	3	3,3

Окончание табл. 6

1	2	3	4
49	Обыкновенный козодой	3	3,3
50	Чирок-свистунок	6	3,3
51	Широконоска	6	3,3
52	Малый зуек	6	3,3
53	Большая горлица	2	2,2
54	Глухая кукушка	2	2,2
55	Желна	2	2,2
56	Длиннохвостый снегирь	2	2,2
57	Московка	2	2,2
58	Серая славка	2	2,2
59	Черный стриж	2	2,2
60	Оляпка	2	1,1
61	Бекас	2	1,1
62	Чибис	2	1,1
Редкие			
<i>(0,1–0,9 ос./км²) – всего 30 видов (индекс плотности – 16,9 ос./км²)</i>			
соловей-красношейка, рябинник, большая синица, обыкновенная пи- щуха, сибирский жулан, дубровник, индийская камышевка, камыш- ница, краснозобый дрозд, обыкновенный скворец, толстоклювая ка- мышевка, каменка-пleshанка, обыкновенная каменка, черная ворона, горихвостка-чернушка, трехпалый дятел, кряква, серая утка, чирок- трескунок, шилохвость, большой крохаль, колпица, полярная овсян- ка, красавка, обыкновенная пустельга, корольковая пеночка, обыкно- венный жулан, пятнистый конек, перепелятник, черный коршун			
Очень редкие			
<i>(менее 0,1 ос./км²) – всего 28 видов (индекс плотности – 0,9 ос./км²)</i>			
степная пустельга, тетеревиатник, певчий дрозд, большой кроншнеп, горная чечетка, длинноносый крохаль, длиннохвостая синица, обык- новенная овсянка, обыкновенный поползень, пестрый дятел, речная крачка, тетерев, травник, перепел, черныш, орел-карлик, большой баклан, мохноногий курганник, черный аист, горный гусь, сухонос, серый гусь, большая белая цапля, лебедь кликун, чеглок, хохлатый осоed, большой подорлик, орлан белохвост			
ВСЕГО			678,7

Основное ядро населения птиц формируют 18 видов, которые обитают в разнообразных вариантах умеренной растительности, – это серая мухоловка (69), пеночка-зарничка (42,2), обыкновенная чечевица (34,4), седоголовый щегол (33,3), садовая овсянка (30), рыжехвостый жулан (27,8), обыкновенная горихвостка (26,6), деряба (24,4), лесной конек (22,2), северная бормотушка (17,7), полевой воробей (16,7), славка-завирушка (16,7), буроголовая гаичка (15,5), желтая трясогузка (15,5), пеночка-теньковка (15,5), зяблик (14,4), маскированная трясогузка (13,3), обыкновенная кукушка (13,3), что составляет 66,1 % от общей плотности населения птиц умеренных лесов Убсунурской котловины. Некоторое увеличение числа видов в интразональных лесных сообществах Убсунурской котловины связано с распространением представителей монгольского типа фауны в своеобразные условия речных долин бассейна оз. Убсу-Нур. Тростник и другая водная растительность, широко распространённая вокруг оз. Убсу-Нур, проникает на значительные расстояния вверх по долинам рек и формирует специфические условия тростниковых займищ. Только в таких местообитаниях гнездятся большой баклан, сухонос, серый гусь, большая белая цапля, колпица, камышница, желтая трясогузка *M. flava leucoccephala*, овсянка полярная *Emberiza pallasi lydiae* и другие.

4.4. Структура населения птиц умеренных лесов Урэгнурской котловины

Зональным типом растительности Урэгнурской котловины является горно-степной и горно-пустынно-степной ландшафт, расположенный на значительных высотах над уровнем моря. Территория котловины размещена преимущественно в Северо-Западной Монголии, в которой на высоте 1425 м над уровнем моря лежит солёное оз. Урэг-Нур (*цветная вкладка*, рис. 15)

В пределах России основной речной долиной является р. Каргы, берущая своё начало с Чулышманского плато. Долина р. Каргы представляет собой продольное понижение,

отделяющее хребет Цаган-Шибэту от массива Монгун-Тайга. В западной части депрессии на абсолютной высоте 2200 м располагаются ледниковые озера, широко развиты гляциальные отложения, существенно влияющие на климатические условия котловины. Устьевая часть р. Каргы находится за пределами Тувы, где она впадает в бессточное оз. Урэг-Нур. Уременные леса распространены узкой полосой (не более 250 м шириной) по долине до высот порядка 2000–2200 м над уровнем моря (*цветная вкладка*, рис. 16). Растительность их размещена только на пойменной террасе р. Каргы и представлена преимущественно зарослями ивы и тополя, изредка с примесью одиночных лиственниц, чередующимися с обширными разреженными низкотравными лугами. Значительные площади занимают лишенные растительного покрова песчаные и песчано-каменистые участки, а вдоль речных русел – узкие полосы злаковых (разнотравно-лисохвостно-вейниковых) лугов. Фитоценозы очень однообразные и скудные, в связи с чем орнитокомплексы интразональных лесных сообществ Урэгнурской котловины имеют самые низкие показатели видового разнообразия и плотности населения.

Всего в интразональных лесных сообществах Урэгнурской котловины выявлено пребывание 79 видов птиц, что составляет 73,4 % видового состава котловины и лишь 15,3 % авифауны Алтай-Саянского экорегиона. Общая плотность летнего населения (65 видов) – 490,6 ос./км²

Основной фон представлен 8 многочисленными (свыше 10 ос./км²) видами, которые составляют ядро населения – 343,3 ос./км², это около 70 % населения уременных лесов Урэгнурской котловины. Обычные птицы представлены 35 видами. Весьма заметный фон в общей структуре населения птиц уременной растительности Урэгнурской котловины создают такие виды, как черный коршун (1,5 ос./км²), горный гусь (0,7), огарь (0,7), красавка (0,2), дербник (0,1), перепелятник (0,09), орёл-карлик (0,06), черный аист (0,06). Редкие и очень редкие птицы представлены 22 видами с общей плотностью 15,8 ос./км² (табл. 7).

Таблица 7

**Структура населения птиц интразональных
лесных сообществ Урэгнурской котловины
(поймы р. Каргы, май – июнь 2003–2008 гг.)**

№	Название вида	Встречаемость (особей)	Индекс плотности (особей/км ²)
1	2	3	4
Фоновый состав населения птиц (многочисленные и обычные виды)			
1	Сорока	89	73,6
2	Пеночка-зарничка	83	68,7
3	Полевой воробей	70	57,9
4	Садовая овсянка	55	45,5
5	Даурская галка	41	33,9
6	Обыкновенная горихвостка	39	32,3
7	Маскированная трясогузка	19	15,7
8	Славка-завирушка	19	15,7
9	Горная трясогузка	12	10
10	Зеленая пеночка	12	10
11	Лесной конек	12	10
12	Буроголовая гаичка	11	9,2
13	Малая мухоловка	9	7,5
14	Бурая пеночка	8	6,7
15	Желтоголовая трясогузка	8	6,7
16	Белая трясогузка (<i>M.a. dukhunensis</i>)	6	5
17	Бородатая куропатка	12	5
18	Варакушка	6	5

Продолжение табл. 7

1	2	3	4
19	Горная чечетка	6	5
1	Каменка-плешанка	6	5
20	Полярная овсянка	6	5
21	Рыжехвостый жулан	6	5
22	Длиннохвостый снегирь	5	4,1
23	Обыкновенная каменка	5	4,1
24	Белая лазоревка	4	3,3
25	Московка	4	3,3
26	Рогатый жаворонок	4	3,3
27	Серая мухоловка	4	3,3
28	Черноголовый чекан	4	3,3
29	Бекас	6	2,5
30	Малый дятел	3	2,4
31	Большая горлица	2	1,7
32	Индийская пеночка	2	1,7
33	Пеночка-теньковка	2	1,7
34	Перевозчик	4	1,7
35	Черный коршун*	49	1,5**
36	Горный гусь*	24	0,7**
37	Огарь*	24	0,7**
38	Красавка*	6	0,2**
39	Дербник*	4	0,1**
40	Перепелятник*	3	0,09**
41	Орел-карлик*	2	0,06**
42	Черный аист*	2	0,06**

Редкие – всего 17 видов (0,1–0,9 ос./км ² ; общий индекс плотности – 15,3 ос./км ²)	
полевой жаворонок, горный конек, пестрый каменный дрозд, коноплянка, обыкновенный козодой, горихвостка-чернушка, кряква, пятнистый конек, обыкновенный гоголь, большая синица, черная ворона, розовый скворец, мухоловка-пеструшка, обыкновенная кукушка, могильник, обыкновенная пустельга, чеглок	
Очень редкие – всего 5 видов (менее 0,1 ос./км ² ; общий индекс плотности – 0,5 ос./км ²)	
филин, дубровник, обыкновенный скворец, перепел, сплюшка	
ВСЕГО	490,6

* Встречаемость вида на маршруте протяженностью 65 км.

** Индекс плотности рассчитан на площадь 32,5 км².

В целом видовое разнообразие и плотность населения птиц зависят от дифференциации ландшафтных структур, а в данном случае – от мозаичности фитоценозов умерной растительности. В каждой котловине существуют специфические условия, отличающиеся от других. В связи с этим ядро населения и индекс доминирования в разных котловинах принадлежат различным видам (табл. 8).

Таким образом, интразональные лесные сообщества (пойменные участки) способны дать многим птицам необходимые места для устройства гнёзд, хорошие укрытия от врагов, удобные места для ночёвок и обилие кормов, поэтому здесь сосредоточен наиболее разнообразный видовой состав (34 % авифауны Алтай-Саянского экорегиона) и отмечается самая высокая плотность населения птиц зональных степей Средней Сибири (средний показатель плотности населения – 960 ос./км²).

Таблица 8

**Ядро доминирующих видов в населении птиц
интразональных лесных сообществ степной зоны
разных межгорных котловин Средней Сибири**

Минусинская		Тувинская		Убсунурская		Урэгнурская	
Наименование вида	Индекс плотности (ос./км ²)	Наименование вида	Индекс плотности (ос./км ²)	Наименование вида	Индекс плотности (ос./км ²)	Наименование вида	Индекс плотности (ос./км ²)
1	2	3	4	5	6	7	8
Полевой воробей	134	Славка-завирушка	70	Серая мухоловка	69	Сорока	73,6
Лесной конек	102	Северная бормотушка	53,3	Пеночка-зарничка	42,2	Пеночка-зарничка	68,7
Рябинник	98	Пеночка-теньковка	50	Обыкновенная чечевичка	34,4	Полевой воробей	57,9
Грач	94	Серая мухоловка	46,7	Седоголовый щегол	33,3	Садовая овсянка	45,5
Обыкновенная овсянка	92	Обыкновенная горихвостка	40	Садовая овсянка	30	Даурская галка	33,9
Желтая трясогузка	82	Обыкновенный сверчок	40	Рыжехвостый жулан	27,8	Обыкновенная горихвостка	32,3
Черная ворона	82	Обыкновенный скворец	40	Обыкновенная горихвостка	26,6	Маскированная трясогузка	15,7

1	2	3	4	5	6	7	8
Зяблик	72	Полевой воробей	40	Деряба	24,4	Славка-завирушка	15,7
Сорока	72	Седоголовый щегол	40	Лесной конек	22,2	Горная трясогузка	10
Обыкновенный скворец	56	Черноголовая гаичка	33,3	Северная бормотушка	17,7	Зеленая пеночка	10

4.5. Разнообразие экологических группировок птиц интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири

Всего в условиях интразональных лесных сообществ гнездится 162 вида птиц, которые образуют здесь разнообразные орнитокомплексы.

Высокая экологическая емкость умерных лесов зоны степей в связи с разнообразием местообитаний и экологических ниш позволяет уживаться здесь группировкам птиц с различными экологическими потребностями. На небольших ограниченных площадях умерной растительности находят подходящие условия для гнездования виды, не имеющие специализации к собственно степной и полупустынной зоне Средней Сибири. В этой связи сюда проникают многие лесные, лесостепные и даже таёжные формы, которые образуют здесь весьма специфичные сообщества. Характерными экологическими группировками умерной растительности являются: дендрофильная, связанная с древесной растительностью, кустарниковая, пойменно-луговая, околотовидный орнитокомплекс и степная (рис. 17).

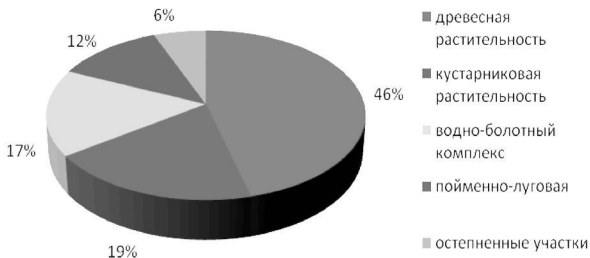


Рис. 17. Соотношение видового состава птиц (%) разных экологических группировок умерной растительности зональных степей Средней Сибири

Экологическая группировка, предпочитающая для жизнедеятельности древесную растительность, насчитывает 74 вида, из них 32 строят и размещают свои гнездовые сооружения на деревьях. Тополь лавролистный как основной леособразующий вид древесной умеренной растительности образует в условиях степной зоны большое количество дупел, ниш, полостей различного объёма. Такие условия привлекают разнообразных дуплогнездников, которые представлены здесь различными систематическими группами птиц – дятловыми, утиными, совиными, синицевыми, мухоловковыми и др. Гнездование в дуплах свойственно 31 виду: огарь, обыкновенный гоголь, длинноносый и обыкновенный крохаль, филин, сплюшка, черный стриж, удод, вертишейка, седой дятел, желна, пестрый дятел, белоспинный дятел, малый дятел, обыкновенный скворец, буроголовая и черноголовая гаичка, московка, галка, даурская галка, мухоловка-пеструшка, малая мухоловка, белая лазоревка, большая синица, серая мухоловка, сибирская мухоловка, обыкновенная горихвостка, обыкновенный поползень, обыкновенная пищуха, полевой воробей, бородатая неясыть. Из них строят дупла только 5 видов дятлов, все остальные дуплогнездники занимают естественные ниши и пустоты в деревьях или старые гнёзда дятлов. Для 10 видов птиц, относящихся к дендрофильной группировке, свойственна синойкия – использование гнездовых сооружений других птиц. Горный гусь использует гнёзда черного коршуна, мохноногого курганника, орла-карлика, широконоса занимает старые гнёзда хищных птиц, ворон и сорок, балобан теснейшим образом связан с гнездовыми сооружениями мохноногого курганника [Баранов, 1989, 1991; Блинецов, 2007], иногда откладывает яйца в гнёзда ворона и беркута [Карякин, 2005]. Сапсан использует гнёзда ворон и других хищных птиц, чеглок, дербник, обыкновенная пустельга – гнездовые сооружения сороки, ворона, старые гнёзда хищных птиц, преимущественно черного коршуна. Степная пустельга хоть и редко, но всё же

гнездится в умеренных лесах и в таких случаях откладывает яйца, как правило, в гнёзда сорок или дупла, черныш – в гнезда сорок и дроздов: певчего, рябинника, дерябы, а ушастая сова – в гнёзда сороки, вороны и хищных птиц [Воронина, 2006].

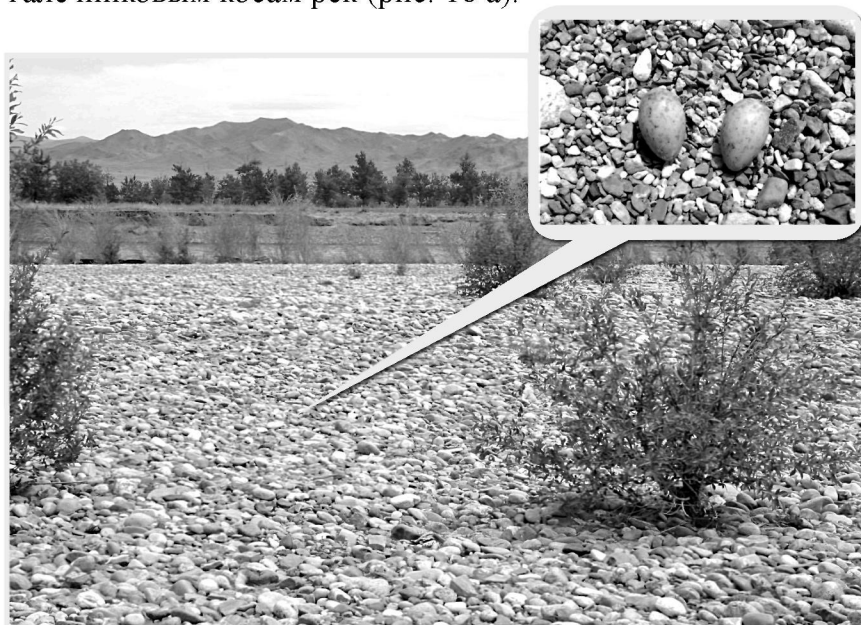
Весьма разнообразна и многочисленна группировка кустарниковых птиц, состоящая из 29 видов: сибирский и рыжехвостый жулан, камышевка-барсучок, садовая, болотная и толстоклювая камышевка, северная бормотушка, ястребинная, садовая и серая славка, славка-завирушка, пеночка-весничка, теньковка, зеленая, пеночка-зарничка, корольковая и толстоклювая пеночка, обыкновенный соловей, соловей-красношейка, варакушка, длиннохвостая синица, обыкновенный ремез, коноплянка, горная и обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, длиннохвостый снегирь, обыкновенная и белошапочная овсянка. Птицы этой группировки связаны с зарослями караганы, спирей, различных видов ивы, черемухи, облепихи и других кустарников.

Птицы пойменно-луговой растительности связаны, как правило, с заливными лугами с хорошо развитой высоко-травной растительностью. Здесь находят подходящие условия для гнездования и выкармливания потомства 19 видов птиц: пятнистый, обыкновенный и певчий сверчок, индийская камышевка, дубровник, перепел, коростель, погоньш, чибис, болотная сова, степной конек, желтая и желтоголовая трясогузка, камышница, бекас, лесной дупель, большой кроншнеп, луговой чекан, черноголовый чекан. Некоторые из них являются типично луговыми формами, другие же предпочитают луга с редкими одиночно стоящими кустарниками.

Типичные представители пустынно-степного комплекса тоже находят здесь соответствующие условия. Они используют для жизнедеятельности либо остепненные участки в долине рек, либо склоны долины с интразональными образованиями – скальными и песчаными береговыми обрыва-

ми, каменистыми осыпями ксерофильного характера с разреженными кустарниками. В таких условиях формируется небольшая, но своеобразная группировка птиц: полевой конек, бородатая куропатка, полевой жаворонок, горихвостка-чернушка, каменка-пleshанка, обыкновенная каменка, красноухая и садовая овсянка, обыкновенный козодой, красавка, тетерев (в том числе монгольский подвид).

Большую роль в формировании видового состава и населения умеренных лесов играют виды окрестных ландшафтов (виды-посетители). Это такие виды, как белопопый стриж и скалистая ласточка, образующие крупные колонии и гнездящиеся на припойменных скальных обнажениях, а береговушка – в песчаных обрывах. Журавль-красавка – типичный представитель зональных ландшафтов (*цветная вкладка*, рис. 18), довольно часто гнездится по открытым песчано-галечниковым косам рек (рис. 18 а).



*Рис. 18 а. Кладка красавки *Anthropoides virgo* в пойме р. Тес-Хем, май 2007 г.*



*Рис. 18 б. Гнездо и птенцы ворона *Corvus corax*, р. Хадын. Тувинская котловина, май 2008 г.*

рек. Птицы околоводных полос тесно связаны с фауной долин, и четкую грань между этими фаунистическими комплексами уловить подчас трудно. Однако если виды долин (пойменных и надпойменных лугов в сочетании с кустарниками, тополевыми уремами и приречными ельниками) могут в подавляющем большинстве жить в долине независимо от того, имеется ли в ней водоток или нет, то многие околоводные или полуводные формы рек существовать без открытой воды не могут. В целом, околоводный комплекс очень специфичен и состоит из 34 видов. Это, прежде всего, виды, которые прямо или косвенно связаны с водой: белая трясогузка, большая выпь, большой баклан, большой и длинноносый крохаль, горная трясогузка, зимородок, горный гусь, колпица, красноглазая чернеть, кряква, кулик-сорока, лебедь-кликун, лысуха, малый зуек, маскированная трясогузка,

Тяготеев к поймам рек и ворон, который устраивает гнезда на расположенных поблизости скалах или на отдельно стоящих деревьях (рис. 18 б). Все указанные виды птиц, прежде всего, трофически связаны с различными биотопами умеренных лесов.

Особое место в речных долинах занимают околоводные участки, обрывы берегов, полосы галечника, мелкие островки и участки водной растительности. Озера, образованные старицами, как бы составляют мостик от рек к крупным водоёмам, да и сами озера нередко служат истоком

обыкновенный гоголь, огарь, орлан-белохвост, перевозчик, речная крачка, серая утка, серая цапля, серый гусь, сизая чайка, сухонос, травник, фифи, черный аист, черныш, чирок-свиистунок, чирок-трескунок, шилохвость, широконоско. Из них 9 видов обитают только в Убсунурской котловине по тростниковым займам пойм рек. Особый тип растительности – заросли тростников с очень редкими кустами облепихи и угнетенными формами ивы в нижнем течении рек бассейна оз. Убсу-Нур – позволяет гнездиться таким видам, как большой баклан, большая выпь, колпица, серый гусь, сухонос, лебедь-кликун, длинноносый крохаль, камышница. Кулик-сорока обитает только в Минусинской котловине по рр. Абакан, Туба и Чулым [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Сушкин, 1914; Гаврилов, 1991; Баранов, 2003]. Здесь этот вид обнаруживает стенотопное размещение и обитает только по песчано-галечниковым косам. Горный гусь распространен в Убсунурской котловине по всей долине р. Тес-Хем, а в Урэгнурской – по умеренной растительности р. Каргы. Остальные виды встречаются практически во всех котловинах, кроме Урэгнурской, где обитает лишь 10 видов из общего числа околородного комплекса.

Как отмечалось выше, дуплогнездниками среди них являются 4 вида: огарь, обыкновенный гоголь, длинноносый и большой крохаль. На деревьях устраивают гнезда 7 видов (серая цапля, черный аист, горный гусь, широконоско, черныш, сизая чайка, орлан-белохвост). Остальные виды размещают гнезда на земле, в прибрежной зоне, как правило, на расстоянии не более 20–30 м от уреза воды.

Несмотря на то что в умеренной растительности формируются различные экологические группировки птиц, четкой биотопической дифференциации их здесь не отмечается.

4.6. Особенности населения птиц интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири

1. Полидоминантная структура и смешение экологических группировок. Для интразональных лесных сообществ степной зоны Средней Сибири характерна полидоминантная структура населения птиц со смешением экологических группировок на

небольших площадях. В умерной растительности Минусинской котловины доминирующими являются 35 видов, из них полевой воробей и лесной конёк очень многочисленны, а в Тувинской котловине этот показатель составляет 20 видов. Интразональные лесные сообщества Убсунурской котловины представлены 18 доминирующими видами, умерные леса горно-степного ландшафта Урэгнурской котловины – лишь 8 видами. Смещение экологических группировок на относительно небольших площадях – результат мозаичности местообитаний в условиях пойм, и, как следствие – размещение гнёзд разных видов в непосредственной близости одно от другого.

Еще П.П. Сушкин [Сушкин, 1914, с. 37–38] отмечал, что урема по Енисею в пределах Урянхайской земли и Хемчику, почти не испорченная человеком, принадлежит к богатейшим местонахождениям птиц. Здесь и птицы, связанные с уремой, – ремез, и вообще птицы леса: дятлы – большой пестрый, белоспинный, тетерев; тут же, на лугах, держатся коростель, луни; по рекам ютится то немного из водяной фауны, что уживается со здешними реками; по опушке, иногда на площадках солонца среди уремы пасутся дрофы; обыкновенно поблизости есть береговые утесы, и тогда тут же держатся даурская галка, клушица и сапсан. Интересны также по богатству и смешению птиц те места, где лесная растительность, следуя более притенённым участкам почвы, врывается в степь. Это мы находим и в Минусинском крае, и в Урянхайской земле. Аналогичное смешение птиц разных экологических групп отмечал и А.Я. Тугаринов [1916], когда на одной десятине уремы найдены юр, лесной дупель, шилоклювка и степной рогатый жаворонок, глухарь, *Anthus campestris* и *Reguloides proregulus*.

Таким образом, для орнитокомплексов интразональных лесных сообществ в специфичных условиях поймы свойственно смешение на небольших площадях представителей разных группировок птиц с различными экологическими потребностями. Это объясняется, прежде всего, снижением уровня внутривидовой и межвидовой конкуренции в связи с высокой биотопической мозаичностью пойм и богатейшими трофическими ресурсами не только в пойменных местообитаниях, но и на прилежащих степных

территориях, широко используемых птицами интразональных лесных сообществ.

2. Высокая численность в сравнении со степными сообществами. Пойменная растительность занимает ничтожно малую часть территории региона, но значение её для сохранения биоразнообразия очень велико. При сравнении видового состава птиц, обитающих в пойменных и степных местообитаниях, например, Южной Тувы, выявляются существенные различия. Так, в умеренных лесах подгорной равнины и предгорий обитает 74 вида, в то время как в степных местообитаниях – лишь 37. В среднегорье эти различия сохраняются: умеренные леса – 66, степные местообитания – 40 видов птиц [Воронина, 2005]. При сравнении данных сезонной динамики плотности населения птиц пойменных местообитаний и степных в Саглинской и Каргинской долинах (среднегорье) выявляется следующая закономерность: плотность населения птиц открытых ландшафтов среднегорья в зимний период значительно выше, нежели в гнездовой, а для интразональных лесных сообществ характерна обратная зависимость (рис. 19).

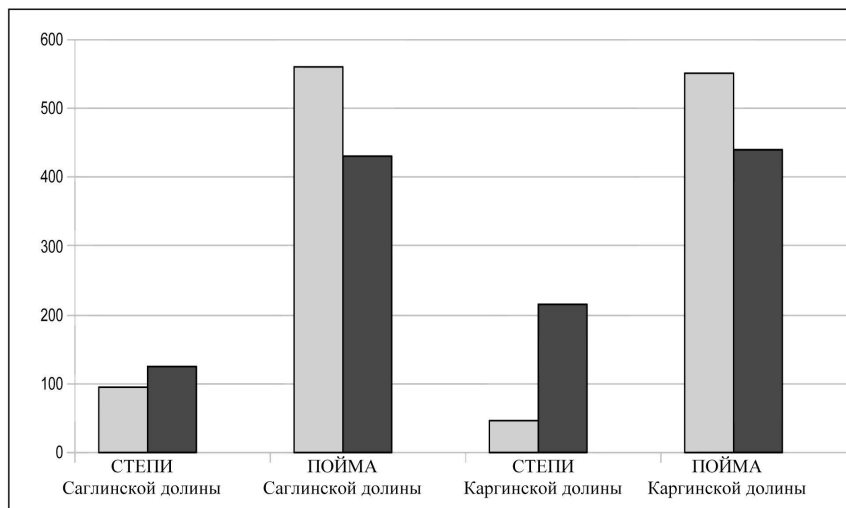


Рис. 19. Сравнение сезонной динамики плотности населения птиц пойменных и степных местообитаний среднегорья Южной Тувы (серый – гнездовой, черный – зимний период)

Таким путем реализуются пищевые потребности различных экологических группировок птиц в разные сезоны года [Баранов, 1991].

3. Высокая численность отдельных видов. Как отмечалось выше, интразональным лесным сообществам зональных степей Средней Сибири свойственна полидоминантная структура населения птиц. Это обстоятельство является одной из особенностей населения птиц умерной растительности. Возникает она в связи с тем, что для населения птиц умерной растительности зональных степей характерна высокая численность отдельных видов при незначительных площадях, занимаемых этими сообществами. Рассмотрим эту особенность на примере состояния численности нескольких видов: серая мухоловка, рыжехвостый жулан, деряба, рябинник, грач.

Распространение серой мухоловки в южной части Средней Сибири связано преимущественно с умерными лесами по долинам рек и очень редко с парковыми лиственничниками в горно-лесном поясе. Она является одним из многочисленных фоновых видов интразональных лесных сообществ Убсунурской котловины и распространена здесь по всем речным долинам. Плотность населения её в умерных лесах составляет до 30–40 гнездящихся пар/км². Гнёзда располагаются одно от другого на расстоянии от 1 до 13,5 м и сконцентрированы в характерных для вида местообитаниях и стациях. Например, в мае – июне 2003 г. по долине р. Теректиг-Хем (Тес-Хемский кожуун) обнаружено 39 гнёзд серой мухоловки, из 18 гнездовых сооружений, располагавшихся на деревьях, 4 устроены в полудупле пня (на высоте 1,5 м), 3 построены в обломанных деревьях, 2 – в отщепях тополя, 2 – в поваленных гнилых деревьях в изломах и отщепях верхушки; по одному на березе в развилке веток (на высоте 4–5 м), на земле у воды, в нише коры на лиственнице (на высоте 60–80 см), в коряге, на пне, дупле (на высоте 2 м), в трещине лиственницы (на высоте 1,8 м) [Воронина, 2003].

Таким образом, размещение гнёзд серой мухоловки связано в основном с наличием дупел, отщепов, трещин в деревьях и высокоствольных ивняках. Наличие большого числа таких

станций и хорошей кормовой базы определяет высокую численность серой мухоловки в умерной растительности.

Основными местообитаниями рыжехвостого жулана (*цветная вкладка*, рис. 20) являются заросли караганы колючей по периферии умерных лесов и караганниковые степи на подгорных равнинах. Плотность населения этого вида в пойменных кустарниках в 5–6 раз превосходит таковой показатель в караганниковых степях. Так, плотность населения рыжехвостого жулана в умерной растительности р. Теректиг-Хем в окрестностях с. Берт-Даг (Тес-Хемский район) в гнездовой период составляла 153 ос./км² при средней плотности в пойменных кустарниках южного шлейфа хребта Танну-Ола 96 ос./км², в то время как в караганниковой степи – лишь 18 ос./км².

Деряба *Turdus viscivorus bonapartei* является одним из многочисленных видов умерных лесов Убсунурской котловины (*цветная вкладка*, рис. 21).

Средний показатель плотности населения этого вида здесь составлял 24,4 ос./км² (см. табл. 6). Однако по долине р. Тес-Хем в урочище Цаган-Тологой в мае 2007 г. отмечалась плотность населения дерябы около 30 гнездящихся пар на 1 км². Гнезда иногда размещались на расстоянии 3–12 м одно от другого. В долине р. Торгалыг в мае 2008 г. этот показатель для дерябы составлял 28,2 ос./км². Здесь также гнездящиеся пары размещались в непосредственной близости одна от другой. Минимальное расстояние между гнёздами было 4–5 метров.

В Минусинской котловине рябинник (*цветная вкладка*, рис. 22) является одним из лидеров среди многочисленных видов (см. табл. 4).

Этот вид обладает пластичностью по отношению к условиям обитания. Известно, что изменение кормовой базы нередко приводит к смене мест гнездования [Шураков, 1979], увеличению или сокращению числа гнездящихся пар [Данилов, Тарчевская, 1962; Нанкинов, 1970], смещению центра колонии [Шкарин, 1975; Давыдов, Бухмастов, 1977]. Кроме того, рябинник известен своей склонностью к групповому и колони-

альному поселению. Тем не менее такие группы, как правило, размещаются довольно далеко друг от друга [Шкарин, 1975].

В июне 2008 г. по долине р. Чёрный Июс отмечалась очень высокая численность этого вида – 54 гнездящиеся пары на 1 км² – при относительно равномерном размещении по пойме. Не менее высокая численность этого вида была в умерном лесу р. Белый Июс в июне 2006 г. – 82 ос./км². Однако здесь же в июне 2005 г. плотность населения рябинника составляла лишь 4 ос./км² [Воронина, 2005].

Таким образом, рябиннику свойственна высокая плотность населения в умерных лесах, но отмечается ярко выраженная динамика численности в разные годы, вероятнее всего, связанная с состоянием кормовой базы и весенними пожарами.

В первой половине XX в. грач вообще не гнезился на территории Минусинской котловины [Сушкин, 1914; 1938]. В настоящее время умерные леса и лесополосы повсеместно используются грачами для размещения очень крупных колоний, достигающих 300–400 пар. Колонии до 120–150 пар отмечаются также по долине р. Кан от с. Анцырь до с. Белоярское. Современное распространение крупных колониальных поселений грачей по умерным лесам Минусинской котловины демонстрирует оптимальность условий для обитания этого совсем недавно вселившегося вида на территорию Средней Сибири.

4. Связь между числом видов и площадью умерной растительности. В экологии существует аксиома: если подсчитывать число видов в изолятах или в выборках (на пробных площадках), то чем больше площадь, тем больше оказывается число зарегистрированных видов. Эта корреляция обусловлена в первую очередь тем, что большие территории имеют больше мест, пригодных для обитания тех или иных видов, и более высокое разнообразие местообитаний (регулируемое многочисленными факторами, вносящими вклад в устойчивость популяций отдельных видов). Как можно показать, количественные отношения между числом видов и площадью вытекает из особенностей экологических сообществ. Умерная растительность

пойм разных речных долин отличается по площади и составу растительных сообществ, а следовательно, состав населения птиц также различен.

При сравнении двух выборок с разных по площади, но очень сходных фитоценологических уремных лесов рр. Ирбитей ($S = 0,4 \text{ км}^2$) и Харалыг-Хем ($S = 0,7 \text{ км}^2$) в структуре населения выявилось различное число видов птиц – 38 и 46 соответственно (табл. 9).

Таблица 9

Сравнение населения птиц на пробных площадках уремных лесов рр. Ирбитей и Харалыг-Хем (Убсунурская котловина), июнь 2008 г.

№ п/п	Р. Ирбитей ($S = 0,4 \text{ км}^2$)		р. Харалыг-Хем ($S = 0,7 \text{ км}^2$)	
	Наименование вида	Индекс плотности (особей/км ²)	Наименование вида	Индекс плотности (особей/км ²)
1	2	3	4	5
1	Седоголовый щегол	96	Седоголовый щегол	115
2	Деряба	88	Рыжехвостый жулан	90
3	Пеночка-зарничка	30	Ястребиная славка	85
4	Серая мухоловка	28	Красноухая овсянка	75
5	Каменка плешанка	25	Пеночка-зарничка	65
6	Бурголовая гаичка	22,5	Горная трясогузка	65
7	Обыкновенная горихвостка	20	Полевой воробей	55
8	Белая лазоревка	16	Лесной конек	55
9	Зяблик	15	Славка-завирушка	50
10	Черный коршун	12,2	Обыкновенная чечевица	50
11	Горная трясогузка	7,5	Серая мухоловка	45

Продолжение табл. 9

1	2	3	4	5
12	Большая синица	10	Обыкновенная кукушка	45
13	Горихвостка-чернушка	10	Белошапочная овсянка	45
14	Обыкновенная кукушка	10	Удод	40
15	Пеночка-теньковка	10	Садовая овсянка	40
16	Зеленая пеночка	7,5	Обыкновенный поползень	40
17	Маскированная трясогузка	7,5	Маскированная трясогузка	40
18	Перевозчик	7,5	Обыкновенная горихвостка	35
19	Московка	5	Желна	35
20	Садовая овсянка	5	Деряба	35
21	Рыжехвостый жулан	5	Горихвостка-чернушка	25
22	Сорока	5	Буроголовая гайка	25
23	Удод	5	Перевозчик	20
24	Урагус	5	Сорока	20
25	Сплюшка	3,9	Корольковая пеночка	20
26	Белоспинный дятел	2,5	Вертишейка	20
27	Большая горлица	2,5	Пеночка-теньковка	15
28	Иволга	2,5	Каменка плешанка	15
29	Лесной конек	2,5	Зяблик	15
30	Малый дятел	2,5	Зеленая пеночка	15
31	Обыкновенная чечевица	2,5	Черный коршун	12,5

Окончание табл. 9

1	2	3	4	5
32	Овсянка Годлевского	2,5	Соловей-красношейка	10
33	Серая славка	2,5	Северная бормотушка	10
34	Славка-завирушка	2,5	Рябинник	10
35	Черноголовый чекан	2,5	Обыкновенный жулан	10
36	Орел-карлик	2,2	Обыкновенная пищуха	10
37	Черный аист	1,1	Большая синица	10
38	Перепелятник	0,5	Сплюшка	5,7
39			Пятнистый конек	5
40			Малый дятел	5
41			Каменка обыкновенная	5
42			Большой дятел	5
43			Сибирский жулан	4
44			Перепелятник	2,5
45			Обыкновенная пустельга	2,5
46			Трехпалый дятел	2
Общая плотность населения		477,9		1409,2

5. Оборот видов в условиях островных уремных лесов.

Мощный антропогенный пресс (рубка лесов и кустарников, выпас домашнего скота, распашка пойменных лугов и др.) на биоценозы уремных лесов нарушает биологическое равновесие в этих изолированных экосистемах. Наиболее поразительная черта теории равновесия – акцентирование внимания на динамике изолятов [Уилкоккс, 1983]. Согласно этой теории, виды постоянно утрачиваются и приобретаются, один заменяется другим, так что наблюдается постоянный оборот видового состава. До недавнего времени свидетельства в пользу такого оборота хотя и приводились, но были малочисленны и основывались пре-

имущественно на данных об орнитофаунах островов, причем интервалы между учётами были слишком велики для точного описания изменений в фауне. По разным оценкам, средняя скорость ежегодного оборота составляла от 0,2 до 1,7% всей фауны птиц [Diamond, 1969; 1971]. При оценке оборота видов птиц в материковых местообитаниях получены сходные цифры [Jarvinen, 1980]. Итак, равновесие между вымиранием и колонизацией, особенно на небольших по площади изолятах, представляет определённый интерес для понимания процессов функционирования изолированных экосистем, например, таких, как умеренная растительность Средней Сибири. В течение последних 50 лет в составе авифауны интразональных лесных сообществ как «островных» изолятов произошли существенные изменения.

Вид может быть навсегда вытеснен из района с подходящим местообитанием укоренившейся там популяцией вида-конкурента. Ярким примером конкурентного исключения служит расселение представителя европейского типа фауны зяблика *Fringilla coelebs coelebs* L. по умеренной растительности на территорию Средней Сибири. Это привело к возникновению межвидовой конкуренции с близкородственным видом юрком *Fringilla montifringilla*, относящимся к сибирскому типу фауны. Более конкурентоспособный вид *Fringilla coelebs* практически вытеснил юрка с интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири, а последний был здесь одним из самых многочисленных видов в первой половине XX в. [Янушевич, 1952; Прокофьев, 1987]. Этот процесс ускорился и за счёт катастрофического сокращения численности *Fringilla montifringilla* в результате его массового отлова на зимовках в Китае. В результате этих факторов присутствие одного вида исключает возможность обитания здесь другого, близкого по занимаемой экологической нише.

Во второй половине XX в. только умеренную растительность Средней Сибири колонизировали 25 видов птиц *Passeriformes* и 13 видов *Non-Passeriformes*, вселившихся с других территорий [Баранов, Воронина, 2006]. Вполне закономерно, что ряд видов птиц утрачивается из видового состава интразональных лесных

сообществ – грач, кобчик, степная пустельга, кулик-сорока, сибирская пестрогрудка, юрок, обыкновенный ремез и другие.

Так, например, форма грача *C. f. pastinator* принадлежала к характерным птицам бассейна Урэг-Нур и Ачит-Нур в Северо-Западной Монголии. Однако в Урэгнурской котловине грач был распространен только по умерной растительности р. Каргы (Хариге), на значительной части ее протяжения [Сушкин, 1938]. Уже в 70–90-х гг. грач в этих местах вообще не встречался даже на пролете [Баранов, 2007]. Для территории Тувы на начало века известна встреча нескольких одиночных грачей среди черных ворон у оз. Чагатай (Джагатай-куль) 6 и 7 августа [Сушкин, 1914]. В конце 40-х гг. на территории Тувы грач вообще не найден [Янушевич, 1952]. За период с 1973 по 2007 гг. на территории Тувы гнездовой грача не обнаружено. Более того, в настоящее время грача нет и в Урэгнурской котловине по р. Каргы. Вероятнее всего, это связано с вытеснением его черным коршуном, который здесь гнездится колониально [Баранов, 1983, 1985, 1991, 1998, 2006]. С другой стороны, расселение грача в Минусинскую котловину повлияло на состояние популяций многих видов, гнездящихся на этих территориях.

Таким образом, в интразональных лесных сообществах Средней Сибири по разным причинам (антропогенная трансформация ландшафтов, рубка высокоствольной растительности, фрагментация местообитаний или их сведение, процессы глобального потепления и др.) происходит постоянный оборот видового состава. Виды в результате динамических процессов утрачиваются и приобретаются, один заменяется другим, так что происходит формирование новых орнитокомплексов, с иным соотношением численности в общей структуре населения. Эти процессы протекают довольно быстро, поскольку описываемые сообщества имеют островной характер (изоляты) и небольшие по размерам площади.

6. Общие закономерности распределения видового состава и плотности населения птиц по межгорным котловинам. Нарастание засушливости климата в направлении с

севера на юг проявляется в форме обеднения видового состава типичных зональных степей и смены их опустыненными и пустынными. Увеличение аридности климата связано также с редуцированием горно-лесного пояса, широко представленного на хребтах Западного и Восточного Саяна и менее выраженного на хребтах Танну-Ола. На горном массиве Монгун-Тайга и западной части Западного Танну-Ола он вообще выпадает. Здесь имеют широкое развитие горные степи. Климатические изменения зональных степей влияют на состав и структуру фитоценозов интразональных лесных сообществ, расположенных в межгорных котловинах, что определенным образом отражается и на структуре населения птиц. В процессе опустынивания зональных степей (от типичных степей Минусинской котловины до полупустынь Убсунурской и горных опустыненных степей Урэгнурской котловин) с севера на юг Средней Сибири существенно изменяется как качественная, так и количественная структура населения птиц умерной растительности (рис. 23).

Проявляется это прежде всего снижением общей плотности населения и сокращением видового разнообразия птиц, что является реакцией орнитокомплексов на изменяющиеся условия и структуру фитоценозов. Некоторое увеличение видового состава птиц в Убсунурской котловине связано с зональным влиянием на орнитокомплексы умерной растительности и распространением в поймы рек центральноазиатских элементов.

Таким образом, основными факторами, определяющими изменения видового разнообразия и общей плотности населения птиц, являются: 1) усиление экстремальности условий обитания, 2) изменение биоразнообразия фитоценозов, 3) усиление зонального влияния на состав орнитокомплексов.

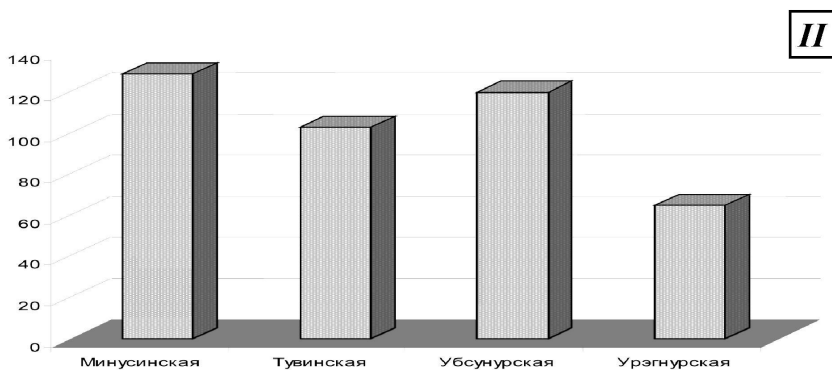
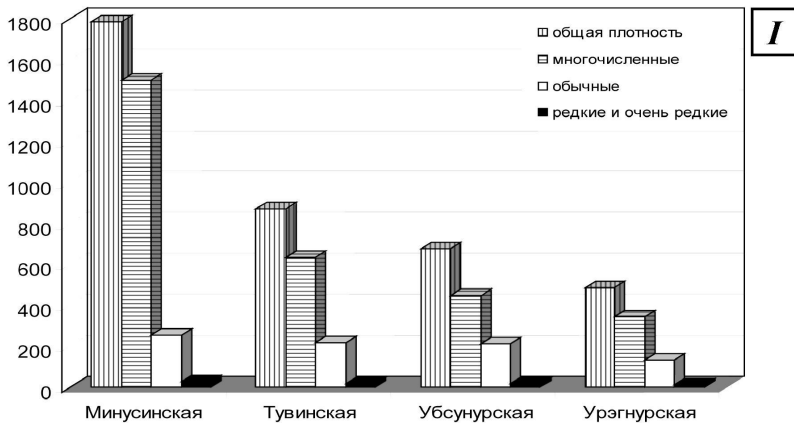


Рис.23. Соотношение плотности населения (I) и видового состава (II) птиц интразональных лесных сообществ (умерная растительность) зональных степей Средней Сибири

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ И ЭКОЛОГИИ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Как отмечалось выше, умерная растительность зональных степей Средней Сибири представляет собой своеобразные почвенно-растительные группировки, распространенные по сильно увлажненным депрессиям. Она носит интразональный характер в смысле включения в основной зональный фон и сильно контрастирует с типичными степными формациями. В интразональных частях ландшафта существенно сглаживаются градиенты климатических факторов, которые играют определяющую роль в распространении живых организмов, в том числе птиц. При многообразии и мозаичности биотопов умерной растительности здесь создаются наиболее оптимальные условия для гнездования и переживания неблагоприятных периодов (обилие пищи, различного рода укрытия, места для устройства гнездовых сооружений и прочее). В этой связи популяции птиц, обитающие в умерной растительности, имеют целый ряд экологических и этологических особенностей, сформировавшихся в условиях изолированных лесных территорий среди степного ландшафта.

5.1. Особенности территориального размещения и экологии некоторых видов птиц околородной группировки умерной растительности

Большую экологическую группировку умерной растительности составляют птицы околородных сообществ, использующие древесно-кустарниковую растительность и тростниковые займища как укрытия для размещения и устройства гнезд. Весьма специфичную группировку образуют околородные формы птиц на территории Убсунурской котловины, обита-

ющие в нижнем течении р. Тес-Хем и на р. Оруку-Шынаа, Кош-Терек, Орохин-Гол. Здесь находят подходящие условия для гнездования такие виды, как сухонос, колпица, серый гусь, большая белая цапля, большой баклан, большая выпь, лебедь-кликун, камышница, длинноносый крохаль, орлан-белохвост, полярная овсянка (*E. p. lydiae*), жёлтая трясогузка (*Motacilla flava leucosephala*), которые не встречаются на гнездовании в других котловинах. Обитание этих видов обусловлено распространением здесь чиевых и тростниковых займищ, кустарниковых зарослей, отдельно стоящих деревьев и массой небольших пойменных водоемов с открытыми пространствами вокруг них, а также интенсивным меандрированием рек и небольших речек, образующих широкие устьевые дельты. Кроме того, здесь отмечается очень слабое антропогенное воздействие на пойменные биоценозы.

Ниже приведены сведения о территориальном размещении и экологии видов птиц, популяции которых обитают только по умерной растительности Убсунурской котловины и в других котловинах не встречаются.

Сухонос *Cygnopsis cygnoides* (L.). Территория Убсунурской котловины является северной границей распространения вида в России. Его гнездовой ареал ранее захватывал степную левобережную часть Минусинской котловины к северу до 54-й параллели [Сушкин, 1914; Баранов, 1991]. В этой относительно изолированной части ареала сухонос гнезвился в конце XIX – начале XX вв. вплоть до 1950-х гг. [Янушевич, Юрлов, 1950; Прокофьев, 1984]. Массовые гнездования отмечены на оз. Белё, Черное и Рейнголь, где местные жители собирали яйца в пищу и чтобы выводить гусят в неволе [Сушкин, 1914]. Во второй половине XX в. сухонос отмечается как крайне редкий залетный вид Минусинской котловины [Прокофьев, 1984, 1987, 1993; Прокофьев, Кустов, 1988]. Одиночный сухонос встречен 24.08.1963 в долине р. Сон [Ким, 1988]. В мае 1975 г. на оз. Черное (Ширинский район) сухонос отмечен в стае серых гусей, а в сентябре 1982 г. в Бейском районе добыли 2 птиц из стаи из 8 особей [Прокофьев, 1984]. В августе 1983 г. одиночный гусь

встречен в урочище Трехозерка, здесь же 13.10.1995 отмечены 2 особи в стае серых гусей, а 06.05.1997 6 гусей, похожих на сухоносов, обнаружили на оз. Белё в районе малого плеса. Есть данные о добыче сухоносов на оз. Сарат, Белё (Ширинский район) и Улуг-Холь (Усть-Абаканский район) весной 1987 г. и осенью 1991 г. [Красная книга Хакасии, 2004].

Современная граница северного распространения сухоноса проходит по Убсунурской котловине.

В первой половине XX столетия гусь-сухонос был обычным видом на территории Тувы, где найден на гнездовье в Тувинской (оз. Чагытай) и Убсунурской (р. Тес-Хем, оз. Убсу-Нур) котловинах, там отмечены лётные и нелётные выводки [Сушкин, 1914, 1938; Тугаринов, 1916]. В сборах А.П. Ермолаева из Тувы имеется экземпляр сухоноса, добытого 18 августа 1916 г. на оз. Мишхен-Куль (р. Хемчик). Длина клюва от лобного оперения – 87,8 мм, длина крыла – 450 мм [Иоганзен, 1929]. Этот же автор отмечает сухоноса как обычную птицу Тувы. Летные выводки были отмечены 21–22 июля 1916 г. в пойме р. Тес-Хем [Тугаринов, 1916]. Еще в конце 40-х гг. сухонос был обычным видом в Тувинской котловине, где добыт 18 мая 1948 г. Д.В. Терновским в окрестностях с. Кок-Тей на р. Каа-Хем [Янушевич, 1952]. Как отмечалось выше, северная граница распространения в начале XX в. определялась гнездованием сухоноса в западных частях Минусинской котловины на широте 54° с.ш. [Сушкин, 1938].

К концу 80-х гг. численность сухоноса катастрофически сократилась, и к тому времени имелись сведения лишь о нескольких встречах сухоносов в пределах Тувы: в 8–10 км западнее оз. Шара-Нур на правом берегу р. Нарийны-Гол (на территории Тувы) 18 июля 1979 г. дважды были встречены сухоносы (2 и 3 особи), кормящиеся на пойменных заболоченных лугах; стая из 7 особей пролетала в северо-западном направлении 14 апреля 1982 г. над оз. Торе-Холь Эрзинского района [Савченко и др., 1986]. К концу 80-х гг. катастрофическое положение с сухоносом сложилось на территории всего ареала в пределах России, во многих регионах он вовсе исчез [Измаилов, 1967;

Скрябин, 1975; Ирисов, 1976; Андреев, 1974]. К тому времени общая численность сухоносов в нашей стране оценивалась в 350–400 особей [Росляков, 1985]. Совершенно очевидно, что гусь-сухонос находится на грани исчезновения в пределах России, и если не предпринять решительных мер по сохранению данного вида, то в ближайшее время он будет обречен.

Однако этот вид довольно регулярно встречался на сопредельных территориях Монголии, где сухоносов практически не беспокоили. Так, на оз. Урэг-Нур в месте впадения р. Каргы в середине июля 1982 г. были отмечены три взрослые птицы в стае с горными гусями. В мае – июле 1968–1969 гг. выводки сухоноса были отмечены у берега пресного оз. Ачит-Нур с узкой кромкой тростниковых зарослей и кустов чия в сообществе с лебедями-кликунами и огарями. Этот вид найден в долине р. Тес-Хем (в 30 км южнее урочища Цаган-Тологой). Здесь наблюдались выводки в заводях и на берегах реки с пойменным лесом, а также выходами скальных пород (высота – около 1200 м над ур. моря). Сухоносы держались в смешанной стае с горными гусями (на 28 горных гусей – 5 сухоносов). Выводки, отмеченные 23 июля 1969 г. в долине р. Тес-Хем, имели по три птенца с отросшими на 3/5 маховыми перьями. Две взрослые птицы, осмотренные 23 июля 1969 г., находились в состоянии линьки: одна была лишена только второстепенных маховых, у второй все маховые перья были в линьке. Сухоносы, по наблюдениям в долине р. Тес-Хем, хорошо ныряют в быстром горном потоке, при опасности скрываются в зарослях на берегу [Головушкин, Щербак, 1976]. Стая из 17 особей встречена в пойме р. Сагил-Гол 12 мая 1977 г., и здесь же – 9 сухоносов в сообществе с многочисленными огарями в июле 1982 г. Тем не менее в 80-е гг. в котловине Больших Озер Монголии численность сухоноса резко сократилась [Головушкин, 1986].

С конца 80-х гг. и до настоящего времени численность сухоноса несколько возросла, и эти гуси значительно чаще стали встречаться на территории Убсунурской котловины, отмечают залеты в Тувинскую котловину. Так, на оз. Хадын 3 июня 1998 г. отмечена одиночная птица, которая в течение несколь-

ких дней держалась на южной оконечности озера. На приграничном участке с Монголией выводки этого гуся отмечены в низовьях р. Тес-Хем и на оз. Шара-Нур в Убсунурской котловине [Коблик и др., 1999]. Но наиболее оптимальные и благоприятные условия для гнездования сухоноса существуют в пойме р. Тес-Хем (*цветная вкладка*, рис. 24). В настоящее время здесь сухонос довольно обычный вид и в некоторых местностях даже превосходит по численности серого гуся. Так, во время наблюдений, проведенных в июне – июле 1989 г., в пойме р. Тес-Хем (Тэсийн-Гол) от горы Хайракан (Эрзинский кожуун) до устья (оз. Убсу-Нур) на 220 км речного маршрута было учтено 16 выводков сухоносов и 12 – серых гусей. С начала маршрута (г. Хайракан) и примерно до его середины встречались лишь гуси-сухоносы. Ниже по реке стали появляться и выводки серых гусей. В устье и в приозерных плавнях наблюдали уже только серых. Во второй половине июня у гусей происходит массовое вылупление птенцов, позднее выводки, объединяясь порой в смешанные стаи, мигрируют в направлении к озеру. Число птенцов в выводках у обоих видов было примерно одинаковым (в среднем по 4,3 птенца) [Савельев, Макаров, 2000]. Здесь же на песчано-галечниковых косах р. Тес-Хем (в меандре реки) в окрестностях горы Хайракан 25.05.2005 постоянно держались 2 и 4 сухоноса, поблизости встречены 4 особи серых гусей. Все птицы держались отдельно тремя группами. Ранее (13–15.05.2005) сухоносы были встречены на р. Тес-Хем ниже горы Хайракан – 3 и 5 особей (координаты: N 50°28'57"; E 94°51'34,3"; h–980 м) и одиночный. На р. Тес-Хем в урочище Цаган-Тологой 5–9 мая 2005 г. держались 3 сухоноса. Сухоносы (группами и одиночками, а также в сообществе с горными гусями – 20–25 особей) встречались по р. Тес-Хем от урочища Цаган-Тологой до горы Хайракан в мае 2007 г. В настоящее время сухонос (*Cygnopsis cygnoides L.*) достоверно гнездится только по долинам рр. Тес-Хем и Оруку-Шынаа в Убсунурской котловине (*цветная вкладка*, рис. 25). Севернее хребта Танну-Ола он встречается как залетный вид [Баранов, 1991; Емельянов, 2004].

Современное состояние сухоноса в Средней Сибири в целом критическое [Поярков, 2001; Горошко, 2002]. Сохранилась лишь популяция сухоноса в долине р. Тес-Хем и по Оруку-Шынаа, которая насчитывает по одним данным 100–110 особей [Баранов, 2007], по другим – до 300 особей [Емельянов, 2004]. Возможно, существуют гнездовья этих гусей и на крайнем юго-востоке Тувы (водосборная часть р. Ихэ-Тарисийн-Гол и правобережные при-токи р. Тес-Хем).

В более благополучном положении находятся популяции, населяющие водоемы Монголии, поэтому стабильность убсунурской группировки зависит и от состояния численности сухоноса на территории Монголии. Весьма перспективной в деле сохранения сухоноса является пойма р. Тес-Хем (от урочища Цаган-Тологой до устья) и р. Оруку-Шынаа, где есть оптимальные условия для обитания этого вида. При проведении мероприятий по охране и воспроизводству сухоноса необходимо учитывать особенности территориального размещения его в долине р. Тес-Хем, связанные с биотопическими предпочтениями и спецификой гнездовых станций этого вида. Еще в конце 80-х гг. указанные территории были рекомендованы в качестве ООПТ [Баранов, 1991], однако пока только пойма р. Оруку-Шынаа включена в кластер заповедника «Убсунурская котловина» [Путинцев, 2001].

Лебедь кликун *Cygnus cygnus* (L.). В публикациях первой половины XX в. лебедь-кликун приводится как гнездящаяся птица озер Тувы и Саян. В то же время летом на озерах Минусинской котловины был редок, однако довольно обычно встречался на пролете [Сушкин, 1914; Сушкин, 1938; Тугаринов, Бутурлин, 1911]. В настоящее время этот вид иногда встречается в Саянах [Ким, 1988]. В частности, в 1950-е гг. лебеди гнездились на озерах в долине р. Казыра [Ким, 1991]. В 1980-х гг. 2–3 пары кликунов обитали на Диких и Сухонаковских озерах в бассейне р. Ничка. Известны отдельные случаи гнездования этих птиц в Западном Саяне [Гаврилов, 1991]. В степных межгорных котловинах Саяно-Алтайской горной страны пребывание лебедя-кликуна носит эпизодический характер. В Минусинской котловине

кликун являлся редким «бродячим» видом [Прокофьев, 1987]. В то же время на отдельных озерах Хакасии (оз. Улуг-Коль, Беле) отмечается не только пребывание холостых особей, но и гнездование отдельных пар [Кутянина, Байкалов, 1996; Прокофьев, Кустов, 1997]. По всей вероятности, неполовозрелые особи отмечались на оз. Тагарское (1 особь в июне 1991 г.), Большой Кызыкуль (2 одиночки 11 мая 1990 г.), Интиколь (5 птиц летом 1989 г. и 3 особи в июне – августе 1997 г.), на Лебедевском пруду (пара птиц в июле – августе 1995) [Красная книга Хакасии, 2004]. Имеются данные о пребывании неразмножающихся особей кликуна под г. Красноярском и в бассейне р. Кан [Валух, 1996]. Гнездование этого вида отмечено на водоемах северной и юго-западной окраин Тоджинской, Тере-Хольской и Белинской котловин, а также на некоторых озерных комплексах хребта Академика Обручева [Баранов, 1991]. Довольно обычен кликун на озерах Убсу-Нурской котловины и в Монголии [Савченко, 1983; Забелин, Аракчаа, 1991]. На весеннем и осеннем пролетах этот вид еще встречается на оз. Хадын, Чагытай, Мушкен-Холь, Азас, Нойон-Холь [Забелин, Аракчаа, 1991]. В тростниках на юго-западной части оз. Хадын пара лебедей гнездилась 2 июня 2005 г.

Редкая птица пойменных местообитаний и гнездится в Убсунурской котловине только по рр. Оруку-Шынаа, Тес-Хем, Орохин-Гол. Лебеди обитают по этим рекам лишь в нижнем течении, поскольку там образуется много стариц и озерков лагунного типа с сильно разросшимися тростниками. На гнездовье в этой местности лебедь-кликун довольно обычен. В мае 2000 г. на маршруте 10 км по р. Оруку-Шынаа были встречены три пары. Одиночный лебедь-кликун отмечен на оз. Хадын 08.06.1998. Самец был добыт из пары 15.05.2000 на разливах Оруку-Шынаа (Южная Тува). Птица еще не приступала к размножению – гонады очень слабо развиты (28,6 x 10,2; 25,3 x 8 мм), правая гонада деформирована. На маршруте протяженностью 10 км по р. Оруку-Шынаа в 15 км ниже с. О-Шынаа 14.05.2000 были обнаружены 4 пары лебедей. На акватории оз. Убсу-Нур, южнее устья Тэсийн-Гол 7 июля 1989 г. наблюдали 8 особей, в том числе три пары. Судя по поведению птиц, все они были с

выводками [Савельев, Макаров, 2000]. Зоологи ГДР в августе 1964 г. не видели лебедей ни на северо-западном, ни на южном побережье озера [Piechocki, 1968], а А.П. Савченко наблюдал в течение лета 1980 г. в северной части оз. Убсу-Нур стаю из 28 птиц. Таким образом, наиболее предпочитаемыми станциями этих птиц, как для гнездования, так и для линьки неразмножающихся особей, являются труднодоступные тростниковые займища по рекам, впадающим в Убсу-Нур, а также вдоль северного и восточного побережья озера.

Большая белая цапля *Egretta alba* L. Северная граница ареала еще в начале XX столетия проходила в Северо-Западной Монголии по оз. Хара-Ус-Нур [Сушкин, 1938]. К настоящему времени этот вид значительно расширил свой ареал к северу. Гнездящиеся птицы обнаружены по северному побережью оз. Убсу-Нур и по р. Тес-Хем. Залетные птицы отмечались в пределах исследуемой территории довольно регулярно и раньше. Так, в августе 1946 г. на болоте у с. Хандагайты в течение нескольких дней наблюдали белую цаплю. Кроме того, ее видели в конце июня в других частях Убсунурской котловины и на оз. Торе-Холь [Янушевич, 1952]. Самая северная встреча взрослой птицы была в начале июня 1957 г. около Угояна, в верховьях Подкаменной Тунгуски [Сыроечковский, 1959]. Белая цапля была обнаружена в Минусинской котловине 8 октября 2005 г. на оз. Усполь Усть-Абаканского р-на Хакасии (экземпляр хранится в зоологическом музее Хакасского государственного университета, г. Абакан).

Ещё в конце 70-х гг. прошлого столетия белая цапля не гнездилась на оз. Убсу-Нур. В настоящее время там она довольно обычная гнездящаяся птица. На участке тростниковых зарослей вдоль береговой линии российской территории (6–8 км) 9 июня 2003 г. были встречены 3 особи. Численность ее в мае 2006 г. составила 4 встречи на 3 км вдоль тростниковых зарослей северо-восточного берега озера. От горы Хайракан (Эрзинский кожуун) до устья р. Тес-Хем в плавнях регулярно встречается большая белая цапля [Савельев, Макаров, 2000]. В весенне-летний период 2004 г. отмечено постоянное пре-

бывание белой цапли на оз. Торе-Холь Эрзинского кожууна [Даваа, 2005].

Таким образом, *Egretta alba* расселилась до 50°45' с. ш. и в настоящее время является обычным видом Убсунурской котловины.

Камышница *Gallinula chloropus* (L.). Птица южных приводных зарослей России. В Западной Сибири она распространена на север до 56° с.ш., в области Алтая – до 50-й параллели, восточнее северная граница ареала проходит по Северной Монголии и Юго-Восточному Забайкалью [Степанян, 1990]. Таким образом, северная граница ареала данного вида огибает территорию Средней Сибири, и вновь камышница появляется в Забайкалье, создавая, таким образом, некий разрыв видового ареала, возникшего в результате зырянского оледенения, распространяющегося клином на территории Средней Сибири. Следует отметить, что камышница не была найдена в пределах среднесибирской части Алтай-Саянского экорегиона исследователями первой половины XX в. Однако в большом числе останки камышницы найдены в плейстоценовых и голоценовых отложениях по долине Енисея около Красноярска и в плейстоцене Северо-Западного Алтая [Мартынович, 2004]. Эти находки позволяют предполагать, что данный вид в доледниковый период времени обитал по всей южной части Средней Сибири.

Впервые в пределах Алтай-Саянского экорегиона камышница была обнаружена в летний период 1979 и 1981 гг. в тростниковых зарослях Черного озера на территории Хакасии [Прокофьев, 1987], где местные рыболовы отмечали ее и раньше. В гнездовой период в мае 1991 г. камышница была обнаружена в Убсунурской котловине, где она держалась в тростниковых займищах по долинам рр. Оруку-Шынаа, Кош-Терек и Орохин-Гол, а также по небольшим пресным и солоноватым озеркам около оз. Убсу-Нур. Здесь на р. Оруку-Шынаа 14 мая 1991 г. был добыт самец из пары и имел хорошо развитые гонады [Баранов, 1996]. В весенний период камышницу неоднократно отмечали по тростниковым зарослям поймы р. Чулым [Красная

книга Хакасии, 2004], а в 1996 г. в этой местности охотниками был добыт один экземпляр (хранится в зоомузеи СФУ). Камышница (♂) была добыта 26 апреля 1999 г. из стаи, состоящей из 250–300 особей, кормившихся на лугах рядом со старицей р. Терехтюль около дер. Петропавловка Емельяновского района Красноярского края. Таким образом, камышница на современном этапе восстанавливает некогда утраченный ареал на территории южной части Средней Сибири. Расселение происходит по двум направлениям – по трансформированным ландшафтам Минусинской котловины и северным водоемам Убсунурской котловины. В Центральной Туве камышница не встречалась.

Колпица *Platalea leucorodia* L. Эта редкая птица еще в конце XIX в. гнездилась в Минусинской котловине. Взрослую особь добывали в устье р. Абакан в июне 1878 г., а в августе здесь же была добыта молодая птица, лишь недавно оставившая гнездо. В июне 1892 г. видели одиночную колпицу в низовьях р. Туба [Сушкин, 1914]. Двух колпиц встречали в летний период 1963 г. в нижнем течении р. Абакан и в сентябре этого же года двух птиц добыли в среднем течении р. Она. В июне 1986 г. колпица была отмечена на р. Абакан в окрестностях Сафьяново [Прокофьев, 1987]. В урочище Сорокоозерки в конце августа 1989 г. отмечался выводок из 6 особей. Молодая птица-подранок была доставлена в Абаканский зоопарк. В октябре 1990 г. две взрослые птицы добыты в районе г. Саяногорска. В конце августа 1991 г. 5 колпиц отмечены на оз. Улуг-Коль. В урочище Трехозерки, в пределах колонии серых цапель 2 взрослые птицы отмечались с 12 сентября по 12 октября 1995 г. В июле 1998 г. одиночную особь часто встречали рыболовы на старице р. Абакан, в районе с. Шалгино. В последнее десятилетие колпица не встречается на территории Минусинской котловины, тем не менее еще возможны залеты неразмножающихся птиц.

Тува является северной границей распространения колпицы в Алтай-Саянском экорегионе. В начале XX в. ее обнаружили на берегу оз. Убсу-Нур, где пара этих птиц постоянно прилетала кормиться на болотистый берег озера [Тугаринов, 1916].

По имеющимся сведениям, эта птица встречалась на р. Хемчик около устья р. Чадан, а самка была добыта 9 июля 1918 г. на р. Уюк [Кожанчиков, Герасимов-Морачинский, 1923]. Позднее были получены от охотника лапы, клюв, крылья колпицы, добытой на р. Чадан, этот же охотник сообщил о встрече в том же году (18.07.1947) еще трех пар [Янушевич, 1952]. В последние два десятилетия XX в. колпица не встречалась на территории Тувинской котловины.

Южнее хребта Танну-Ола этот вид был найден на небольшом соленом озере в окрестностях с. Бай-Даг (Эрзинский кожуун). Здесь была добыта 21 июля 1957 г. молодая колпица [Спасский, Сонин, 1959]. Эти же авторы в конце июля наблюдали колпицу в среднем течении р. Нарын-Гол. В июле 1958 г. на оз. Торе-Холь Эрзинского кожууна неоднократно отмечали колпиц парами и одиночными птицами [Флинт, 1962]. Во время орнитологических работ на оз. Торе-Холь с 28 августа по 25 сентября 1980 г. колпица встречалась очень редко. За время наблюдений только одна птица пролетала 30 августа на юго-запад [Савченко, Емельянов, 1984]. Несколько позднее (10.05.1982) была добыта взрослая птица, а 18 мая – молодая прошлого года. Три птицы отмечены весной 1982 г. на оз. Торе-Холь, пара птиц и две одиночные встречены 25 апреля и 8 июня 1980 г. на оз. Убсу-Нур [Савченко и др., 1986].

В июне 1980 г. в течение длительного пребывания на оз. Убсу-Нур неоднократно наблюдались пара колпиц и одиночные птицы, кормящиеся по мелководным с илистыми берегами озерам и на мелких лагунных озерках, заросших тростником. В 1989 г. на оз. Торе-Холь Эрзинского кожууна было отмечено: 4 мая – 8 колпиц, 1 июня – одиночная птица, 3 июня – пара колпиц.

Общая численность колпицы в конце 80-х гг. на территории Тувы составляла не более 20–25 особей (оз. Торе-Холь и Убсу-Нур – в пределах территории России).

В настоящее время численность колпицы на оз. Убсу-Нур и по долине р. Тес-Хем значительно возросла. В июне – июле

1989 г. по тростниковым зарослям вдоль поймы р. Тес-Хем нередко встречались одиночные и по 3–4 птицы. На песчано-илистых отмелях в районе впадения Тесийн-Гол (Тес-Хем) и Джирагийн-Гол наблюдали стаи от 10 до 100 неразмножающихся особей. В двух гнездах, найденных 7 июля 1989 г., было по два уже оперившихся птенца. С учетом других колоний, описанных в северо-западной части озера [Piechocki, 1968], общую численность колпиц следует оценить не менее чем в 300 взрослых особей [Савельев, Макаров, 2000]. На территории Западной Монголии в котловине Больших Озер колпица довольно обычный вид. Так, 3 особи встречены 11 июня 2001 г. в пойме р. Ховд. На юго-западном побережье оз. Хара-Ус-Нур 12 июня 2001 г. отмечены две группы (по 2–3 особи) колпиц. В течение двух дней 22–23.09.2001 стая колпиц, насчитывающая 32 особи, кормилась на заливных лугах в юго-западной оконечности озера [Баранов и др., 2003]. В пределах территории России по тростниковым зарослям долины р. Оруку-Шынаа (ниже пос. О-Шынаа) 15 мая 2000 г. встречены две пары колпиц, которые держались у открытой воды с илистыми берегами. Пара этих птиц встречена 8 июня 2003 г. в тростниках на юго-восточном берегу оз. Амдайгын-Холь. На оз. Убсу-Нур 10 июня 2003 г. колпица была обычной птицей, на 5 км маршрута по тростниковым займищам было отмечено 5 особей. Здесь же 29 мая 2006 г. отмечены 4 особи и через 1,5–2 км – еще пара. На основании вышеуказанных сведений можно сделать вывод, что численность колпицы возросла, и она стала значительно чаще встречаться на оз. Убсу-Нур и в его окрестностях. В связи с чем этих птиц стали чаще отмечать и на других озерах, а также по поймам рек. В пойме р. Тес-Хем 25 мая 2005 г. встречена пара птиц в сообществе с 4 гусями-сухоносами, которые кормились на песчано-галечниковой косе с илистыми берегами. В это же время четыре колпицы обнаружены в междуречье рр. Кош-Терек и Орохин-Гол на небольшом озерке с илистыми берегами и тростниковыми зарослями. Колпицы стали встречаться и в Тувинской котловине, где 24 июля 2006 г. одиночная

птица кормилась в пойме р. Чадан, в 1,5 км от одноименного города.

На оз. Дус-Холь Эрзинского кожууна 27 сентября 2006 г. в течение двух дней держались шесть колпиц.

На основании приведенных данных следует, что Убсунурская котловина в течение XX в. является северным пределом распространения вида на территории Алтай-Саянского экорегиона. В течение столетия регулярное гнездование этого вида известно лишь на оз. Убсу-Нур и по поймам рр. Тес-Хем и Оруку-Шынаа, а в отдельные годы – на оз. Торе-Холь и Амдайгын-Холь. Обнаружение колпицы на гнездовании в Минусинской котловине в первой половине XX в. связано с естественными пульсациями ареала в годы высокой численности в Убсунурской котловине и Северо-Западной Монголии. Другие встречи этих птиц являются трофическими перемещениями либо залетными особями неразмножающейся части популяции.

Говорить о явном сокращении ареала вида в XX столетии, по-видимому, нет оснований, так как колпица является сильно флуктуирующим видом, и в отдельные годы с высокой численностью монгольской популяции птицы могут гнездиться в зоне пессимума в более или менее подходящих условиях за пределами ареала. Более того, как отмечалось выше, в последнее десятилетие численность колпицы в указанных местностях значительно возросла, поэтому в начале XXI в. отдельные особи начали встречаться севернее границ ареала вида. Численность колпицы на территории Тувы (оз. Тере-Холь, Амдайгын-Холь и Убсу-Нур – в пределах России, рр. Тес-Хем, Орохин-Гол и Оруку-Шынаа) в 2005–2006 гг. составляла около 90–100 особей.

Серый гусь *Anser anser* (L.). Гнездование этого вида связано с нижним течением р. Тес-Хем и всей р. Оруку-Шынаа. Здесь численность его составляла 5–6 пар на 10 км маршрута. В зарослях тростникового займища по р. Оруку-Шынаа 29 мая 2006 г. обнаружена кладка из 4-х насиженных яиц серого гуся (рис. 26.).



Рис. 26. Кладка серого гуся *Anser anser* (L.) в тростниковых зарослях р. Оруку-Шынаа, Убсунурская котловина, май 2006 г.

Здесь же держались отдельно две стаи по 15–20 особей. В период осенних миграций в этих же местностях отмечаются высокая численность серых гусей на оз. Убсу-Нур и по рр. Оруку-Шынаа, Орохин-Гол, Кош-Терек, оз. Торе-Холь. Численность стай достигала нескольких тысяч особей, и создавалось впечатление массовых миграций этого вида в западном направлении.

Эти массовые осенние скопления серых гусей связаны с трофическими перемещениями значительной части монгольской популяции в долины указанных рек, на северное и северо-восточное побережье оз. Убсу-Нур.

Большой баклан *Phalacrocorax carbo* L. С начала и до середины прошлого столетия большой баклан отмечался как крайне редкий вид на территории Тувы и Северо-Западной Монголии [Сушкин, 1938; Янушевич, 1952]. Однако уже в конце 80-х годов он был довольно обычным на северном и северо-восточном побережье оз. Убсу-Нур и по долине р. Тес-Хем. Численность его заметно возросла, что привело, по-видимому, к расселению севернее границ ареала. В настоящее время

гнездовья этого вида связаны в основном с нижним течением р. Тес-Хем и оз. Шара-Нур (*цветная вкладка*, рис. 27). Высокая численность этого вида отмечена в начале августа 2012 г. по р. Каа-Хем, где встречались стаи от 5 до 20 особей. Однако иногда они отмечаются и в Тувинской котловине по пойме р. Чадан.

Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* (L.). Этот орлан устраивает гнёзда на отдельно стоящих деревьях поблизости от реки или небольших озерков в пойме рр. Тес-Хем, Оруку-Шынаа и Кош-Терек. Здесь было обнаружено несколько гнезд этого вида (рис. 28).

Таким образом, со специфичными условиями нижнего течения рр. Тес-Хем, Оруку-Шынаа, Орохин-Гол, Кош-Терек связана околородная группировка птиц, которые, за исключением некоторых видов, обитают только в Убсунурской котловине и в других местностях описываемой области не гнездятся.



*Рис. 28. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* с птенцом в первом пуховом наряде (второе яйцо – болтун) на одиночно стоящем тополе в долине р. Тес-Хем, июнь 2000 г.*

5.2. Формирование экотипов в условиях интразональных лесных сообществ зональных степей Средней Сибири

Периферийные популяции, находясь в условиях пессимума, являются более пластичными, вследствие чего они могут изменять спектр экологических потребностей и адаптируются к новым условиям существования. Формирующиеся в специфичных условиях популяции с новыми адаптивными особенностями называются экотипами. Распространение по умерной растительности отдельных видов может быть объяснено реализацией некоторых скрытых потенций экологической пластичности в специализированных условиях региона. Гнездятся сизая чайка, мохноногий курганник, горный гусь на деревьях в поймах рек, черный коршун, чеглок и черный аист – на припойменных скальных обнажениях и др., последние используют биотопы пойменной растительности как трофические уголья. 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. На этой основе в таких условиях формируются экологические популяции (экотипы) со специфичными адаптациями к несвойственным для них местообитаниям.

Разработка концепции периферийных популяций политических видов при всей очевидной значимости этой фундаментальной задачи по-прежнему далека от завершения. Одна из причин – отсутствие специальных исследований, выполненных на конкретных видах животных в условиях пессимума на границах их ареалов [Ивантер, 2006]. Известно, что к периферии ареала комплекс оптимальных условий существования вида становится пятнистым, что приводит к мозаичности распределения популяций. Здесь формируются небольшие по размерам и численности микропопуляции с характерной для них наследственной изменчивостью – это является материалом для процессов первичного формообразования.

В условиях островных степей и лесостепи Средней Сибири формируются весьма характерные аномальные гнездования целого ряда птиц, как правило, у видов, находящихся на пределе распространения, например, у мохноногого курганника, горного гуся, сизой чайки, которые освоили нетипичное для них гнездование на деревьях в умерных лесах зональных степей и полупустынь. Так, у популяций *Buteo hemilasius* Tem., являющегося эндемиком и типичным петрофильным видом Центральной Азии, на северных пределах распространения сформировался экотип, адаптированный к пойменной высокоствольной древесной растительности степной зоны 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 [Баранов, 1991, 2007, 2012]. Скорость расселения этого вида довольно высока. Уже в 70-х гг. его находят в Гагульской котловине [Сыроечковский, Безбородов, 1987]. Мохноногий курганник приведен как редкая, возможно гнездящаяся птица горных степей, скал и каменных россыпей для приенисейской части Западного Саяна [Соколов и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985]. В августе 1983 г. его отмечают около оз. Беле в Хакасии [Прокофьев, 1987]. В пределах Минусинской котловины чаще стал встречаться со второй половины 1980-х гг. 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. Отдельные птицы и пары зарегистрированы в Уйбатской степи (окр. Оз. Улуг-Холь, Потага, Юсь-Коль, урочище Талое озеро), несколько встреч отмечено в районе низкогорного массива Оглахты, а также в окрестностях сс. Московское и Вершино-Биджи. В северной части Хакасии он отмечен в окрестностях оз. Белё (урочища Арамчаки, Красное озерко) в мае 1997, 1999–2002, августе 1996, августе – сентябре 1998–2001 гг. [Красная книга Хакасии, 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 отме-

чена 12 июня 2004 г. в окрестностях с. Шалаболино, а 17 июня этого же года одиночная особь встречена над горой Бугуртак (р. Туба) Курагинского района. Пара птиц отмечена 27 мая 1999 г. в окрестностях оз. Интиколь. Здесь же вблизи пос. Толстый Мыс 21–25.06.2006 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. Гнездование на деревьях в умерных лесах свойственно для этого вида по южному шлейфу хребтов Западный и Восточный Танну-Ола (рис. 29), в Тувинской и Усинской котловинах [Баранов, 1991].

Все найденные гнезда мохноногого курганника севернее Саянских гор были обнаружены исключительно на деревьях в умерных лесах островных степей Средней Сибири.



Рис. 29. Гнездо мохноногого курганника на дереве, пойма р. Харалыг-Хем, Восточный Танну-Ола, июнь 2007 г.

Самое северное нахождение мохноногого курганника на гнездовье известно с территории Хакасии (54°30' с. ш.). Гнез-

дящаяся пара была обнаружена 18.06.1999 в Ширинском р-не Хакасии. Гнездо размещалось в пойменном разреженном лесу на тополе, в нем было 3 птенца во втором пуховом наряде в возрасте 16–18 суток. Птенцы в гнездовом наряде найдены 29.06.2004 на территории Минусинской котловины в умерном лесу р. Таштып. Гнездо располагалось на высокоствольной лиственнице (*цветная вкладка*, рис. 30).

Сплошных лесных массивов мохноногий курганник избегает, не гнездится и в горно-лесном поясе. Формирование эко-типа в специализированных условиях региона позволило виду расселиться по территории Средней Сибири с широт $51^{\circ} 30'$, где они обитали в начале XX в., до 55° с. ш., освоив своеобразную экологическую нишу.

Определенные скрытые потенции экологической пластичности свойственны и для горного гуся *Eulabeia indica* Latham. В пределах ареала этот вид обычно устраивает гнёзда либо на земле по берегам высокогорных озер [Тристан, Звескин, 1960; Потапов, 1966], либо в нишах и на уступах скальных обнажений и останцев [Степанян, Болд, 1983; Баранов, 1991, 2003]. В условиях Урэгнурской и Убсунурской котловин горный гусь гнездится на высокоствольных деревьях, как правило, в гнездах черного коршуна (*цветная вкладка*, рис. 31).

Иногда занимает гнёзда мохноногого курганника и орла-карлика [Баранов, 1979, 1986, 1991, 2007, 2012]. Ранее гнездование горного гуся в таких условиях было отмечено лишь для долины р. Толы в Северной Монголии [Козлова, 1930]. В последнее время обнаружено гнездование гусей на ельниках в долине р. Тес-Хем на сопредельной территории Монголии. Найдены гнездовья горных гусей на скалах по долинам рек – по р. Тес-Хем, её правым притокам, стекающим с хребта Сангилен (*цветная вкладка*, рис. 32).

В пойме р. Каргы, где обитали горные гуси, растительность умерного типа представлена преимущественно зарослями ивы и тополя (*Populus laurifolia*), изредка с примесью одиночных лиственниц (*Larix sibirica*), чередующимися с обширными разреженными низкотравными лугами, местами кормления горных гусей.

Площадь древесно-кустарниковой растительности урочища Семигорки занимает 16 га (1,597 км²). Значительная часть поймы (общая ее площадь 3,316 км²) лишена растительного покрова и представлена песчаными и песчано-каменистыми участками. Левобережная пойма окаймлена широкой полосой зарослей караганы, резко ограниченных от опустыненной степи, полого поднимающейся на склоны хр. Цаган-Шибэту. Правый берег выработан основным руслом р. Каргы и образует мощный эрозионный обрыв. За ним начинаются степь и поля, засеваемые зерновыми, на которых по весне, кроме горных гусей, кормятся многочисленные огари (*Tadorna ferruginea*). Река, ширина которой 10–15 м и глубина в среднем 50–70 см, образует множество протоков с галечниковыми и песчаными косами. Сама пойма сухая, без заболоченных участков. С обеих сторон над ней поднимаются крутые обрывистые аллювиальные террасы, достигающие высоты 10–15 м, благодаря чему умерная растительность оказывается укрытой в глубоком каньоне. В конце мая и начале июня вдоль реки еще сохраняются обширные наледи, существенно сглаживающие градиенты зональных климатических факторов в заключенной между обрывами части поймы (ширина ее здесь не более 250–300 м), приближая условия к высокогорным. Именно это место, несмотря на то что рядом по верху обрыва проходит довольно оживленная автодорога, а в 50–100 м работают сельскохозяйственные машины, избрали гуси для гнездования. Высокоствольная растительность, необходимая для устройства гнезд черным коршунам и горным гусям, распространена в пойме р. Каргы (монг. Харигийн-Гол) на монгольской территории лишь на 3–4 км от государственной границы, далее к оз. Урэг-Нуру деревьев нет. Поэтому почти вся гнездящаяся часть популяции горных гусей сосредоточена на территории Тувы.

В долине р. Тес-Хем горные гуси освоили припойменные скальные обнажения и откладывают яйца на уступах и в нишах скал. Пары гусей очень консервативны и многие годы используют одни и те же скальные укрытия для гнездования (рис. 33).

Горные гуси, гнездящиеся на скалах береговых обнажений, обычно поселяются отдельными парами и необязательно около гнезда хищника или небольшими группами по 2–3 пары, тогда поблизости обязательно гнездится пара хищных птиц. При гнездовании на скалах гуси сами строят гнездо на уступе либо в нише в верхней части скального обнажения. В таких случаях гнездо сооружено из сухих стеблей трав (измельченные злаки, осоки и др.) вперемешку с пухом гусыни, имеет плотный пуховой лоток. 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, как правило, размещается в небольшом углублении.



*Рис. 33. Многолетнее гнездовье горного гуся *Eulabeia indica* на припойменных скальных обнажениях р. Тес-Хем в урочище Цаган-Тологой, Убсунурская котловина, 2007 г.*

При выборе места гнездования гусям необходима галечниково-песчаная коса, открытая к воде, на которой обычно держится самец

и слетает кормиться самка. Больших колоний не образуют. В восточной части Тувы гнездование горных гусей на деревьях не обнаружено. Одной из причин, видимо, является низкая численность здесь хищных птиц – поставщиков гнездовых платформ.

В условиях гнездования на деревьях гуси совершенно не принимают участия в строительстве гнездового сооружения. Обычно черные коршуны подновляют свое прошлогоднее гнездо, а гуси его занимают. Иногда процесс обновления гнезда коршунами и откладка яиц гусями в это же гнездо идут в одно время. В таких случаях образуются двухъярусные кладки гусей. Нижний ярус, состоящий из одного, реже – двух яиц, коршун закладывает содержимым лотка, а остальные яйца откладываются сверху. Гуси только несколько углубляют (до 8–10 см) лоток и выстилают его пухом, образующим по всему краю плотный, заворачивающийся внутрь валик. Количество пуха варьирует и коррелирует, по видимому, не только со степенью насиженности кладки, но и с ее величиной. Так, в гнезде с тремя ненасиженными яйцами пух отсутствовал, а в гнездах с сильно насиженными тремя яйцами его масса была 21,6 г, с пятью – 28,35 г, с девятью – 38,1 г. (рис. 34).



Рис. 34 Кладка горного гуся *Eulabeia indica* Latham в гнезде черного коршуна *Milvus migrans* Bod. на тополе, р. Каргы, урочище Семигорки, Урэгнурская котловина, май 2005 г.

Пух в гнезде довольно прочно сцеплен, и сильные ветры не разрывают пуховой лоток, который ветром заворачивается иногда на насиживающую птицу. Гусыня при каждом возвращении в гнездо тщательно сцепляет и аккуратно укладывает отдельные пушинки. В тех случаях, когда гуси бросают кладку или покидают гнездо после оставления его птенцами, пуховой лоток разрушается в течение 1–1,5 суток.

Контакт горного гуся с черным коршуном в репродуктивный период возник, наверное, задолго до его перехода в Туве и на севере Монголии к размножению в гнездах этого хищника, устроенных на деревьях. Будучи убиквистом, коршун, гнездование на деревьях для которого, несомненно, первично, издавна селится в безлесных горах, пустынях и степях на скалах или береговых уступах.

В результате в центрально-азиатской части ареала горного гуся, от восточного Тибета [Schafer, 1938] до оз. Урэг-Нур в Монголии [Pichocki, 1968], его, наряду с весьма характерным для тех условий мохноногим курганником (*Buteo hemilasius*), находили живущим не просто в одном биотопе, а буквально бок о бок с горным гусем. То, что в подобной ситуации горный гусь при дефиците гнездовых мест отдает предпочтение постройкам *B. hemilasius*, можно, вероятно, объяснить не только многочисленностью курганника, но и тем, что флегматичный и довольно слабый этот хищник не в состоянии оказать сопротивление гусям, изгоняющим его из собственного гнезда. Полностью исключить возможность использования гусями гнезд черного коршуна, расположенных в скалах и обрывах, пока не следует, хотя до сих пор подобные случаи не описаны. Можно предположить, что когда горный гусь, сформировавшийся как вид в условиях гор Центральной Азии, достиг в своем расселении к северу нынешнего предела распространения, то оказался в обстановке, сочетающей благоприятные защитные и кормовые условия с отсутствием привычных мест для гнездования. Однако давнее сожительство с хищными птицами, по-видимому, позволило ему увидеть в устроенных на деревьях гнездах черного коршуна платформы, подходящие для

откладки яиц. Неагрессивность коршуна, его склонность к образованию колоний, а главное – поздние сроки размножения, исключаящие конфликты, которые неизбежны при необходимости захвата занятых хозяевами гнезд, могли очень облегчить переход горных гусей к полудревесному образу жизни, причем без существенной перестройки их поведения.

Взаимоотношения между гусями и коршунами не исчерпываются лишь значением последних как поставщиков гнездовых сооружений. Существуют, по-видимому, более глубокие биотические и этологические связи между этими видами. Во-первых, гнездование гусей под покровительством коршуна позволяет им обеспечить сохранность яиц в процессе яйцекладки. Гнездящийся поблизости коршун становится в это время стражем их яиц, поскольку активно охраняет свой гнездовой участок, в пределах которого находится и гнездо гусей. Коршун изгоняет с территории своего гнездового участка не только других птиц, но и представителей своего вида. Поэтому рядом с гнездящейся парой коршунов поселяются, как правило, 1–3 пары горных гусей. Во-вторых, коршун (насиживающая самка) значительно раньше обнаруживает приближающуюся опасность и слетает с гнезда. Гусыни реагируют на это однозначно – затаиваются в гнезде. Поэтому с земли их заметить довольно трудно.

Врагов у горных гусей в условиях гнездования на деревьях немного. Основную опасность представляют врановые, особенно ворон, который довольно обычен в долине р. Каргы. Но при условии покровительства черного коршуна и этот фактор снижается до минимума. Поэтому отход кладок горных гусей относительно мал.

Впервые в урочище Семигорки в мае 2006 г. дважды было обнаружено, что насиживающих гусынь прямо с гнезда отлавливал беркут. Пойманных гусынь он ощипывал здесь же, под кустом караганы. Кладки, отложенные гусями на скалах, подвержены также воздействию наземных хищников – корсака, манула, волка и собак. Наибольшую же опасность для гусей в репродуктивный период представляет чело-

век, являясь основным фактором отхода яиц, снижения численности популяции и, более того, исчезновения этого уникального поселения горных гусей. Основная причина – интенсивная рубка деревьев и заготовка ивовых ветвей местными чабанами в долине р. Каргы и распашка в весенний период небольших участков поймы в пределах колонии под зерновые и некоторые другие виды работ. Иногда случается прямое истребление горных гусей на колонии и даже с гнезд, что особенно недопустимо.

В результате учетных работ, проведенных в 2005–2006 гг. на территории урочища Семигорки, путем осмотра всех гнездовых сооружений хищных птиц было установлено, что число гнездящихся пар горных гусей и черных коршунов в пойме р. Каргы сильно сократилось. Всего в пределах урочища Семигорки 14–16.05.2005 обнаружено одно жилое гнездо (кладка – 2 яйца) орла-карлика (*Hieraaetus pennatus*) и 28 гнездовых сооружений черного коршуна, из них 9 – жилых, а 4 гнездовые платформы были заняты горными гусями, остальные сохранившиеся гнезда оказались непригодными для жизнедеятельности. Следовательно, в 2005 г. размножались 5 пар горных гусей – это почти в 3 раза меньше, чем в 1988 г., и в 5 раз меньше, чем в 1995 г. [Баранов, 1991, 1998, 2006]. В 2006 г. в пределах урочища Семигорки гнездились также 5 пар горных гусей. Расстояние между их гнездами составляло: 955, 820, 432, 938 м. Гнездящиеся гуси рассредоточились по пойме р. Каргы (рис. 35).

Птенцы пяти гнездящихся пар успешно покинули гнездовые сооружения к началу июня. Последний выводок покинул гнездо 04.06.2006.

В связи с сокращением гнездовых платформ черного коршуна в урочище Семигорки горные гуси стали поселяться в гнездах этого хищника, который гнездится индивидуально выше по пойме р. Каргы.

В настоящее время горные гуси рассредоточиваются по умеренному лесу р. Каргы вдоль хребта Хурен-Тайга и выше пос. Мугур-Аксы, до границы высокоствольной растительности.

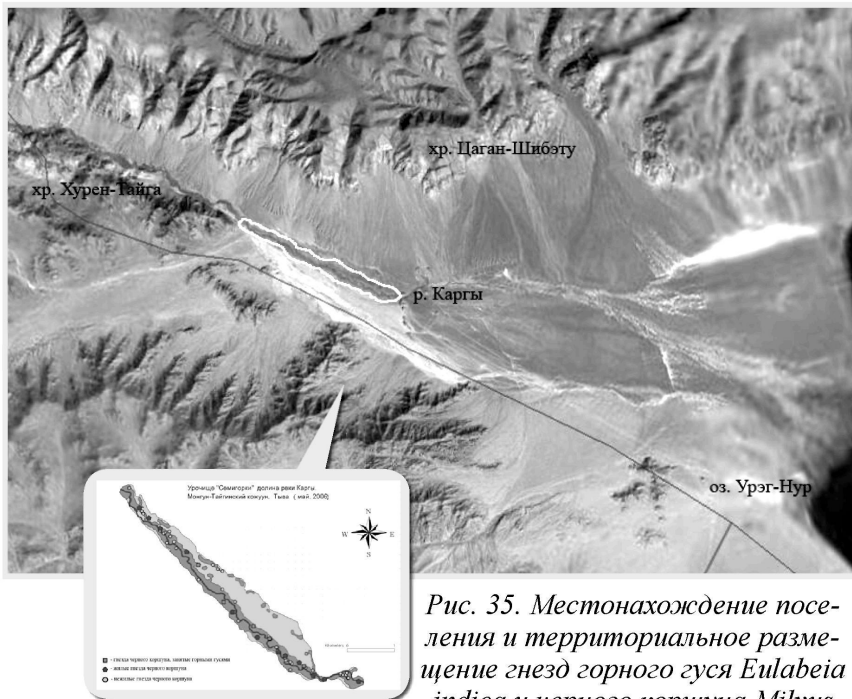


Рис. 35. Местонахождение поселения и территориальное размещение гнезд горного гуся *Eulabeia indica* и черного коршуна *Milvus tigrans* в долине р. Каргы, Урэг-Нурская котловина, май 2006 г. (космический снимок)

Общая численность черного коршуна вместе с неразмножающейся частью популяции также сократилась (в сравнении с 1988 г.) в 3 раза и составила лишь 33–35 особей, в связи с чем в 2–2,5 раза уменьшилось общее число гнездовых сооружений в пойме р. Каргы. В 2006 г. всего в пределах урочища Семигорки обнаружено 56 гнездовых сооружений черного коршуна, из них 12 заняты хищниками и 5 – горными гусями. Из незанятых гнездовых сооружений, на наш взгляд, только 16 являлись более или менее пригодными для гнездования горных гусей. Жилые гнезда хищников размещались на расстоянии от 160 до 1607 м одно от другого. Основной причиной такого сокращения численности местной популяции черного коршуна явилось, прежде всего, снижение уровня трофической базы в

результате опустынивания близлежащих сельскохозяйственных полей, которое привело к исчезновению грызунов и мелких зайцеобразных, являющихся его основными кормовыми объектами. Кроме того, при колониальном поселении у черного коршуна снижается плодовитость: так, в 2005 г. всего в 9 кладках было отложено 21 яйцо, из них в 6 кладках по 2 яйца и только в 3 по 3 яйца; в 2006 г. всего в 12 кладках – 22 яйца, из них в 3 по 1 яйцу, в 8 по 2 яйца и только в одном 3 яйца. При индивидуальном гнездовании *Milvus migrans* на других территориях, как правило, кладки у него составляют 3–5 яиц.

Следует отметить, что сокращение численности черного коршуна в пределах урочища Семигорки повлекло катастрофическое увеличение врановых, в частности сороки [Баранов, 2006].

Несмотря на то что данная территория входит в охранную зону кластера «Монгун-Тайга» заповедника «Убсунурская котловина», антропогенное влияние на уникальное поселение горных гусей по-прежнему сохраняется. Продолжающиеся вырубки высокоствольных деревьев, заготовка ивовых ветвей в весенний период и фактор беспокойства во время гнездования птиц приводят к сокращению численности и территориальному перераспределению гнездящихся пар.

Основными причинами современного снижения численности популяции горных гусей в Урэгнурской котловине, в частности в урочище Семигорки, являются: 1) исчезновение грызунов и мелких зайцеобразных на сельскохозяйственных полях Каргинской долины в результате их опустынивания; 2) резкое снижение численности популяции черного коршуна – основного поставщика гнездовых платформ для горного гуся; 3) уменьшение числа гнездовых сооружений в пойме р. Каргы, необходимых для жизнедеятельности горных гусей; 4) увеличение численности врановых (особенно сорок) – основных врагов горных гусей в условиях гнездования на деревьях; 5) перемещение части популяции горных гусей на территорию Монголии и рассредоточение вверх по р. Каргы; 6) разрушение имевшихся в пойме искусственных гнезд либо их непригод-

ность для гнездования гусей; 7) антропогенное влияние – вырубки высокоствольных деревьев, заготовка ивовых ветвей, фактор беспокойства.

Все указанные причины, повлиявшие прямо или косвенно на состояние численности горных гусей, явились следствием непродуманной деятельности человека. Распаханные горные степи в течение ряда лет засеивались под зерновые, а в последнее десятилетие они были заброшены и в результате ветровой эрозии превратились в «мертвую» пустыню. Создавшаяся экологическая ситуация повлияла на все звенья биотических взаимоотношений, сформировавшиеся некогда в долине р. Каргы и прекрасно функционирующие в экстремальных условиях полупустынного горно-степного ландшафта Урэгнурской котловины.

Общая численность горных гусей на территории Республики Тыва в 1987–1989 гг. оценивалась в 450–500 особей, на 2000–2001 гг. она увеличилась почти вдвое – 800–900 особей [Баранов, 2003], а за последние пять лет наметилась тенденция к некоторому сокращению этих птиц не только в урэгнурской популяции, но и в целом по республике (700–800 особей, около 300 гнездящихся пар).

Тем не менее состояние популяций горного гуся в северных пределах ареала не вызывает особых опасений, поскольку в котловине Больших Озер Монголии сосредоточена основная часть его мировой популяции – до 3 тыс. особей [Головушкин, 1986; Баранов и др., 2003]. По-видимому, стабильное состояние и высокая численность популяций определяют расселение вида в Минусинскую котловину и южные районы Красноярского края.

Таким образом, Республика Тыва обладает единственным в России известным к настоящему времени колониальным поселением горных гусей (*Eulabeia indica*) урэгнурской популяции, гнездящихся на деревьях в гнездах черных коршунов (*Milvus migrans lineatus*).

Территория, на которой находится эта уникальная колония, входит в охранную зону кластера государственного природно-

го биосферного заповедника «Убсунурская котловина», являющегося объектом всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО. Реальное сохранение горного гуся в России возможно лишь при организации должных природоохранных мероприятий на территории Республики Тыва, флаговым видом которой он является [Баранов, 2002, 2003].

На территории поселения горных гусей совместно с сотрудниками заповедника «Убсунурская котловина» проводились биотехнические работы по привлечению их в искусственные гнездовые сооружения. Изготовлено и размещено на деревьях более 40 искусственных гнёзд, которые были успешно освоены гнездящимися горными гусями (рис. 36).



Рис. 36. Гусыня *Eulabeia indica* в искусственном гнездовом сооружении. Монгун-Тайга, урочище Семигорки

Мониторинг ежегодного состояния популяции осуществляется сотрудниками кафедры биологии и экологии Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева с 1977 г.

Имеется ряд свидетельств о находках горных гусей в Минусинской котловине. Пара гусей с выводком из восьми птенцов

держались в июне – июле 1987 г. на небольших озерах со скальными берегами около с. Костино Орджоникидзевского района (Хакасия). На скальных обнажениях между пос. Копьево и с. Устинкино в июле 1999 г. и 2000 г. отмечались парами взрослые горные гуси [Баранов, 2003]. Расселение горных гусей в районы, расположенные севернее области гнездования, видимо, происходит при присоединении неполовозрелых особей к стаям других птиц на зимовках и путях их пролета [Птушенко, 1952; Боржонов, 1978; Елсуков, 1981; Сыроечковский, Рогачева и др., 1995]. Совершенно очевидно, что горные гуси, обладая высокой экологической пластичностью, особенно в выборе гнездовых станций, расселяются по территории Средней Сибири, расширяя гнездовой ареал к северу и северо-востоку.

На территории Средней Сибири для *Larus camus heinei*, который имеет здесь южный предел распространения, также характерно аномальное гнездование и формирование на этой основе специфических экологических популяций (экотипов). В умеренных лесах Минусинской котловины популяция сизой чайки гнездится на деревьях (*цветная вкладка*, рис. 37).

Проявление пластичности в выборе гнездовых станций присуща и *Tadorna ferruginea*, часть популяции огаря откладывает яйца в густо заросших кустарниках или под кучами тростника, образовавшими различные навесы и укрытия вдоль береговой линии. Такие гнезда были обнаружены в долине рр. Тес-Хем, Оруку-Шынаа, Орохин-Гол в Убсунурской котловине.

Таким образом, в специфических условиях интразональной растительности зональных степей в результате проявления скрытой экологической пластичности у некоторых видов птиц формируются популяции (экотипы), адаптированные к нехарактерным для них стациальным и биотопическим условиям.

5.3. Адаптивные особенности популяций птиц в условиях недостатка мест гнездования в зональных степях Средней Сибири

У целого ряда популяций интразональных группировок птиц в связи с недостатком мест гнездования (станций) реализуются некоторые скрытые потенциалы экологической пластичности,

что выражается в их специфических особенностях экологии и этологии – гнездовой паразитизм, снижение внутривидовой и межвидовой конкуренции, образование колониальных поселений, высокая плотность гнездования отдельных видов и в целом населения умерных лесов.

При недостатке мест гнездования в условиях зональных степей для многих видов птиц, обитающих в умерной растительности, свойствен одновидовой и реже межвидовой гнездовой паразитизм. Наиболее характерен он для таких видов, как горный гусь, огарь, большой крохаль, обыкновенный гоголь, красноголовая чернеть, савка. Такие дуплогнездники, как большой крохаль и обыкновенный гоголь, занимают естественные ниши, полости и крупные дупла, которые используются многие годы подряд. В таких укрытиях откладывают яйца до двух-трех, иногда даже четырех самок.

Для популяции горных гусей, обитающих в Убсунурской и Урэгнурской котловинах, известен широко распространенный факультативный гнездовой паразитизм [Баранов, 1991]. Подкладывание яиц в чужие гнёзда свойственно и другим видам гусей [Сыроечковский, 2004]. Горные гуси начинают размножаться на третьем году жизни. Однако в популяции существует биматуризм (неодновременное созревание самцов и самок) – самки начинают размножаться на втором году жизни, а самцы участвуют в размножении с третьего года. Если молодые гнездятся ранее обычного возраста размножения, то успешность их размножения гораздо ниже, чем у других членов популяции [Михельсон и др., 1977; Кашенцова, 1982]. Для горных гусей урэгнурской популяции это обстоятельство весьма важно, так как молодые птицы не с первого цикла размножения научиваются гнездиться на деревьях. Поэтому при склонности этого вида образовывать колонии впервые размножающиеся гусыни откладывают яйца либо в гнездо родителей, либо в свободное гнездовое сооружение чёрного коршуна, расположенное поблизости от родительского гнезда. Обычно в таких кладках одно, реже два яйца, которые, как правило, не насиживаются. В гнездо родителей могут откладывать яйца 1–2 молодые гусыни. В этих случаях кладка

насчитывает от 6 до 11 яиц. Часть яиц в таких увеличенных кладках лежит вне лотка и не инкубируется. Это связано с тем, что молодые гусыни откладывают яйца несколько позже, когда старая птица уже насиживает кладку (рис. 38).



Рис. 38. Факультативный гнездовой паразитизм горных гусей (искусственное гнездо), урочище Семигорки, долина р. Каргы, Монгун-Тайга

При склонности вида поселяться колониально некоторые старые гусыни не препятствуют молодым гусыням в откладке яиц в свое гнездо, но в лоток яйца не закатывают, поэтому часть их не насиживается. Данное обстоятельство приводит к общему снижению успеха размножения популяции. Известно, что возрастной состав размножающихся птиц во многом определяется специфическим фактором – наличием мест для гнездования [Паевский, 1985]. Для данной популяции совершенно очевидно, что гнездовой паразитизм вызван не только дефицитом гнездовых сооружений, но и неумением гнездиться на деревьях впервые размножающихся молодых птиц.

Представитель монгольского типа фауны огарь *Tadorna ferruginea* Pall., свойственный озерам и рекам степных и лесостепных районов Средней Сибири, широко использует дупла и естественные полости в крупных деревьях, глубокие ниши в скальных и песчаных береговых обрывах для откладки и инкубации яиц. В связи с ограниченным количеством соответствующих стадий подобного рода образования используются для откладывания яиц несколькими самками. Так, в урмном лесу р. Межегей была обнаружена кладка огаря, состоящая из 29 яиц, а в большом дупле тополя в пойме р. Тес-Хем найдена кладка из 35 яиц. Количество пуха в дупле коррелирует с числом яиц, что связано с использованием дупла несколькими самками, достраивающими пуховой лоток гнезда. Однако в таких крупных групповых кладках при инкубации в условиях гипоксии (яйца размещаются в несколько рядов) отмечается большой отход эмбрионов, как правило, это «задохлики», либо птенцы вылупляются очень слабые и гибнут в первый-второй день постэмбрионального развития.

Пластичность в выборе закрытых гнездовых убежищ и факультативный гнездовой паразитизм огаря, по-видимому, сыграли определенную роль в расширении гнездового ареала вида [Емельянов и др., 1996; Пыжьянов, 2000; Баранов, 2007; 2012]. В начале XX в. огарь населял степное левобережье Минусинской котловины, заходя к северу на территорию Ачинского района (до Ужура и оз. Учум); на правобережье Енисея встречался лишь в окрестностях Минусинска [Сушкин, 1914]. Был распространен по долине р. Абакан вплоть до Таштыпа. В настоящее время огарь обычный, местами многочисленный вид Хакасии и широко распространен по Минусинской котловине. Две пары с пуховиками проплывали 21–22.06.2006 по Белому Июсу и Чулыму. Еще две пары огарей отмечены 02.06.2004 на галечниковых косах р. Туба в окрестностях с. Шалаболино и Бугуртак. Одиночные особи отмечены в окрестностях с. Городок при впадении р. Туба в Красноярское водохранилище. На р. Кан и в бассейне р. Усолка огарь появился в первой половине 80-х гг. и гнездится здесь в лесополевом

ландшафте [Прокофьев, 1990]. В 1987 г. по правобережью р. Кан, ниже г. Канска, отмечено 5 выводков, состоящих из 7 – 11 птиц. Здесь огари придерживались слабо заросших озерных водоемов, а гнездились в норах лисиц и барсуков. Гнездящаяся пара огарей встречена 19.05.1992 г. в 5–6 км ниже с. Белоярское на р. Кан, а 20.05.1992 на р. Кан в районе с. Пермяково (в 12 км ниже) встречены две пары птиц. В этот же день встречена гнездящаяся пара в 6–7 км выше дер. Красный Куреш, и 23.05.1992 в районе Комаровских порогов постоянно держался одиночный самец. Пара огарей встречена 15.04.2007 на пруду около с. Минино в окрестностях Красноярска. Современное расселение огаря на север совершенно очевидно, поскольку гнездящиеся пары обнаружены значительно севернее Красноярска, в нижнем течении р. Кан ($56^{\circ}20'$ с.ш.) и на р. Усолка (57° с.ш.).

Откладывание яиц в одно гнездо несколькими самками свойственно и другим видам водоплавающих, гнездящихся в дуплах: обыкновенный гоголь, большой крохаль, или в тростниковых завалах и густых кустарниковых зарослях по берегам рек: красноголовый нырок, пеганка. Подкладывание яиц в чужие гнезда довольно широко распространено у красноголового нырка. Несколько гнезд красnobаша, обнаруженных в тростниковых зарослях нижнего течения р. Оруку-Шынаа, насчитывали от 22 до 40 яиц в каждом ($n = 23$).

Межвидовой гнездовой паразитизм свойственен савкам, гнездящимся на небольших водоемах, сильно заросших тростником, в поймах рр. Орохин-Гол и Оруку-Шынаа. Здесь 8 июня 2003 г. обнаружена кладка красноголового нырка из 7 насиженных яиц и 2 свежих яиц савки. Откладывание яиц этой экзотичной уткой в гнезда красноголового нырка отмечалось и ранее на небольшом солоноватом озере лагунного типа рядом с оз. Убсу-Нур. Здесь 16 июня 1980 г. были найдены две кладки савки, обе отложены в гнезда красноголового нырка [Савченко, 1983; Баранов, 1991].

Для популяций, гнездящихся в умеренных лесах, характерно снижение внутривидовой и межвидовой конкуренции. Так, в пой-

ме р. Теректиг-Хем отмечалось гнездование пяти видов птиц на одном дуплистом дереве – горихвостка обыкновенная, серая мухоловка, полевой воробей, вертишейка и деряба. В пойме р. Торгалыг в непосредственной близости друг от друга на сухих ивовых зарослях гнездились певчий дрозд, серая мухоловка, малый дятел и в основании кустарников – соловей-красношейка. В умерном лесу из березы мелколистной в пойме р. Хадын было обнаружено гнездование обыкновенной пустельги и ушастой совы на одном дереве в двух старых гнёздах сороки, расположенных одно под другим в 25–30 см. Подобного рода сожителство – довольно обычное явление умерной растительности зональных степей Средней Сибири.

Кроме того, в условиях сухих степей и полупустынь при высоком уровне кормовой базы и недостатке мест для устройства гнезд у индивидуально гнездящихся птиц формируются групповые и колониальные поселения. Так, *Milvus migrans lineatus* образует колониальное поселение в урочище Семигорки, используя для строительства гнёзд пойменную растительность р. Каргы (Урэгнурская котловина). По сути, тополевый лес служит для размещения гнездовых сооружений, а кормовая территория – это обширные пустынно-степные пространства, сельскохозяйственные поля и пашни поблизости, богатые различными полёвками, сусликами, пищухами и разнообразными видами птиц. Подобная ситуация характерна для интразональных лесных сообществ р. Хадын, где на небольшой площади умерных лесов (6 га) было обнаружено 38 жилых гнёзд шести видов хищных птиц: обыкновенная пустельга (14 пар), черный коршун (4 пары), орел-карлик (1 пара), перепелятник (1 пара), ушастая (3 пары) и болотная сова. Кроме того, здесь гнездились в большом числе черная ворона (6 пар) и сорока (8 пар) – основные поставщики гнездовых платформ для обыкновенной пустельги и ушастой совы [Воронина, 2006].

При хороших кормовых условиях в умерных лесах и поблизости от них сороки также образуют групповые поселения. Например, сокращение численности коршуна в пределах урочища Семигорки в умерном лесу р. Каргы (Монгун-Тайга)

повлекло существенное увеличение численности врановых, в частности, таких видов, как сорока и даурская галка. Сороки образовали несколько агрегаций (групповых поселений) с высокой плотностью размещения гнезд (рис. 39).



Рис. 39. Групповые поселения сороки в умерном лесу р. Каргы, урочище Семигорки, Урэгнурская котловина, май 2005 г.

Численность сороки 14.05.2005 на маршруте протяженностью 10 км по правобережью р. Каргы (от погранзаставы до государственной границы) составила 47, а по левому берегу – 28 особей при ширине пойменного леса не более 200–250 м. В этот период времени у сорок происходила откладка яиц и отмечалась высокая плодовитость. Так, в гнездах, осмотренных 14.05.2005, в одном из них было 2 яйца (началась кладка), во втором – 7 яиц (свежие), а 17.05.2005 в третьем гнезде – 3 яйца (идет кладка), в четвертом и пятом – по 7 яиц (ненасиженных). Некоторые сороки устраивали свои гнездовые сооружения в 3–4-х метрах от гнезд горного гуся и представляли для них определенную опасность, особенно в период откладки яиц [Баранов, 1986].

При появлении человека около гнезда сороки на крики хозяев слетались одновременно до 10–15 особей. Такая концентра-

ция сорок (более 70 особей) отмечается в урочище Семигорки, а за его пределами вверх по пойме р. Каргы на маршруте протяженностью 15 км встречено лишь 4 особи. Это обстоятельство является одним из важнейших факторов, влияющих на отход яиц горных гусей в период яйцекладки, при вспугивании гусынь во время инкубации и в целом на состояние численности горных гусей. В 80-х и начале 90-х гг. сороки вообще не гнездились в пределах колонии [Баранов, 1986], поскольку здесь обитали более 150 особей черных коршунов, по-видимому, оказывающих существенное давление на врановых.

Уремная растительность пойм используется сороками для размещения гнезд в непосредственной близости друг от друга при наличии хорошей кормовой базы в окрестностях. Сороки очень пластичны в отношении выбора стадий для размещения гнездовых сооружений и быстро реагируют на изменяющиеся условия. Так, в долине р. Каргы в мае 2005 г. были проведены биотехнические работы с целью сохранения кладок горных гусей, т.е. были уничтожены практически все гнёзда сорок на территории колонии гусей. На следующий год сороки поместили гнездовые сооружения значительно выше от земли, на труднодоступных вершинах высокоствольных деревьев.

Таким образом, у некоторых видов при недостатке стадий для устройства гнёзд в типичных условиях зональных степей уремные леса служат основным местом размещения гнездовых сооружений, в связи с чем отмечается гнездовой паразитизм, снижается внутривидовая и межвидовая конкуренция, как следствие, формируются групповые и колониальные поселения птиц с высокой плотностью гнездования отдельных видов.

5.4. Уремная растительность зоны степей как экологические русла мигрирующих и расселяющихся лесных птиц

Уремные леса являются основными экологическими руслами в период миграций и для проникновения расселяющихся лесных и таёжных (бореальных) форм птиц в степные ландшафты. Не-

смотря на то что растительность пойм преимущественно имеет островной характер распространения, в среднегорье она часто контактирует с горно-лесным поясом. Это позволяет лесным и таёжным формам проникать по уремным лесам далеко в глубь зональных степей. Уремная растительность привлекает целый ряд лесных, лесостепных и таёжных видов птиц. Такие виды, как буроголовая гаечка, поползень, обыкновенная чечетка, корольковая пеночка, желна, трёхпалый дятел и др., находят здесь подходящие условия для гнездования и успешного выведения потомства. Особенно велика роль уремных лесов для гнездования таёжных форм в среднегорной их части, в непосредственной зоне контакта с горно-лесным поясом (рис. 40).



Рис. 40. Контакт уремной растительности с горно-лесным поясом, р. Кады-Халыын, Западный Тану-Ола, май 2007 г.

Уремная растительность играет важную роль для лесных и таёжных форм в период миграций. Долина р. Каргы (Урэгнурская котловина) является основным миграционным руслом такого специфичного таёжного вида, как пестрый дрозд *Zoothera dauma*, который значительную часть миграционного пути движется по земле, не случайно его называют ещё земляным дроздом. Здесь в течение ряда лет эти дрозды отлавливались в паутинные сети (коллекционные материалы: ♂ 12 мая 1984 г.,

♀ 29 мая 1984 г., ♂ 16 мая 1985 г. ♂ 24 мая 1985 г., уремный лес р. Каргы, Монгун-Тайга), попадались они всегда в самую нижнюю часть сетей. Более того, движутся птицы в разные годы по уремным лесам одними и теми же путями. Этой же долиной мигрирует в весенний период *Zoothera sibirica*, который также не образует стай и даже небольших групп. Перемещаются птицы поодиночке, но встречаются в мае по пойме очень часто. В период весенних миграций в интразональных лесных сообществах формируется своеобразный состав населения, представленный в основном мигрантами. Так, с 14 по 21 мая 2005 г. в долине р. Каргы (Урэгнурская котловина) отмечено 58 видов. Значительную часть весеннего аспекта населения птиц составляли пролетные виды: садовая овсянка (216 ос./км²), горихвостка обыкновенная (96), лесной конек (40), пеночка-зарничка (36), пестрый дрозд (36), горный конек (24), сибирский дрозд (20); и уже гнездящиеся виды: сорока (248), черный коршун (120), пухляк (44), даурская галка (40), горный гусь (40) и удод (28). В этот период по пойме на открытых участках встречались стаи оседло-кочующих горных чечеток, рогатых жаворонков и полевых воробьев, которые составляли значительную часть населения [Воронина, 2006].

По уремным лесам р. Ирбитей (Убсунурская котловина) с 22 по 24 мая встречено 30 видов птиц. К этому времени население уже почти стабилизировалось, но еще отмечался массовый пролёт маскированной трясогузки и пеночки-зарнички.

В интразональных лесных сообществах поймы р. Б. Июс (окрестности с. Белый Балахчин, Хакасия) со 2 по 9 мая 2004 г. население птиц было представлено 48 видами, принадлежащими к 7 отрядам. Общая плотность населения на данном участке пойменного леса составляла 1139,4 ос./км². Из них многочисленные – с плотностью 1025,5 ос./км² (27 видов), обычные – 113,9 ос./км² (21 вид). Основной фон ландшафта составляли виды, у которых наблюдались миграционные перемещения. Явно выраженный пролёт был характерен для чернозобого дрозда (240 ос./км²), лесного конька (80), дрозда-рябинника (68,6), скворца обыкновенного (68,6), овсянок – обыкновенной (54,3), белошапочной (17,1), седоголовой (14,4), маскированной тря-

согузки (31,4), желтой трясогузки (28,8), кряквы обыкновенной (34,3), чирка-свистунка (28,6).

Таким образом, в первой декаде мая основу населения птиц интразональных лесных сообществ поймы р. Б. Июс составляют мигранты, а её долина является основным миграционным руслом чернозобого дрозда *Turdus atrogularis*, массовые миграции которого отмечались здесь в начале мая с 2003 по 2006 гг. [Воронина, 2004].

5.5. Роль интразональных лесных сообществ (умеренной растительности) зональных степей для птиц с ярко выраженной динамикой ареалов

Глобальное изменение климата, отмечающееся и на территории Средней Сибири, для которой характерен наибольший тренд потепления [Переведенцев и др., 2001; Груза, Ранькова, 2004], повлияло на расселение некоторых видов птиц, особенно европейского и монгольского типов фауны [Баранов, Воронина, 2006; Баранов, 2007]. Узкие полосы лесных сообществ вдоль русел рек среди степей и полупустынь играют важную роль для расселяющихся видов. Некоторые лесные и лесостепные виды по «языкам» умеренных лесов широко распространяются и заселяют зональные степи Минусинской, Тувинской, Убсунурской и Урэгнурской котловин [Воронина, Баранов, 2008]. В связи с этими процессами вторая половина XX в. ознаменовалась изменением ареалов целого ряда палеарктических птиц, в том числе на территории Средней Сибири. Из 311 видов гнездящихся в пределах среднесибирской части Алтай-Саянского экорегиона 79 имеют ярко выраженную динамику границ ареалов в прошедшее столетие [Баранов, 2007]. В настоящее время 67 видов птиц расширяют гнездовой ареал, из них распространение 14 видов воробьинообразных связано в основном с расселением по интразональным лесным сообществам (умеренным лесам) степной зоны Средней Сибири – это грач, обыкновенный сверчок, камышевка-барсучок, болотная камышевка, ястребиная славка, садовая славка, мухоловка-пеструшка, обыкновенный соловей,

зяблик, толстоклювая камышевка, белошапочная овсянка, дубровник, дроздовидная камышевка, чиж. В начале века грач *Corvus frugilegus* L. известен как редкая птица юга Средней Сибири – Ачинского района, Хакасии и окрестностей Красноярска; большие колонии и стаи грачей здесь были неизвестны [Тугаринов, Бутурлин, 1911]. В Минусинской котловине грач встречался еще реже, и в гнездовании его там не было уверенности [Сушкин, 1914]. В 70–80-е гг. в связи с широким сельскохозяйственным освоением юга Средней Сибири грача стало несколько больше, но в Минусинской котловине он был в целом редок, хотя в некоторых местностях обычен и даже многочисленен. Так, летом 1979 г. грачи были весьма многочисленны в Июсской лесостепи Хакасии в тополевых посадках 20–30-летнего возраста с хорошо развитым подлеском [Прокофьев, 1987]. В эти годы для Койбальской степи грач упоминается как обычная или редкая птица с недоказанным гнездованием [Безбородов, 1979], а под Красноярском он был скорее редок, чем обычен. Не упоминается в орнитологических работах, касающихся подтайги и южной тайги Средней Сибири [Рогачева, 1988]. В Западном Саяне изредка отмечался на пролете. В апреле 1981 и 1982 гг. небольшие стаи грачей неоднократно встречались в районе устья р. Ус [Сыроечковский, Безбородов, 1987]. В настоящее время грач является одним из самых многочисленных видов Канско-Ачинской лесостепи, Чулымо-Енисейской и Минусинской котловин. Например, в пойменных лесах по долине р. Кан от с. Анцирь до с. Белоярское 19–20.05.1992 отмечен как самый многочисленный вид. Большие по численности колонии, порядка 70–120 пар, размещались на каждом острове. Одна из колоний осмотрена 19 мая. В гнездах находилось по 2–3 птенца в возрасте 7–8 суток и младше, но были еще кладки, а в некоторых гнездах только началось проклевывание. Данные, собранные 06.06.2003 во время автомаршрута от Красноярска до Абакана, также указывают на высокую численность этого вида. Колонии грачей размещались следующим образом: оз. Курганское (80–90 пар), руч. Терский (50–60 пар), в 2-х км от Знаменки вдоль дороги тянется «грачёвник» на 1,5–2 км (150–160 пар), в 10 км от с. Троицкое (70–80

пар), около д. Кибитень Ужурского района (60–70 пар). Крупная колония грачей найдена в окрестностях оз. Учум 10.05.2006. Известны довольно крупные колонии, насчитывающие от 30 до 60 гнездящихся пар, из парковых зон г. Абакана [Шароватова, 2001]. Большие колонии отмечены в мае – июне 2003 г. по пойменным лесам р. Туба в окрестностях сс. Бугуртак, Рощинское, Шалаболино Курагинского района.

В период осенних миграций (28.09.2004) на территории Хакасии (Таштыпский и Аскизский районы) отмечались огромные стаи грачей, насчитывающие до 400–500 особей.

Форма *C. f. pastinator* принадлежала к характерным птицам бассейна Урэг-Нур и Ачит-Нур в Северо-Западной Монголии. В бассейне Урэг-Нура грач был распространен только по р. Каргы (Хариге) на значительной части ее протяжения, но спорадично, как спорадично разбросаны рощицы [Сушкин, 1938]. Уже в 70–90-х гг. грач в этих местах вообще не встречался даже на пролете. Для территории Тувы на начало века известна встреча нескольких одиночных грачей среди черных ворон у оз. Чагатай (Джагатай-куль) 6 и 7 августа [Сушкин, 1914]. В конце 40-х гг. на территории Тувы грач вообще не найден [Янушевич, 1952]. За весь период исследований на территории Тувы (1973–2007) гнездовый грача не было обнаружено. Более того, в настоящее время грача нет и в Урэг-Нурской котловине по р. Каргы. Возможно, это связано с вытеснением его черным коршуном, который здесь гнездится колониально [Баранов, 1983, 1985, 1991, 1998, 2006]. Нет грача и в горно-лесном поясе Западного и Восточного Саяна. Однако отдельные встречи неразмножающихся птиц известны в Тувинской котловине, где 12.05.2005 встречена стая из 25–30 особей около устья р. Элегест и севернее г. Турана 18.09.2005 стая грачей из 150–180 особей держалась вдоль автодороги. В Убсу-Нурской котловине только однажды встречена пара грачей, которая держалась 09.05.1988 около пос. О-Шынаа.

Разрыв ареала *Corvus frugilegus*, возникший в результате зырянского оледенения на территории Средней Сибири, создал условия для формирования двух подвидов – *Corvus frugilegus pastinator* Gould. – *C. f. frugilegus* L. Еще в конце 40-х гг. про-

шлого столетия между этими подвидами грача, по сути, существовал разрыв. В начале XX в. область гнездования формы *pastinator (centralis)* была отделена в Алтае от ближайших мест гнездования европейского грача пространством не менее 200 км. Грач не гнезвился в Северо-Западном Алтае, Центральном и Юго-Восточном Алтае. Восточная граница европейского грача определялась находениями у Красноярска, Минусинска и в Туве [Сушкин, 1938]. В Северо-Восточном Алтае единственный пролетный экземпляр был добыт в урочище Яйлю в 1935 г. [Фолитарек, Дементьев, 1938]. Здесь же на осеннем пролете его отмечали в 50-е гг. [Дулькейт, 1949]. В долине Бии (в 20 км от Телецкого озера) в июне – июле 1959 г. негнездящиеся грачи регулярно встречались в стаях серых и черных ворон [Воробьев и др., 1963].

Во второй половине XX в., и особенно после 80-х гг., территории, лежащие в области разрыва, довольно быстро заселяются как европейской (Ачинская лесостепь, Хакасия), так и восточной формой (Канская лесостепь). Смыкание дизъюнкций происходит в основном на территориях, подверженных интенсивной антропогенной трансформации (Хакасия и южные районы Красноярского края – по Канско-Ачинской лесостепи). Кроме того, в последние годы грач широко распространяется в подтаежные районы Средней Сибири. Гнездовые колонии грачей обнаружены в 2004–2005 гг. в окрестностях сс. Седельниково, Малиновка и Нахвальское Сухобузимского района Красноярского края. Это самое северное нахождение гнездовой птиц этого вида на территории Средней Сибири – 56°30' с. ш. Вместе с тем известны залеты грачей по Енисею на север, вплоть до арктических пустынь [Scalon, 1935; Сыроечковский, Рогачева, 1958; Беликов, Рандла, 1987; Рогачева, 1988].

Таким образом, значительная часть территории южной части Средней Сибири не заселена этим видом и по-прежнему представляет некоторый территориальный разрыв между двумя расами. Дизъюнкция, существующая между европейской и восточной формой в Канско-Ачинской лесостепи и Минусинской долине

синской котловине, по-видимому, сомкнулась, поскольку грач здесь встречается повсеместно.

Представитель европейского типа фауны – обыкновенный сверчок *Locustella naevia straminea* Seebohm., ареал которого выклинивается в лесостепной части Минусинской котловины, Юго-Восточного Алтая, котловины Больших Озер в Северо-Западной Монголии [Степанян, 1990], в настоящее время довольно интенсивно расселяется по уремной растительности в зональные степи и лесостепи Средней Сибири. На начало века известны находения обыкновенного сверчка в лесостепной части Минусинской котловины около с. Городок, где был добыт взрослый самец 07.07.1913 [Сушкин, 1914] и 13.05.1909 на Алтайском соленом озере в Койбальской степи [Тугаринов, 1916]. Несколько позднее вид упоминался как редкая гнездящаяся птица уремных лесов Хакасии и низовьев рр. Казыр и Кизир [Тугаринов, 1927]. В пределах Тувы был добыт у оз. Чагытай 20 и 23.06.1915, по уремным лесам р. Шуурмак и р. Тес-Хем – 06.07.1915 [Тугаринов, 1916]. В 50–70-х гг. обыкновенный сверчок отмечен также как редкий гнездящийся вид Минусинской котловины [Янушевич, Юрлов, 1950; Рогачева, 1988], а на территории Тувы добывали его по северным и южным склонам Танну-Ола в поймах рек, заросших кустарниками: 25.07.1945 в долине р. Турген, окрестности с. Сосновка; 11.08.1945 в окр. с. Самагалтай; 27.07.1946 в окр. г. Чадан [Янушевич, 1952].

В настоящее время по Чулымо-Енисейской котловине обыкновенный сверчок является обычным видом кустарниковых зарослей, чередующихся полянами в уремах рр. Черный и Белый Июс. Здесь 21.06.2006 г. обнаружено гнездо в начале строительства, а 25.06 появилось первое яйцо. Ежедневно птица откладывала по одному яйцу, и к 28.06.2006 в гнезде было 4 яйца. Этот вид найден в окрестностях оз. Большое и Малое, по долине р. Туба в окрестностях пос. Бугуртак и Роцинское. Обычный вид пойменных лугов с зарослями кустарников по долине р. Кан. Там особенно высокая численность сверчков отмечена 19–20.05.1992 в районе сс. Анцирь и Белоярское.

На территории Тувы является обычной, местами многочисленной птицей уремных лесов с обширными полянами, заросшими кустарниками. Гнездо обыкновенного сверчка с кладкой из 4 свежих яиц найдено 18.06.1983 в зарослях спиреи по пойме р. Улуг-Хем в окрестностях г. Хайеркан. Также найден по р. Тес-Хем и его правым притокам – рр. Нарын, Эрзин, Качик. Высока численность обыкновенного сверчка по долине р. Мажалык между пос. Балгазын и оз. Чагытай.

Таким образом, обыкновенный сверчок во второй половине XX в. стал обычной и местами многочисленной птицей Алтай-Саянского экорегиона и широко заселил все межгорные котловины.

Представитель европейского типа фауны камышевка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus* (L.), населяющий Европу и Западную Сибирь, в настоящее время широко расселился по территории Средней Сибири. В начале XX в. этот вид был отмечен по Енисею только между устьем Елогуя и 70-й параллелью; ни в южной части Енисейской губернии, ни в Минусинском крае его не встречали, хотя это и вызывало недоумение исследователей [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Сушкин, 1914]. В 60–70-х гг. камышевка-барсучок стала активно расселяться по сырým кустарниковым зарослям Минусинской и Чулымо-Енисейской котловин. Этот вид отмечался как обычная птица в Койбальской степи [Безбородов, 1979] и даже многочисленная по прибрежным кустарниковым и тростниковым зарослям в некоторых районах Хакасии [Владышевский, 1975; Прокофьев, 1987] и на юге Красноярского края [Владышевский, Ким, 1988]. При маршрутных учетах встречается регулярно в Минусинской котловине по поймам рек. Однако на пролете в отловах везде малочисленна, вероятно, общая численность на юге региона в целом невысока [Савченко, Байкалов, 1996]. Вид распространен по всей бореальной зоне Средней Сибири вплоть до лесотундры [Рогачева, 1988]. Однако южнее Саян не встречается.

Европейский вид болотная камышевка *Acrocephalus palustris* (Vech.), обитатель кустарников и высокотравья, в настоящее время расселяется в восточном направлении. Ещё во второй половине прошлого столетия гнездовая область этого вида на восток за-

канчивалась Кокчетавской возвышенностью (примерно 70° в. д.) [Степанян, 1990]. Однако эта птица была обнаружена значительно восточнее на территории Западной Сибири (78° в. д.) в средней части Барабинской степи [Рузский, 1946; Пукинский, 1969]. В пределах Средней Сибири впервые отмечено гнездование болотных камышевок под Красноярском в предгорной части заповедника «Столбы» (93° в. д.). Здесь найдены два гнезда и выводки: 9.07 и 12.07.1968 – птенцы в гнезде; 07.08.1968 – выводок [Безбородов, 1971]. В 80-х годах болотная камышевка отмечается как обычная гнездящаяся птица Минусинской котловины [Прокофьев, 1987]. Уже в 90-х гг. визуально неоднократно отмечалась в Минусинской котловине, но в отловах и коллекционных материалах этот вид отсутствует. Без получения дополнительной информации трудно согласиться с утверждением С.М. Прокофьева [1987], что это обычная гнездящаяся птица Минусинской котловины [Савченко, Байкалов, 1996].

Ястребиная славка *Sylvia nisoria nisoria* Bech. – обитатель западной Евразии. Восточная граница ареала проходила через бассейн верхней Оби, Западный Саян, Тувинскую котловину [Степанян, 1990]. В настоящее время восточные популяции этого вида расселяются по интразональным лесным сообществам южных межгорных котловин Алтай-Саянского экорегиона. В начале XX в. ястребиная славка найдена лишь в Тувинской котловине, в зарослях караганы у оз. Чагытай. Экземпляр, добытый 08.08.1902, – взрослый самец, только что окончивший линьку в осеннем перье [Сушкин, 1914]. В этот период на Танну-Ола и в Убсу-Нурской котловине ястребиная славка не найдена [Тугаринов, 1916]. В 40-е гг. также отмечается как редкий вид только для Тувинской котловины. Здесь она найдена в лиственничном лесу и по долине р. Улуг-Хем в зарослях караганы; птицы были добыты 15.06.1946, на перевале Атартыш Чаа-Хольского района; 09.07.1946 в окрестностях г. Шагонар в уремном лесу р. Улуг-Хем и молодой 26.07.1946 в верховьях р. Ак-Хем Чаа-Хольского района [Янушевич, 1952]. Самые восточные находения в Монголии на начало прошлого века – это Урэгнурская котловина [Сушкин, 1938]. Однако уже в июне – июле 1958 г. ястребиная славка отмечалась как фоновый вид на участке бу-

гристых, полузакрепленных, поросших караганой песков около оз. Торе-Холь Эрзинского района [Флинт, 1962]. В этой же местности был добыт самец 31.05.1989. Ястребиная славка обнаружена на гнездовье в предгорьях Восточного Танну-Ола по окраине уремного леса р. Теректиг-Хем, там 22.05.1975 был добыт самец из пары. В мае – июне 2007 г. этот вид являлся одним из самым многочисленных. Здесь в долине р. Харалыг-Хем найдено несколько гнезд с началом кладки 4–6 июня (рис. 41). Ястребиная славка найдена на гнездовье по восточной окраине Убсунурской котловины правобережья р. Качик около устья р. Ушку-Хем 15.05.1990, а 31.05.1990 – в уремном лесу р. Тес-Хем в районе Цаган-Тологой. Еще в начале прошлого века было отмечено, что ястребиная славка расселилась в Чуйскую степь из Северо-Западной Монголии [Сушкин, 1938]. По-видимому, этот процесс затронул всю Убсунурскую котловину, где этот вид заселил подходящие местообитания вплоть до хребта Сангилен и Восточно-Тувинского нагорья.



Рис. 41. Гнездо ястребиной славки *Sylvia nisoria nisoria* Bech. в пойме р. Харалыг-Хем, Восточный Танну-Ола, июнь 2007 г.

Севернее ястребиная славка отмечена в Назаровской лесостепи 28.08.1982 [Жуков, 2006]. Другими авторами на территории Средней Сибири не отмечалась. Ближайшее известное место гнездования в этих широтах – долина р. Томь в пределах лесостепи Кемеровской области [Белянкин, 1999].

Представитель европейского типа фауны – садовая славка *Sylvia borin* (Bodd.), распространенная в Западной Евразии от атлантического побережья к востоку до Енисея [Степанян, 1990]. В пределах Средней Сибири обитает по южной части лесной зоны и лесостепи. Расширяет свой ареал к востоку, поскольку в начале XX в. были известны лишь две находки: птицы, добытые под Красноярском и Енисейском [Тугаринов, Бутурлин, 1911]; восточнее Енисея вид найден не был. Теперь садовая славка заселила лесостепь, подтайгу, южную и частично среднюю тайгу Средней Сибири [Рогачева, 1988]. В Минусинской котловине и в Саянах не найдена, за исключением предгорий у Красноярска, где она изредка гнездится в молодых густых осинниках на заброшенных полях по краю тайги [Юдин, 1952]. Довольно обычна садовая славка на гнездовье по долине р. Кача в 20 км от Красноярска (устье р. Черемшанка). Есть сведения о встречах этого вида в Академгородке Красноярска. Обычна в бассейне Большого Кемчуга [Наумов, 1960] и в бассейне р. Пойма [Равкин и др., 1988]. Обычная гнездящаяся птица Назаровской лесостепи [Жуков, 2006].

Таким образом, в XX в. садовая славка расселяется в восточном направлении по южной лесостепной части Средней Сибири и обитает по негустым лесам среднего увлажнения с подростом и подростом.

Мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca sibirica* Chachlov – представитель европейского типа фауны, довольно быстро расселяющийся в юго-восточном и восточном направлении по лесостепным и подтаежным районам южной части Средней Сибири. Птица разреженных лиственных и смешанных лесов. Впервые взрослого самца добыли 17.04.1911 около Красноярска [Тугаринов, 1912], а П.П. Сушкин [1914] отметил ее как редкую залетную птицу Минусинского края (единственная

встреча – 22 мая у дер. Сисим на Енисее (55°10' с. ш.). На гнездовании под Красноярском обнаружили мухоловку-пеструшку 28 мая 1934 г. в старом осиннике у Гремячинской сопки [Юдин, 1952]. В 1978 и 1981 гг. мухоловка-пеструшка встречена на гнездовании в пойменном лесу по р. Черный Июс в Хакасии (всего 3 пары), кроме того, в 1977 г. одна пара отмечена у Красноярска [Прокофьев, 1987]. В настоящее время мухоловка-пеструшка – обычный вид Минусинской котловины, на р. Белый Июс: 18.06.2002 в березе дупло с 6-ю птенцами, 20.06.2002 – в березе дупло с 7-ю птенцами. В обоих случаях использовались дупла малого дятла. 15 июня 2003 г. в дупле малого дятла в 14 час. было 3 птенца и 3 яйца (идет процесс вылупления), на этом же дереве – дупло большого пестрого дятла, в котором жила вертишейка (идет кладка – 8 яиц). Гнездится в окрестностях оз. Большое в отрогах Кузнецкого Алатау, здесь обнаружено 10.06.2005 дупло малого пестрого дятла с кладкой мухоловки-пеструшки из 5 сильно насиженных яиц. Отмечалась мухоловка-пеструшка и на Назаровском участке лесостепей Средней Сибири, но гнездование не доказано [Жуков, 2006]. Впервые отмечена мухоловка-пеструшка в мае 2008 г. в умерном лесу р. Каргы (Урэгнурская котловина). Севернее на территории Средней Сибири к настоящему времени встречается во многих местах [Наумов, 1960; Равкин и др., 1987; Бурский, Вахрушев, 1983; Москвитин и др., 1977; Рогачева, 1988].

К началу XXI в. восточная граница ареала мухоловки-пеструшки в пределах Алтай-Саянского экорегиона достигла 89–90° в. д.

Обыкновенный соловей *Luscinia luscinia* (L.) – вид, относящийся к европейскому типу фауны и расселяющийся в восточном направлении. Ареал обыкновенного соловья охватывает значительную часть Восточной Европы и Западную Сибирь, к востоку севернее Алтая до 90-го меридиана и до Западного Алтая, к югу до Юго-Западного Алтая [Степанян, 1990]. Однако данные, опубликованные в XX в., показывают, что обыкновенный соловей распространился значительно восточнее указанной границы. В начале века восточную границу гнездовой

области вида отмечали по меридиану Ачинска с редкими залетами до Красноярска [Сушкин, 1938].

На территории Средней Сибири обыкновенный соловей впервые отмечен еще в начале 20-х гг. как редкая гнездящаяся птица Ачинской лесостепи и как крайняя редкость (видимо, залеты) в Красноярской лесостепи [Тугаринов, 1927]. В 50-х гг. обыкновенный соловей расселился значительно восточнее указанной границы. В июле (6–12) 1955 г. его обнаружили в 70 км восточнее Ачинска в Козульском районе вблизи деревни Малый Кемчуг. Здесь 10.07.1955 был добыт самец. Интенсивное пение самцов наблюдалось в утреннее и вечернее время и даже в дождливую погоду. Птицы держались в мелких березняках, заросших высокими травами, а также в смешанных лесах, состоящих из березы, осины и ели с участием кустарников. В июне (12–28) 1958 г. обыкновенный соловей был встречен в окрестностях пос. Тугач Саянского района (330 км к юго-востоку от Ачинска). Птицы держались в молодых березовых и смешанных лесах (береза, осина, лиственница, ель) с примесью черемухи и высоких травянистых растений. Здесь за экскурсию (с 6 до 9 ч. утра) отмечалось от 3 до 5 поющих самцов, из них два были добыты 21.06.1958 и 23.06.1958. Соловей был встречен также по пойме р. Кан (в 10–15 км от пос. Тугач) в смешанном лесу, состоящем преимущественно из лиственницы с примесью черемухи и ивы. Самцы поют интенсивно утром и вечером и продолжают петь до глубокой ночи. У добытых самцов семенники были сильно развиты и достигали 9 и 9,5 мм длины. Поведение птиц, их весьма интенсивное пение, а также сильно развитые семенники позволяют предполагать, что здесь восточный соловей гнездится [Ким, 1961]. В конце 70-х гг. обыкновенный соловей встречен в Причулымской и Ачинской лесостепях; в 1975 г. его песню слышали в окрестностях пос. Боград, а в 1981 г. – в Июсской лесостепи по пойме р. Чулым [Прокофьев, 1987]. Кроме того, соловей встречен в центральной части Западного Саяна (Саяно-Шушенский заповедник): 27 мая 1982 г. в зарослях черемухи на краю припойменного ельника в верховьях р. Большие Уры, в 10 км от устья р. Отук-

Сук [Сыроечковский, Безбородов, 1987]. В течение нескольких лет (2004–2006) встречался по кустарникам полуострова «Стрелка» на оз. Большое (Божье) по восточному макросклону Кузнецкого Алатау. Дважды был встречен 16.06.2004 по пойме р. Туба в окрестностях пос. Бугуртак. Поющие самцы держались в зарослях кустарников спиреи и шиповника с березовым подростом. В умерном березово-тополином лесу р. Белый Июс (Хакасия) гнездится по влажному высокотравью с зарослями ивы, черемухи, спиреи и других кустарников. Здесь 21.06.2006 был добыт самец из пары. Есть указания на залеты обыкновенного соловья в бассейн Ангары [Гагина, 1961].

Основным местообитанием обыкновенного соловья являются густые тенистые кустарники среди лиственного леса либо молодой лиственной поросли, как правило, поблизости от воды. Расселение его на восток, по-видимому, связано прежде всего с хозяйственной деятельностью человека. В результате интенсивной рубки леса образуются разреженные места с кустарниковыми зарослями. В таких местностях появляются участки, представленные молодыми мелколиственными насаждениями с примесью черемухи, таволги, различных видов ив и др. Все это создает благоприятные условия для заселения соловья.

В настоящее время зяблик *Fringilla coelebs coelebs* L. – один из самых многочисленных видов умерной растительности зональных степей Средней Сибири. Исследователи прошлых лет в начале века [Тугаринов, 1916; Сушкин, 1938; Фолитарек, Дементьев, 1938; Янушевич, 1952] не отмечали зяблика на территории Алтай-Саянского экорегиона. Впервые в пределах описываемой области зяблика обнаружили 9 мая 1912 г. у деревни Даурской на Енисее [Сушкин, 1914]. К тому времени восточная граница гнездовой области зяблика проходила в Тобольской губернии. В 30-е гг. последовательно отмечали расселение зяблика в Салаирском кряже, под Новосибирском, около Томска [Иоганзен, 1935; Зверев, 1937; Штегман, 1938]. В мае 1944 г. года они были встречены в окрестностях Красноярска. В 1945 г. число зябликов значительно увеличилось

[Юдин, 1952]. В 1955–1958 гг. зяблик был обнаружен в Красноярской, Канской лесостепи и в Хакасии [Ким, 1959]. В настоящее время этот вид является обычным, а местами многочисленным в южной части Средней Сибири и распространен значительно восточнее описываемого региона. Встречен под Иркутском, где он, видимо, гнездится [Безбородов, 1968]. В 1958 г. самец этого вида добыт уже на северо-восточном побережье Байкала [Скрябин, Филонов, 1962], а в 1975 г. – в Верхне-Чарской котловине [Пыжьянов, 1983]. Залетные особи отмечались в Забайкалье [Елаев, 2005]. На территории Тувы первая встреча зяблика зарегистрирована 4 июля 1960 г. в светлом смешанном лесу в долине руч. Чолбан-Мыс (Хемчикский хребет), а 22 апреля 1961 г. он был отмечен в парке г. Кызыла. В этом же году два зяблика были встречены 9 июня в пойме р. Уюк и 30 августа в окрестностях пос. Усть-Уюк (молодая птица). Таким образом, ареал зяблика в начале 60-х гг. расширился не только на восток и на север, но и на юг [Берман, Забелин, 1963]. В 1968-1970-х гг. на гнездовье зяблик был найден по всей северной части Тувинской котловины, в прибрежных лесах р. Енисей и ее северных притоках: по р. Бий-Хем до пос. Усть-Уюк, по р. Каа-Хему до урочища Шонаты [Лебедев, 1980]. Этот же автор отмечает, что зяблик не доходит до хребта Танну-Ола. Расселился этот вид и по Алтаю, здесь еще в начале 40-х гг. (13.04.1940) был добыт при самке поющий самец зяблика в окрестностях Яйлю на Телецком озере [Дулькейт, 1949]. Два самца были добыты 24.04.1975 в осиновом лесу окрестностей г. Горно-Алтайск (урочище Каяс) и 03.07.1980 в пойменном лесу из березы и тополя в долине р. Б. Яломан [Малков, 1985].

В приенисейской части Западного Саяна зяблик обычен на гнездовье в осветленных лесах по долинам рек и сосновым борам по террасам Енисея и редок в склоновых листвягах [Сokolov и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985]. В бассейне р. Большие Уры обычен в елово-лиственных долинных лесах, в долинном массиве сосняка и в склоновых лиственничниках [Прокофьев, 1987а]. В Усинской котловине в 1981 и 1982 гг.

был обычным гнездящимся видом в приречном лесу по долине р. Ус; реже встречался в склоновых лиственничных лесах [Рогачева, 1988].

В настоящее время это обычный гнездящийся, местами многочисленный вид пойменных лесов по всей Минусинской котловине и в осветленных лесах по краю горно-лесного пояса, в основном березняков и сосняков. Гнездится повсеместно по лесостепи Средней Сибири [Жуков, 2006].

В 2000–2006 гг. зяблик был отмечен практически по всем умерным лесам южного макросклона хребтов Западного и Восточного Танну-Ола и Монгун-Тайга как обычный, местами даже многочисленный вид. Так, в пойменной уреме р. Ирбитей зяблик является одним из фоновых видов.

В результате учетов, проведенных 22–23.05.2005, на площади 0,75 км² обнаружено 7 гнезд. Большая часть гнезд (n = 5) располагалась на березе мелколистной (на высоте от 1,7 до 8 м от земли), а остальные (n = 2) – на тополе лавролистом (высота составила от 2,5 до 15 м). Все гнезда находились в развилке веток. В условиях Южной Тувы у зяблика наблюдались растянутые сроки репродуктивного цикла. Так, в двух гнездах были обнаружены яйца: в одном 2 яйца – еще продолжалась кладка, в другом 4 сильно насиженных яйца [Воронина, 2006]. Найден 25.05.2006 в 20 км от г. Кызыл на р. Сесерлиг, но редок. Гнездится всюду по пойменному лесу р. Улуг-Хем. Зяблик был обычен на гнездовье 08.06.2003 в умерном лесу р. Холлу на южном макросклоне Восточного Танну-Ола, 27.05.2006 – по р. Ужарлыг-Хем, 13.06.2006 – в пойме р. Ак-Суг, в конце мая – начале июня 2007 г. – в долине р. Харалыг-Хем. В мае 1982 г. был один из многочисленных видов по окраине горно-лесного пояса в окрестностях с. Шуурмак на северном макросклоне Восточного Танну-Ола.

Таким образом, зяблик (*Fringilla coelebs*) очень быстро расселяется по территории Средней Сибири не только на восток, но и на юг [Воронина, 2005]. За последние 30 лет он распространился в Восточно-Тувинское нагорье и Убсу-Нурскую котловину, где широко расселился по умерным лесам рр. Тес-

Хем, Эрзин, Нарын, Качик и по всем рекам южного шлейфа хребтов Восточного и Западного Танну-Ола.

Толстоклювая камышевка *Phragmaticola aedon aedon* Pall. – птица южных широт Восточной Сибири, представитель китайского типа фауны, расселяющаяся в западном направлении. Обитатель влажного мелколесья, высокотравных, с подлеском, с завалами лесных опушек и полян.

В начале века самое западное нахождение вида связано с территорией Юго-Восточного Алтая, где единственный раз был добыт самец 11.05.1914 на Чаган-Узун близ устья Ак-кола. В Туве не была найдена, но отмечена в юго-восточном Хангае [Сушкин, 1938]. Одиночная толстоклювая камышевка найдена утонувшей на оз. Телецкое 25.08.1944 [Дулькейт, 1949]. Южные находки по Енисею относятся к подножью Западного Саяна (д. Означенная) и Красноярску. Кроме того, птицы были добыты 09.08.1899 около Шушенского, 02.06.1902 в окрестностях оз. Большое (Божье), 04.06.2002 в Можарской тайге и около д. Тюхтяты на Казыре, 10.06.2002 в долине р. Тимра (Шарыповский р-он), а также найдена в 30 верстах западнее Ачинска [Сушкин, 1914]. Известна эта птица из бассейна Чулыма с р. Малый Кемчуг [Тугаринов, Бутурлин, 1911] и как редкий гнездящийся вид в бассейне Большого Кемчуга [Наумов, 1960]. В Восточном Саяне толстоклювая камышевка была найдена в верхней части бассейна р. Мана, у пос. Выезжий Лог; птицы держались на лугах с густыми зарослями спиреи и отдельными крупными лиственницами [Тугаринов, 1913].

На территории Тувы еще в 40-е гг. была очень редкой птицей. Единственный экземпляр был добыт из пары в долине р. Унгеш, по южным отрогам Танну-Ола в кустарниках [Янушевич, 1952].

В 80-е гг. редкий гнездящийся вид Минусинской котловины, найденный в равнинной части по окраинам лесов [Прокофьев, 1987]. Толстоклювую камышевку отмечали на Березовском участке Назаровской лесостепи в разных ландшафтных урочищах с 5 июня по 11 июля и 28 августа [Жуков, 2006]. Найдена в Усинской котловине – в парковом лесу, в зарослях черему-

хи и кустарников [Рогачева, 1988]. В конце 80-х гг. отмечена в Центрально-Тувинской и Минусинской котловинах, но везде единична. На оз. Хадын соотношение отлавливаемых камышевок примерно следующее: на 100 индийских камышевок – 1 толстоклювая. Один экземпляр этого вида был отловлен 21.08.1989 около оз. Ойское в Западном Саяне [Савченко, Байкалов, 1996]. В настоящее время обычная птица Убсу-Нурской котловины и очень редко встречается в Саглинской долине и бассейне оз. Урэг-Нур (♂ 09.06.1976, Овюрский район).

Как залетная и местами гнездящаяся птица отмечается севернее подтайги. Самая северная находка вида в Средней Сибири, известна из бассейна р. Чуни (61°30' с. ш.) [Гибет и др., 1967; Равкин, 1984; Москвитин и др., 1977; Рогачева, 1988].

Еще в начале века считалось, что толстоклювая камышевка расширяет свой ареал к западу [Тугаринов, Бутурлин, 1911]. Современное состояние западной и южной границ ареала вида показывает, что она медленно расселяется по межгорным котловинам и нижним окраинам горно-лесного пояса в западном и юго-западном направлении.

Белашапочная овсянка *Emberiza leucocephala* Gm. – типичный представитель уремной растительности зональных степей и лесостепи Средней Сибири. Вид является элементом сибирского типа фауны, для которого характерны некоторое смещение ареала в западном направлении и образование зоны симпатрии с *Emberiza citrinella* на территории Алтай-Саянского экорегиона. Птица сухих разреженных лесов открытых участков в горной тайге. В Минусинской котловине белашапочная овсянка обычна на гнездовье. В Усинской котловине она также обычна, местами многочисленна в парковых лесах, по склонам и по выступам лесов заходит в Туву [Сушкин, 1914]. Территория Тувы также входит в зону симпатрии этих двух видов. Белашапочная овсянка наблюдалась на северном склоне Танну-Ола, на перевале Халдак-ажик [Тугаринов, 1916]. В конце 40-х гг. они встречались примерно 1:1 по всей области в самых разнообразных стациях [Янушевич, 1952]. В Западном Саяне отмечена как редкая в лиственничниках по склонам гор

и обычная по степям и лугам на террасах Енисея. Обычной эта овсянка была в долинных сосняках и редкой – в долинных лесах с елью [Соколов и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985; Прокофьев, 1987 а]. Белошапочная овсянка повсеместно распространена в умерной растительности по южному шлейфу хребта Восточный Танну-Ола (*цветная вкладка*, рис. 42). Несколько гнездящихся пар обнаружены в пойме р. Харалыг-Хем в июне 2008 г. (рис. 43 а, б).

В Восточном Саяне обычна в предгорьях у Красноярска, в разреженных борах и по окраине тайги. В Красноярской лесостепи почти полностью замещена обыкновенной овсянкой [Юдин, 1952]. То же можно отметить для Ачинской и Канской лесостепей и для всей полосы подтайги, где все собственно лесостепные опушечные биотопы занимает обыкновенная овсянка, а белошапочная или отсутствует, или изредка встречается в осветленных светлохвойных лесах.



*Рис. 43 а. Самец белошапочной овсянки
Emberiza leucosephala Gm. около гнезда*



Рис. 43 б. Гнездо белошапочной овсянки *Emberiza leucosephala* Gm. в умерном лесу р. Харалыг-Хем. Восточный Танну-Ола, июнь 2008 г.

Совместное обитание *E. leucosephala* и *E. citrinella* отмечено в среднегорной полосе Западного Саяна. Здесь белошапочная овсянка обычна в открытых пространствах вдоль тракта на всем его протяжении через Саяны, но в среднегорье встречается реже, а в высокогорье – чаще, чем *E. citrinella*. Последняя часто гнездится в среднегорной тайге, особенно в притрактовой полосе, заходя даже в зону высокогорья (Оленья речка, р. Буйба). Обычна она на вырубках и в смешанных лесах [Ким, Штильмарк, 1963]. Обнаружена на гнездовании по умерному лесу р. Качик 14.05.1990 (Убсунурская котловина), где является обычной птицей.

В окрестностях оз. Тере-Холь (Восточно-Тувинское нагорье) в июле 1974 г. она была многочисленной (здесь добыты ♂ и 2 ♀ 13.07.1974). К западу описываемой области численность белошапочной овсянки снижается, но тем не менее она найдена на гнездовье в Юго-Западной Туве и Юго-Восточном Алтае. Здесь в Саглинской долине белошапочная овсянка обычная птица умерных лесов, была добыта в гнездовой период (♀ 12.06.1976; ♂ 14.06.1976). Пара птиц найдена 02.06.2006 у

гнезда (в стройке) в пойме р. Орта-Халыын. В Монгун-Тайге редко встречалась в мае 2005–2006 гг. по умеренному лесу р. Каргы. В Юго-Восточном Алтае четыре поющих самца были зарегистрированы 16.07.1996 в средней части долины р. Бугу-зун, в экстремальных условиях для Юго-Восточного Алтая. Они пели на краю острова, на котором растет лес, примерно на высоте 2050 м, причем трое из них пели на дереве, а одна – на скале. Обыкновенная овсянка здесь не встречалась [Ernst, Hering, 2000]. В Юго-Восточном Алтае эта овсянка ранее была найдена только в Курайской степи [Сушкин, 1938] и в нижнем течении р. Талдура в Южно-Чуйских горах [Нейфельдт, 1986]. До начала 60-х гг. в Северо-Восточном Алтае белошапочная овсянка не встречалась. В 1960–1962 гг. она обнаружена на гнездовье в долине верхнего течения Бии. Здесь белошапочная овсянка гнездилась на вырубках и в разреженных сосново-березовых лесах. Добыты две помеси этого вида с обыкновенной овсянкой. На осеннем пролете она многочисленна в поселках по берегам Телецкого озера. В октябре 1962 г. в Яйлю овсянки держались стайками по 10–20 особей [Воробьев и др., 1963].

Обыкновенная овсянка встречена во многих районах Средней Сибири [Mauersberger, 1971; Панов, 1973; Wallsschlager, 1983; Рогачева, 1988; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1997], а в Туве была записана сонограмма [Veprintsev, 1986 б], найдена она в Монголии [Schubert, 1982]. В настоящее время обыкновенная овсянка – один из обычных видов Тувинской и Убсу-Нурской котловин.

В январе – феврале обыкновенные овсянки держались небольшими стайками у поселков, зимников, кошар, загонов для скота и вдоль дорог в Монгун-Тайге. Таким образом, в пределах Алтай-Саянского экорегиона *E. leucocephala* образует довольно значительную зону симпатрии с *E. citrinella*, занимая территории между меридианами 89° 30' и 95° 30' в. д., где гибридные формы встречаются как исключение. Характер отношений форм *leucocephala* и *citronella*, при наличии обширной зоны симпатрии и существенных различий в пении, позывках и окраске яиц [Леонович и др., 1998], весьма полно соответ-

ствуует представлениям, связанным с концепцией *ex-conspecies*, в связи с чем каждой из них следует придавать видовой статус.

Восточно-сибирский вид дубровник *Emberiza aureola* Pall. является представителем китайского типа фауны. В XX столетии быстро расселился к западу, а на территории Алтай-Саянского экорегиона – еще в горы до высот порядка 2200–2400 м над уровнем моря.

Птица интразональных пойменных лугов, как правило, с кустарниками либо с куртинами высокотравья. Экстразональность мест обитания определяет широкий диапазон расселения вида в разные природные зоны и высотные пояса, вплоть до высокогорья. В Минусинской котловине многочисленная гнездящаяся птица. В Июсской лесостепи весьма многочисленна в некоторых типах полезащитных лесных полос. Здесь же, в пойме Июса, поющие самцы встречались через каждые 40–60 м. В приенисейской части Западного Саяна отмечен как редкий гнездящийся вид горных тундр и субальпийского пояса, в склоновых листвягах и смешанных лесах, по долинам рек и по луговым участкам на террасах Енисея [Соколов и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985]. В бассейне р. Большие Уры дубровник был многочислен в поясе горных кустарниковых тундр, в кедровом редколесье с куртинным расположением кедров и на безлесных лугово-кустарниковых участках в верховьях рр. Ала-Аян и Отук-Сук; изредка встречался также в смешанных долинных лесах с елью и в луговых степях [Прокофьев, 1987a]. Обитает дубровник в высокогорьях Главного Саянского хребта; он был обычен на гнездовье в субальпийских лугах и редок в высокогорной тундре и по берегам озер и болот [Забелин, 1976]. В Восточном Саяне гнезвился в поясе редколесья всего Майского белогорья, не выходя в кустарниковую ивовую тундру [Тугаринов, 1913]; здесь же в 1958 г. найден многочисленным в субальпийских лугах с кустарниками и редким в кустарниковой тундре и темнохвойном редколесье [Ким, Пакулов, 1959]. Дубровник свойственен высокогорью Кузнецкого Алатау, где гнездится по зарослям карликовой березки

[Белянкин и др., 1991]. На территории заповедника «Столбы» обычен на лугах с кустарниками по речным долинам [Крутовская, 1958]. Самец дубровника был добыт 12.08.1970 на высокогорном оз. Верхнее (истоки р. Уда) в Восточном Саяне на высоте 2200 м над уровнем моря.

Многочисленная, местами весьма многочисленная гнездящаяся и пролетная птица Канско-Ачинской лесостепи [Наумов, 1960; Равкин и др., 1987; Жуков, 2006].

На территории Тувы в соответствующих местообитаниях эта овсянка в основном многочисленна, лишь местами обычный вид. Еще в начале века найдена здесь повсеместно. Отмечено, что дубровник распространен через Минусинскую котловину, Саянскую тайгу, Усинскую котловину в Туву (Урянхайский край) и поднимается в Саяны до 7000 футов [Сушкин, 1914]. В Убсу-Нурской котловине по речным долинам и в понижениях дубровник обычен. Гнездится в долине р. Тес-Хем и на Убсу-Нуре, где встречены молодые [Тугаринов, 1916]. В 40-х гг. дубровник отмечен как многочисленный вид по всей Туве. Чаще всего встречается в зарослях кустарников по берегам рек, нередко он на полях и лугах, среди тополевых, березовых и лиственничных лесов и обычен в степи и даже в высокогорной зоне. В Тере-Хольском районе (Юго-Восточная Тува) в тальниковых зарослях по р. Каргы был добыт на высоте 2100 м [Янушевич, 1952]. Ещё в 80–90 гг. прошлого века дубровник был особенно многочисленным в Тоджинской и Тере-Хольской котловинах (Восточно-Тувинское нагорье).

Дубровник обитает на оз. Джулу-Куль на верхней границе его распространения на Алтае. В период с 28 июня по 2 июля было обнаружено 4 гнездовых участка с поющими самцами на восточном побережье и вдоль южных берегов озера примерно на высоте 2200 м над уровнем моря [Ernst, Hering, 2000]. Они были отмечены здесь и раньше [Фолитарек, Дементьев, 1938; Ирисов, 1963], а на Юго-Восточном Алтае были найдены еще более высоко – до 2400 м [Ирисов, 1967], хотя для названной верхней границы 2400 м данных о гнездовании нет. Пара гнез-

дящихся дубровников отмечена 08.06.2006 на оз. Майгын-Холь (южный макросклон массива Монгун-Тайга) на высоте 2385 м над уровнем моря на лугах с островными ивовыми кустарниками на восточном берегу озера.

Севернее описываемой области дубровник распространен от подтайги до лесотундры [Пузаченко, 1968; Владышевский, 1975; Владышевский, Шапарев, 1976; Москвитин и др., 1977; Сыроечковский и др., 1978; Бурский, Вахрушев, 1983; Рогачева, Вахрушев, 1983; Равкин, 1984; Бурский, 1987; Рогачева, 1988].

Дроздовидная камышевка *Acrocephalus arundinaceus* (L.) – характерная птица тростниковых зарослей внутренних водоемов – озер и речных пойм. Места ближайшего гнездования этой камышевки известны с Южного и Западного Алтая [Сушкин, 1938]. В настоящее время вид расселяется по южным районам Средней Сибири и проявляет тенденцию к сокращению некогда существующей дизъюнкции [Птицы Сов. Союза, 1954; Степанян 1990, 2003]. Расселяется, вероятнее всего, европейская номинативная форма. Для Минусинской котловины отмечается как очень редкий, возможно гнездящийся вид, регулярно встречающийся по поймам рр. Белый Июс и Чулым [Прокофьев, 1987]. В весенне-летний период 1980 г. отмечена как одна из самых многочисленных птиц на оз. Убсу-Нур [Савченко, 1983]. В тростниках озера был добыт поющий самец (♂ 7,7 x 5,4; 5,6 x 5,6 мм) 29 мая 2006 г. (колл. А.А. Баранова). Гнездование в других частях Средней Сибири на данный момент следует считать недоказанным [Савченко, Байкалов, 1996]. В результате наших наблюдений выяснилось, что дроздовидная камышевка обычная, местами многочисленная птица по всей Убсу-Нурской котловине. В мае 2006 г. ее нашли всюду в тростниковых займищах по рр. Оруку-Шынаа, Кош-Терек, Орохин-Гол, Тес-Хем. Кроме того, этот вид гнездится на оз. Торе-Холь, Шара-Нур, Амдайгын-Холь [Баранов, 2007].

В настоящее время чиж *Spinus spinus* (L.) является одним из типичных представителей умерных лесов Минусинской котловины, но иногда он встречается в лесостепи и по нижней грани-

це горно-лесного пояса Саянских гор, распространяясь до северного обрамления Тувинской котловины. До середины XX в. ареал чижа имел довольно значительный разрыв между восточной и западной частями ареала [Птицы Советского Союза, 1954]. Чиж считается классическим примером европеоидально-восточного разрыва, западная граница его восточной части проводилась на тот период времени между Читой и Благовещенском, а восточная граница западной части – около Омска. Во второй половине XX в. чиж довольно быстро распространяется по территории дизъюнкции. При этом расселяется как западная автохтонная часть популяций, так и восточная. Чиж западных популяций на сопредельных территориях в Северо-Восточном Алтае до начала 60-х гг. не отмечался. В 1960–1962 гг. изредка гнездится в сосновых березовых лесах в долине верхнего течения Бии и в окрестностях Яйлю, темнохвойных лесов избегает и становится обычным там, как и в редколесьях, лишь на пролете [Воробьев, Равкин, Доброхотов, 1963]. На начало века известна лишь единственная встреча чижа на территории Средней Сибири – 24.05.1902 около Можарского перевоза [Сушкин, 1914]. В 50–60-х гг. отмечается в 55 км западнее Красноярска (12.06.1959), в елово-пихтовом лесу по пойме р. Бирюсы около населенного пункта Верхняя Бирюса [Пашинов, 1960], в 1967–1969 гг. в окрестностях Красноярска отмечается как обычный вид заповедника «Столбы» [Безбородов, 1971]. Уже в 1968–1972 гг. западная граница ареала достигла долины Ангары, где чиж был отмечен в пойме р. Абан у пос. Маслово Дзержинского района в Западном Саяне [Безбородов, 1974] и в березовых колках у р. Пойма [Равкин и др., 1987], в августе 1969 г. – по долине р. Гутара (Иркутская область) близ поселка Верхняя Гутара Восточного Саяна [Ким, 1972], а летом 1974 г. – в Шушенском районе [Пыжьянов, 1983].

Более детальные исследования, проведенные в начале 70-х гг. в разных районах Средней Сибири, показали, что описываемый вид распространен довольно широко. Чижи были обычны в Емельяновском и Манском районах, прилегающих к Красноярску. В

окрестностях пос. Сарала (Кузнецкий Алатау) 21.03.1971 в приручьевом ельнике на расстоянии 16,5 км были встречены две стайки чижей. В летний и осенний периоды чижи отмечались в сосновых и сосново-березовых лесах в окрестностях г. Абаза по долине р. Абакан. Здесь 24.07.1971 неоднократно наблюдались стайки чижей с молодыми. В 1972 г. чижи в окрестностях Абазы появились со второго апреля, а исчезли в последних числах ноября. В июле и августе 1972 г. чижи были встречены в долине р. Уда в окрестностях пос. Алыгджер Восточного Саяна (Иркутская область). Здесь с 27 июля по 6 августа в березово-лиственничных насаждениях отмечены четыре стайки чижей. Каждая стайка состояла из взрослых и молодых птиц – от 10 до 15 особей [Ким, Прокофьев, 1973]. В Восточном Саяне чиж проникает по долинам рек довольно высоко. Пара птиц встречена 01.07.2005 в кедрово-елово-лиственничном лесу в районе курорта Хойто-Гол [Доржиев и др., 2006].

К концу 80-х гг. численность вида заметно возросла, и чиж широко распространился в южные районы Средней Сибири.

Чиж отмечен на гнездовье в ленточных сосновых борах Минусинской котловины, в том числе и в зимний период [Прокофьев, 1987]. В 1986–1987 гг. обычный гнездящийся вид в окрестностях пос. Григорьевка и Ермаковское, где также встречался стайками в зимнее время. Гнездится чиж и в окрестностях пос. Арадан (Западный Саян). В июле 1988 г. отмечен как обычный вид сосновых лесов с примесью березы правобережья р. Абакан от г. Абаза до устья р. Она. На территории Саяно-Шушенского заповедника обнаружен как редкая гнездящаяся птица в смешанных лесах по долинам рек [Соколов и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985]. В бассейне р. Большие Уры найден обычным в долинных лесах с преобладанием ели и в высокогорных кедровниках и редким в склоновых кедрово-лиственничных лесах [Прокофьев, 1987].

Уже в 70-х гг. чиж расселяется в более южные районы Средней Сибири. Он обнаружен в Усинской котловине по долине р. Ус [Безбородов, 1974; Рогачева, 1988]. Самое южное нахождение чижа связано с правыми притоками р. Туран,

здесь 10.05.2005 в 5 км от поселка Шивелиг была отмечена пара птиц (брачное поведение самца). Еще в 1968 г. чиж был добыт около д. Сосновка по р. Тапса в Тувинской котловине [Головушкин, 1970].

Встречается чиж и севернее описываемой области в южной тайге, но, по-видимому, на кочевках [Реймерс, 1966; Шапарев, 1974; Москвитин и др., 1977; Сыроечковский, 1978; Бурский, Вахрушев, 1983; Рогачева, 1988].

Чиж восточных популяций наблюдался в 1954–1955 гг. в гнездовое время в пяти пунктах побережья Северного Байкала [Малышев, 1958]. Он также был найден на гнездовье на Большом Ушканьем острове [Гусев, 1960]. Еще раньше чиж был добыт 20.06.1937 в окрестностях дер. Романовка, в 40 км к северо-западу от с. Тунка [Гагина, 1960]. Отмечен на юге Якутии [Воробьев, 1963]. Еще в конце 50-х гг. был сделан вывод о расселении данного вида с востока на запад [Измайлов, Прокофьев, 1959], что в дальнейшем подтвердили находки этого вида на гнездовье в Баргузинском заповеднике, в 1975 г. – в Верхне-Чарской котловине, где он оказался обычным на гнездовье, хотя ранее [Гагина, 1961; Павлов, 1969] его здесь не отмечали [Пыжьянов, 1983]. В 1976 г. впервые чиж был найден на гнездовье в Муйской котловине. Осенью 1976 г. зарегистрирован интенсивный пролет чижей на западном побережье Байкала в районе Малого моря, а в летнее время они встречены в Хамар-Дабане. Появление чижей на пролете под Иркутском и значительное увеличение численности птиц за последние 15–20 лет замечено многими птицеловами [Пыжьянов, 1983]. В 1965–1969 гг. в районе Братского водохранилища регулярно наблюдались чижи на осеннем пролете [Безбородов, 1974], а в окрестностях п. Кударейка (90 км северо-западнее Иркутска) их неоднократно отмечали в 1973–1975 гг. [Пыжьянов, 1983].

Еще в конце 60-х гг. отмечали, что чиж распространился (с востока) до среднего течения р. Иркут [Гагина, 1968], а уже в начале 80-х гг. однозначно утверждали, что западная и восточная части ареалов чижа сомкнулись [Пыжьянов, 1983].

Анализ сведений о распространении чижа в зоне разрыва во второй половине XX в. показывает, что дизъюнктивный ареал

вида сомкнулся. Более того, часть популяций начала распространяться в южные районы Алтае-Саянской горной системы и по умерным лесам степных межгорных котловин на территорию Республики Тыва.

Таким образом, интразональные лесные сообщества (умеренные леса) являются важнейшими руслами расселения многих видов воробьинообразных птиц в зональные степи Минусинской, Тувинской и Убсунурской котловин. Расселяющиеся виды довольно быстро осваивают умеренные леса и, как правило, занимают доминирующее положение в населении птиц этих ландшафтных составляющих.

Расселение по умерным лесам характерно и для многих неворобьиных птиц. Ниже приведены сведения о распространении сплюшки, орла-карлика и удода – типичных представителей монгольского типа фауны – по умерной растительности в Минусинскую котловину и лесостепи Средней Сибири, а ушастой совы – в Убсунурскую котловину и Центральную Азию.

Сплюшка *Otus scops pulchellus* Pall. является стенотопным видом умерной растительности зональных степей Средней Сибири и Центральной Азии. Северная граница ее распространения в Сибири приводилась по линии Томск – Красноярск – Тара [Сушкин, 1938; Степанян, 1990]. Однако в начале XXI в. размножающиеся пары зарегистрированы значительно северней – у с. Галанино в 170–180 км от Красноярска [Рябицев, Примак, 2000], а в 2001–2002 гг. – по левому берегу Енисея и на островах Абакшинской протоки в 4–5 км ниже впадения р. Кан. Сплюшка отмечалась на гнездовье у Красноярска [Тугаринов, Бутурлин, 1911]. Обитал этот вид в окрестностях Красноярска и значительно раньше, примерно 7–8 тыс. лет назад, о чем свидетельствуют палеонтологические материалы из пещерных образований правобережья р. Енисей в окрестностях Красноярска [Оводов, Мартынович, Михеев, 2001]. Последнее оледенение существенно повлияло на современное распространение сплюшки на территории Средней Сибири [Баранов, 2007, 2012]. В начале века сплюшка была весьма редкой под Красноярском [Сушкин, 1914], но уже в конце 20 – начале 30-х гг. стала здесь обычной, а ме-

стами даже многочисленной [Юдин, 1951, 1952]. В 2001–2002 гг. на окраине города в пойме Енисея наблюдались токующие самцы. Находки этого вида известны по берегам Красноярского водохранилища у с. Куртак и в Бирюсинском заливе. Одиночная птица встречена у окраины с. Большой Кемчуг [Наумов, 1960]. Повсеместно встречается в нижнем течении р. Кунгус (16.07.2005) и ниже по долинам рр. Агул (17.07.2005), Кан (от пос. Кан-Оклер до пос. Бражное), где 18.07.2005 был добыт самец, а 12.07.2010 были добыты ещё три недалеко от с. Бражное (колл. Е.В. Екимова, зоомузей КГПУ). Ранее (1982–1985) для Канской лесостепи вид не отмечен [Жуков, 2006].

Все известные встречи сплюшки в Минусинской и Чулымо-Енисейской котловинах связаны с интразональной растительностью степей и окраинами равнин лесостепного характера, где степные и луговые местообитания контактируют с предгорными березовыми и осиновыми лесами [Сушкин, 1914; Иоганзен, 1929; Екимов, 2003]. В предгорьях Восточного Саяна встреча сплюшки зарегистрирована у окраины Можарской тайги [Сушкин, 1914]. Эта совка была добыта (июнь – июль 1912 г.) на Западном Саяне по предгорьям Кулумысского хребта (окрестности дер. Черная речка) – в районе Танзыбейских болот в осиновом лесу [Иоганзен, 1929]. За четыре полевых сезона в Хакасии (1999–2002) эта птица встречена несколько раз: в долине р. Таштып, у с. Верхние Сиры, в долине Черного Июса (около оз. Ошколь), в долине р. Уйбат и в скалах около оз. Улуг-Коль. Несмотря на значительное развитие уремных пойменных лесов в долинах рр. Белый и Черный Июс, Абакан, сплюшка в них, видимо, отсутствует или крайне малочисленна [Екимов, 2003]. Тем не менее один раз – 06.05.2006 – отмечена она в уремном лесу р. Белый Июс (видимо, пролетная птица). В горные районы сплюшка проникает только по широким речным долинам, где развиты пойменные леса и имеются большие территории открытых пространств, не занятых лесами. Встречи отмечались в устье р. Ус, в пойме р. Енисей, в урочище Салдам [Сушкин, 1914], а также в долине правого притока Уса – р. Кара-Керем [Петров, Рудковский, 1985]. В Туве сплюшка населяет крупные межгорные котловины, где есть древесная и кустарниковая раститель-

ность [Янушевич, 1952; Попов, 1991; Баранов, 1991]. В начале XX в. здесь являлась редкой гнездящейся птицей. Сплюшка отмечена 06.06.2003 в пойменном лесу р. Уюк. В Тувинской котловине она широко распространена по умеренным лесам, 25.05.2006 была многочисленной в пойменном лесу р. Сесерлиг. Кладка из 4-х яиц обнаружена 24.06.2006 в сорочьем гнезде на руч. Баян-Кольчик – притоке Енисея, в 9 км от Кызыла (рис. 44). Гнездовое сооружение размещалось в кусте ивы на высоте 2,5–2,7 м; 17 июля в гнезде находились три птенца в гнездовом наряде (рис. 45). Птенцы покинули гнездо 25 июля.

По южному макросклону Западного и Восточного Танну-Ола сплюшка обычна, а местами многочисленна. Она найдена на гнездовье в окрестностях пос. Берт-Даг (добыта ♀ с хорошо развитым яичником, 26.05.1975), в долине р. Торгалыг, в юго-западных районах – в долине рр. Каргы, Саглы, Барлык, Оначи [Баранов, 1991 а; Попов, 1991]. В тополевом умеренном лесу на р. Холлу 08.06.2003 с одного места было слышно трех поющих самцов. В лиственничном пойменном лесу р. Ужарлыг-Хем 27 мая 2006 г. на 1 км маршрута встречалась одна пара этих сов, тогда как по тополёвым умеренным лесам р. Теректиг-Хем – 4–5 пар.



Рис. 44. Насиживающая сплюшка *Otus scops pulchellus* Pall. в старом гнезде сороки (кладка из 4 яиц, 24.06.2006)



Рис. 45. Птенцы сплюшки Otus scops pulchellus Pall. в старом гнезде сороки, 17.07.2006 ручей Баян-Кольчик, Тувинская котловина

В Убсу-Нурской котловине гнездование отмечено по всей долине р. Тес-Хем – от урочища Цаган-Тологой до с. Ак-Эрик. Для этих мест характерна высокая численность сплюшки (23.05.1990 – 3 пары / км; 13.06.2010 – 5 пар / км). Здесь же по уремным лесам в 2010 г. были добыты несколько птиц (♀ 10.06; ♂ 13.06; ♀ 13.06; последняя самка была окольцована в 2009 г., коллектор Е.В. Екимов).

Расселилась сплюшка и на территорию Урэгнурской котловины, в частности, она была встречена в июне 1984 г. на гнездовье по долине р. Каргы на высоте 1600 м над уровнем моря и распространена вплоть до оз. Урэг-Нур, где гнездилась по ивовым зарослям с отдельно стоящими тополями. По всей Южной Туве эта птица предпочитает гнездиться в пойменных тополевых и тополево-лиственничных лесах уремного типа или в зарослях ивы. Откладывает яйца, как правило, в дуплах и полостях естественного происхождения (*цветная вкладка*, рис. 46). Кладка из четырех свежих яиц была обнаружена 01.06.2007 в долине р. Солчур (окрестности с. Эрзин) и 06.06.2007 на южном макросклоне Восточного Танну-Ола в пойме р. Харалыг-

Хем. (цветная вкладка, рис. 47). Насиживающая кладку самка была найдена 13.06.2010 в уремном лесу р. Тес-Хем (урочище Цаган-Тологой).

Таким образом, в XX в. сплюшка расселилась по территории Средней Сибири с 56 параллели до 57°40' с. ш. Ареал ее на территории Алтай-Саянского экорегиона разделен на две части. Одна из них – это центральные и южные районы Тувы, а вторая – долина Енисея от северных окраин Чулымо-Енисейской котловины до впадения Ангары. Связано это с тем, что сплюшка является стенотопным видом уремных лесов зональных степей и не держится в горно-лесном поясе, т. е. в местностях, покрытых сплошной тайгой. Расселилась сплюшка и в Северо-Западную Монголию, где она в начале столетия определенно не встречалась [Сушкин, 1938]. В оптимальных условиях на территории Убсунурской и Тувинской котловин численность популяций сплюшки довольно высока, и это, видимо, явилось одной из причин расселения ее за пределы ареала.

Орел-карлик *Hieraetus pennatus milvoides* Jerdon. является типичным представителем уремных лесов Средней Сибири. Наиболее обычен этот вид в Тувинской и Убсунурской котловине. Здесь обитает наиболее крупная раса *milvoides*, имеющая две морфы птиц – со светлой и темной окраской оперения. Распространение этого подвида охватывает Алтай, Туву, Забайкалье к востоку предположительно до Большого Хингана, а к югу – до Хангая и Кэтнея [Степанян, 1990]. Северная граница ареала вида до 70–80-х гг. прошлого столетия проходила по Тувинской котловине. П.П. Сушкин [1914] встречал этот вид в четырех местах: на Элегесте, по Енисею у Отых-таш, Хаирхана и устья Чакуля. А.Я. Тугаринов [1916] отмечает орла-карлика как нередкую птицу Урянхайского края и находил ее у подножья Танну-Ола. В последнем пункте гнездился: 29.07.1916 здесь был добыт молодой с остатками гнездового пера. Во второй половине XX в. орел-карлик начал расселяться севернее указанного гнездового ареала. Одиночные птицы встречены в конце августа 1971 г. над озерами Гагульской котловины. В 3-й декаде июня 1982 г. две птицы светлой морфы (возможно, пара) зарегистрированы в Усинской котловине в 10 км

ниже пос. Усинск. Одинокaя птица встpeчeна в конце сeнтября 1982 г. по р. Ус, в 20 км ниже пос. Усинск [Сыроечковский, Безбородов, 1987]. Найден он в Саяно-Шушенском заповеднике по пойме р. Енисей. В Хакасии отмечен в лесостeпном и подтаежном поясах приенисейской части Западного Саяна (Бейский район). Ежегодно отмечается там как обычный вид на осеннем пролете. Орел-карлик отмечается как редкий спорадично гнездящийся вид на кластерных участках заповедника «Хакасский» в 2002–2005 гг. [Налобин, 2006]. Отмечен также в предгорьях Западного Саяна (Шушенский, Ермаковский и Каратузский районы), в Усинской и Гагульской котловинах. Гнездование установлено в Саяно-Шушенском заповеднике [Сыроечковский, Безбородов, 1987; Рогачева, 1988; Стахеев и др., 1985]. В Туве орел-карлик распространeн лишь на подгорных равнинах котловин и в горы не проникает.

Это также стeнотопный вид, и размещение его на гнездовье целиком связано с умерной растительностью. Все обнаруженные гнёзда размещались в поймах на высокоствольных и труднодоступных деревьях. В гнезде, найденном в долине р. Каргы (май 2005 г.), находилась кладка из 2-х яиц (рис. 48 а, б), а в многолетнем



*Рис. 48 а. Гнездо и кладка орла-карлика *Hieraaetus pennatus milvodes* Jerdon. в умерном лесу р. Каргы, Урэгнурская котловина, май 2005 г.*

гнезде на р. Деспен (июнь 2004 г.) были два птенца в первом пуховом наряде (цветная вкладка рис. 49).



Рис. 48 б. Орел-карлик *Hieraetus pennatus milvoides*. в умерном лесу р. Каргы, Урэгнурская котловина, июнь 2005 г.

Таким образом, этот вид значительно расширил свой ареал на территории Средней Сибири к северу.

Удод *Урира erops* L. – обычная птица степных и лесостепных районов Средней Сибири, широко использующая для гнездования дупла и ниши в умерных лесах. В подходящих условиях гнездится в Убсунурской, Урэгнурской и Тувинской котловинах. Удоды обычны и широко распространены в Чулымо-Енисейской, Сыдо-Ербинской, Южно-Минусинской, Усинской котловинах и в Западном Саяне [Кохановский, 1985; Прокофьев, 1987].

Северная граница распространения удода к середине XX в. на территории Средней Сибири проходила по широте г. Ачинск [Рогачева, 1988; Степанян, 1990]. Как залетный удод отмечался под Красноярском еще в начале века, но не гнездился [Ту-

гаринов, Бутурлин, 1911]. На гнездовье наблюдался около оз. Большое (Божье) в районе с. Чебаки и в окрестностях оз. Шира и Белё, около д. Можарка [Сушкин, 1914]. В настоящее время вид широко расселился на север по лесостепным районам Красноярского края вплоть до Красноярска и даже встречается по открытым пространствам подтайги. Уже в 50-х гг. удоды, по-видимому, гнездились в некоторых местностях на широте Красноярска. Так, в районе пос. Верхняя Бирюса одиночный удод впервые встречен на пролете по р. Бирюса 21.05.1954. Вторично пара удодов была обнаружена 14.06.1957 в пойме р. Бирюса у кордона Таловка, расположенного в 20 км от ее устья. Вероятнее всего, что отмеченная пара гнездилась, найдя в широкой пойме с заливными лугами и зарастающими старицами, окруженными старыми вырубками и высокоствольным лесом, все необходимое для своего существования. Убеждает в этом хорошо выраженный пролет удодов, который наблюдался в 1959 г. у пос. Верхняя Бирюса с 13 по 17 августа. Удоды летели в западном направлении вверх по р. Бирюса и ее притоку Большой Терел. Перелет совершали утром и вечером поодиночке, реже парами. Некоторые особи делали 1–2-дневную остановку и продолжали движение. Встреча удодов примерно на 100 км западнее и на 250 км севернее мест их прежних находок еще раз подтверждает большую подвижность границ ареалов птиц, обитающих в Западной и Восточной Сибири [Пашинов, 1960]. Отмечен удод 18.06.2007 в 80 км севернее г. Красноярска, в окрестностях пос. Атаманово. В последние несколько лет удод гнездится в окрестностях р. Черемшанка по пойменному лесу р. Кача. Также удод был встречен в 12–15 км от поселка Балахта, в окрестностях с. Малиновка и в районе с. Усть-Кан Сухобузимского района – это на 120 км севернее Красноярска. Гнездящиеся удоды отмечены 02.06.2004 на горе Бугуртак Курагинского района.

Залеты удода известны и гораздо севернее. Удод проникает по лесопольным участкам до средней Ангары и верхней Лены [Реймерс, 1966]. В августе 1977 г. он встречен около устья Подкаменной Тунгуски и в Мирном (средняя тайга – 62° 10' с. ш.) [Рогачева, 1988].

Данные современного распространения удода на территории Алтай-Саянского экорегиона позволяют утверждать о расширении ареала вида по трансформированным ландшафтам южной части Средней Сибири вплоть до подтайги.

Ушастая сова *Asio otus* (L.) – типичный обитатель интразональных лесных сообществ зональных степей и лесостепей Средней Сибири. Предпочитаемый биотоп – заросли высокоствольных ивняков, черёмухи или подроста тополей и березы мелколистной. Еще в начале XX в. практически вся Центральная Азия не была заселена ушастой совой [Сушкин, 1938]. К 30-м гг. прошлого столетия граница распространения ушастой совы по направлению к Центральной Азии намечалась находками в Средней Азии, Тарбагатае, Южном Алтае, у Ачит-Нура и Байкала [Сушкин, 1938]. Этот же автор отмечает, что в Северо-Западной Монголии она была найдена только в одном месте – в густых зарослях высокого тальника по нижнему течению р. Боку-Морин. Здесь ушастая сова находилась на пределе своего распространения. В пределах среднесибирского региона самой южной находкой являлась Усинская котловина [Сушкин, 1914], восточнее – Юго-Восточный Хангай [Козлова, 1930]. В начале века ушастая сова не отмечалась ни в Тувинской, ни в Убсунурской котловине [Сушкин, 1914; Тугаринов, 1916]. Еще в конце 40-х гг. ушастая сова в гнездовой период на территории Тувы нигде не найдена. Она изредка встречалась весной на пролете в Тувинской котловине, где была добыта 11.04.1948 в зарослях пойменных кустарников в 8 км от устья р. Элегест и 07.04.1948 в окрестностях Кызыла у протоки р. Улуг-Хем [Янушевич, 1952].

В настоящее время ушастая сова обычный, а местами многочисленный вид уремных лесов Тувинской и Убсунурской котловин. Найдена она на гнездовье и в Западной Монголии в уремных зарослях р. Ховд [Баранов и др., 2003]. Здесь 11.06.2001 в старой постройке черной вороны был обнаружен выводок из 4 хорошо летающих птенцов.

Современное распространение ушастой совы в Средней Сибири связано с лесостепными, лесолуговыми и пойменными ме-

стообитаниями. Она не гнездится внутри сплошных массивов леса, темнохвойной тайге, высокогорьях, но по местообитаниям с нарушенной естественной обстановкой или интразональным элементам ландшафта проникает в зональные леса Западно-Сибирской равнины и межгорные котловины Западного Саяна [Наумов, 1960; Петров, Рудковский, 1985; Москвитин и др., 1987; Рогачева, 1988]. Крайние северные находки ушастой совы относятся к среднему течению Кети [Москвитин и др., 1977], Енисейску [Рогачева, 1988], среднему течению Ангары. Обычной на гнездовье она становится в среднем и нижнем течении Кана, по его левым притокам – Анже, Есауловке, Рыбной, у Красноярска [Тугаринов, Бутурлин, 1911; Сушкин, 1914]. Размножение зарегистрировано по левым притокам Енисея: Бузиму, Верхней и Нижней Подъемным [Екимов, 2000 б]. Здесь ушастая сова обитает в колках березовых лесов с подлеском из кустарников, перемежающихся с полями, разнообразными лугами, а также пойменных древесно-кустарниковых насаждениях, при этом тяготеет к населенным пунктам. Отмечается как обычный вид на гнездовье по Канской и Назаровской лесостепи, а в Красноярской лесостепи часть птиц остается на зимовку [Жуков, 2005, 2006]. К западу от Красноярска ее ареал протягивается через левобережные отроги Восточного Саяна двумя узкими полосами – по берегам Красноярского водохранилища и вдоль трассы Красноярск – Ачинск, где ушастая сова гнездится по кустарниковым зарослям у населенных пунктов и участкам поймы Енисея. В Чулымо-Енисейской котловине этот вид населяет пойменные леса, ивовые заросли расположенных на заболоченных лугах приозерных понижений. В Красноярске, Назарово, Минусинске ушастая сова гнездится в садах, парках в плодово-ягодных питомниках, на островах Енисея [Екимов, 1998; 2000б; Злотникова, 2000, 2002]. В Минусинской котловине этот вид приурочен к лесополосам, в долинах Аскиза и Таштыпа, Уйбата – к пойменным и предгорным лесам [Кисленко, Наумов, 1967; Прокофьев, 1987]. Часто встречается по умерным лесам р. Абакан и на прилежащих к ней сельскохозяйственных полях. Обычный вид умерных лесов Белого и Черного Июса. Здесь, в пойме р. Б. Июс, 21.06.2005

на 5 км маршрута было найдено два гнезда (в одном 4, во втором 3 птенца, уже покинувших гнезда). Гнездится в лесостепных местностях вокруг оз. Малое и Большое (Божье), на полуострове «Стрелка» в окрестностях с. Парная. Отмечены зимовки ушастой совы небольшими группами под Красноярском, в уреме на острове Татышев, в окрестностях оз. Интиколь в 2000–2001 гг. [Екимов, 2000; Екимов, Мельник и др., 2000; Екимов, Маняпов, 2001], в Хакасии по умерным лесам р. Абакан и в лесонасаждениях около оз. Хан-Куль [Злотникова, 2002].

В Туве ушастая сова гнездится в степной части Тувинской котловины по долинам рр. Улуг-Хем, Хемчик, Ак-Суг, Межегей, Элегест, Хадын. Широко распространена по умерным лесам Убсунурской котловины – в долине рр. Тес-Хем, Оруку-Шынаа, Торгалыг.

В пойменном лесу р. Тес-Хем 23.05.1990 обнаружено гнездо ушастой совы в гнезде сороки с кладкой из 4 яиц. Во время учетных работ, проведенных 15.05.1991 в пойме Оруку-Шынаа, на 5 км маршрута было обнаружено 5 кладок ушастой совы, из них 3 в гнездах сороки на ивах (5 яиц – свежие, 4 яйца – слабо насиженные, 2 яйца – идет кладка) и 2 в гнездах вороны (4 – слабо насиженные и 1 кладка съедена – остатки скорлупы в гнезде) также на ивовых кустах. В окрестностях оз. Хадын по умерному березовому лесу одноименной реки ушастая сова многочисленна. Здесь в мае 2005 г. на участке в 6 га обнаружены 3 гнездящиеся пары, которые занимали старые гнезда сороки по опушке поймы, из них две размещались на березе и одна – на иве. У всех гнездящихся пар 28 мая были птенцы (от 2 до 5) в мезоптиле [Воронина, 2006].

Ушастая сова использует для размножения, как правило, гнездовые постройки врановых птиц, предпочитая сорочьи – 62 случая из 71 (1998–2002). Значительно реже использовались гнезда вороны (8 случаев) и один раз – черного коршуна. В семи из восьми случаев гнезда черной вороны использовались ушастой совой на территории Тувы. Единично отмечалось гнездование на земле [Тугаринов, Бутурлин, 1911].

Ушастая сова – вид с голарктическим распространением в умеренных широтах, быстро расселившийся во второй поло-

вине XX в. на территорию Центральной Азии, в частности в Туву и Западную Монголию. Вероятнее всего, распространяются западные популяции этого вида, хотя однозначно сказать не представляется возможным. Существующий в результате оледенения разрыв ареала ушастой совы восстанавливался на территории Средней Сибири, по-видимому, как с запада, так и востока. А вот каким путем ушастая сова распространилась в Тувинскую и Убсу-Нурскую котловины, а также в Западную Монголию утверждать сложно. Более того, пролет ушастой совы на территории Тувинской котловины отмечался еще в середине века [Терновский, 1949]. В настоящее время пролетные птицы отмечены и на территории Эрзинского кожууна. Здесь в скальных останцах в 2–3 км к востоку от оз. Шаранур 25.09.2006 была добыта пролетная самка.

Таким образом, интразональные лесные сообщества играют большую роль в расселении как воробьиных, так и неворобьиных птиц по территории зональных степей Средней Сибири. Причинами расширения области гнездования явились, прежде всего, глобальное изменение климата и антропогенная трансформация ландшафтов, которые повлекли значительные перестройки условий обитания птиц. Наиболее чувствительными к этим изменениям оказались представители европейского и монгольского типов фауны, широко расселившиеся в XX столетии по территории Средней Сибири [Баранов, Воронина, 2006]. Исторические причины сказались на высоком представительстве этих двух авифаунистических комплексов в группе расселяющихся видов.

5.6. Особенности населения птиц островных лесов (тёргюнов), формирующихся на мерзлотных почвах горно-степного и полупустынного ландшафта

При характеристике населения птиц интразональных лесных сообществ нельзя не упомянуть тёргюны (тувинское название остаточных лесочков), представленные небольшими

пятнами лиственничного и лиственнично-елового леса на увлажненных и мерзлотных почвах среди горно-степного и полупустынного ландшафтов.

Обычно лесочки такого типа светлые, без подлеска, изолированные друг от друга и от горно-лесного пояса, разбросанные как по северным, так и по южным экспозициям склонов, а также в истоках ручьев и родников. Эти образования в летний период практически остаются незаселенными птицами. Аналогичную картину отмечали на сопредельных территориях Монголии [Тугаринов, 1929] и на северном побережье р. Убсунур, где сохранился уникальный остаточный лес, расположенный намного ниже горно-лесного пояса, где лесообразующими породами являются лиственница и ель [Забелин, 1999].

Приречные и природниковые лесные заросли составляют не только важный компонент общего биоразнообразия Убсунурской котловины (что в должной мере до сих пор не оценено), но и её отличительную особенность по сравнению с соседней котловиной Больших Озер (КБО). Особенно специфичны и даже уникальны локальные лесные криогидроморфные экосистемы среди сухостепных и полупустынных ландшафтов: участки хвойных лесов вокруг холодных родников, слабо развитые в природниковых биотопах окружающих горно-котловинных районов – Алтая, Саян, КБО. Они имеют важное водно-охранное значение, т. к. именно древесные заросли в основном обеспечивают устойчивость микроклимата оазисных ценозов. К сожалению, эти криородниковые леса много лет подвергаются вырубке и выпасу, что неуклонно сокращает их и так небольшую площадь (по 2–3 км²). В условиях резко континентального климата и затянувшегося засушливого периода такие островные леса через 20–30 лет могут безвозвратно погибнуть, поэтому необходимо срочно принять действенные юридические и практические меры по их сохранению. Прежде всего, нужна разъяснительная работа среди местного населения [Швецов, 2003].

Территориальная ограниченность указанных местообитаний, по-видимому, не позволяет гнездиться здесь птицам,

у которых минимальная величина индивидуальных гнездовых участков превышает их размеры [Баранов, 1981]. Кроме того, известно, что протяженность однородного местообитания определяет объем доступных кормов [Залетаев, 1976], что также служит условием возможности проникновения лесных видов в тёрюны. Весьма любопытен тот факт, что и хищные птицы только в редких случаях используют деревья в тёрюнах для устройства гнезд. Нам не приходилось находить здесь гнезда хищников, однако А.Я. Тугаринов [1929] отмечает очень редкое гнездование в них черного коршуна и в отдельных случаях – дёрбника. Отсутствие птиц на гнездовании, вероятнее всего, связано с широким развитием в тёрюнах вечной мерзлоты и низкими температурами не только на почве, но и в кронах деревьев. В зимний же период тёрюны используются птицами в большей степени [Баранов, 2007]. В них кормится ряд форм, трофически связанных с семенами лиственницы, – чечетка обыкновенная, клёст-еловик и другие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяций птиц интразональных лесных сообществ, имеющих изолированный островной характер и незначительные площади в сравнении с территориями зональных степей, обладают рядом экологических особенностей и закономерностей:

1) для умерной растительности зональных степей характерны высокий уровень биоразнообразия и самая высокая плотность населения птиц;

2) для интразональных лесных сообществ степной зоны характерна полидоминантная структура населения птиц со смешением элементов разных экологических группировок на небольших площадях;

3) пойменная умерная растительность различных речных долин, являясь определённого рода изолятом, отличается по площади, составу растительных сообществ и населения птиц;

4) опустынивание зональных степей с севера на юг Средней Сибири существенно влияет на изменение качественной и количественной структуры населения птиц умерной растительности;

5) интразональные лесные сообщества являются экологическим руслом для мигрирующих птиц и играют решающую роль для расселения многих лесных форм в зональные степи Средней Сибири;

6) специфические условия пойменных лесов влияют на формирование экотипов периферийных популяций, находящихся в зоне пессимума;

7) некоторым популяциям птиц при недостатке стадий для устройства гнёзд в умерных лесах свойственны гнездовой паразитизм, снижение внутривидовой и межвидовой конкуренции и, как следствие, высокая плотность гнездования отдельных видов и формирование групповых и колониальных поселений;

8) в изолированных интразональных лесных сообществах степей ярко выражен оборот видового состава птиц – адвентивные формы вселяются, некоторые местные виды сокращаются в численности и исчезают;

9) в условиях уремы Убсунурской котловины формируется специфичный околородный комплекс птиц, не встречающийся в других котловинах;

10) уремная растительность – рефугиум некоторых стено-топных особо охраняемых видов птиц (орлан-белохвост, кулик-сорока, орёл-карлик и др.);

11) в тёргонах (небольших островных лесах на мерзлотных почвах), имеющих интразональный характер на фоне зональных степей и занимающих небольшие площади, птицы не гнездятся или поселяются исключительно редко, но активно используют их в зимний период времени.

Интразональные лесные сообщества (уремная растительность) играют важную роль в поддержании стабильности популяций многих особо охраняемых видов птиц Средней Сибири: колпица, горный гусь, сухонос, орел-карлик, орлан-белохвост, кулик-сорока и др. Все они являются характерными представителями уремной растительности и в других местообитаниях зональных степей не встречаются. Однако уремные леса интенсивно вырубаются местным населением, за счет чего происходят фрагментация местообитаний, сокращение площадей с высокоствольной растительностью и, как следствие, снижение уровня водотока многих малых рек степной зоны. Эти обстоятельства приводят к сокращению биологического разнообразия птиц зональных степей Средней Сибири.

Библиографический список

1. Андреев Б.Н. Птицы Вилюйского бассейна. Якутск: Кн. изд-во, 1974. 302 с.
2. Балобан (*Falco cherrug*) в России // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. М., 2005. Вып. 5. С. 48–66.
3. Баранов А.А. Горный гусь – *Eulabeia indica* (Lathm.) в Туве // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока: Труды зоологического ин-та АН СССР. Л., 1985. Т. 150. С. 99–106.
4. Баранов А.А. Горный гусь – флаговый вид Республики Тыва // Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона: 1-я Международ. науч.-практич. конф. Кызыл, 2002. С. 16–17.
5. Баранов А.А. К авифауне Республики Тыва // Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: КГПУ, 1996. С. 23–24.
6. Баранов А.А. К вопросу изучения и охраны уникальной популяции горных гусей в Тувинской АССР // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: тез. докл. 1-го Всесоюз. орнитол. съезда. Л., 1986. Ч. 1. С. 55–56.
7. Баранов А.А. Материалы о распространении и экологии горного дупеля в Тувинской АССР // Мат. Всесоюз. совещ. по куликам. Донецк, 1989. С. 36–37.
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, 1979. С. 115–117.
9. Баранов А.А. Общие особенности распределения птиц и фаунистическое районирование Южной Тувы // Экология и население птиц. Иркутск, 1985 а. С. 3–18.

10. Баранов А.А. Особенности экологии горного гуся и черного коршуна при их совместном колониальном поселении на территории Тувы // Проблемы экологии и экологического образования: состояние, пути решения: по мат. Всерос. науч.-практич. конф. Красноярск, 1998. С. 74–77.
11. Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения: дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2007. 544 с.
12. Баранов А.А. Птицы Алтай-Саянского экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия: монография. Т. 1 / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2012. 464 с.
13. Баранов А.А. Редкие и малоизученные птицы Тувы: монография. Красноярск: Изд-во КГУ, 1991. 320 с.
14. Баранов А.А. Сведения о распространении редких птиц в южной части Средней Сибири // Животное население, растительность Северо-Западной Монголии и бореальных лесов, лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Вып. 2. Красноярск: РИО КГПУ, 2003. С. 13–30.
15. Баранов А.А. Современное размещение и состояние численности хищных птиц в Тувинской АССР // Экология хищных птиц. М., 1983. С.101–105.
16. Баранов А.А. Структура и динамика населения птиц в «модельных» биотопических группировках Южной Тувы // Территориальное размещение и экология птиц юга Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: КГПИ, 1991 а. С. 18–41.
17. Баранов А.А. Структура населения птиц зональных и интразональных местообитаний Южной Тувы // Все-союзное совещание по проблеме кадастра. М., 1985. С. 231–232 .
18. Баранов А.А. Численность хищных птиц в Южной Тыве // Фауна и экология животных Средней Сибири: межвуз. сб. науч. трудов. Красноярск: КГПУ, 1996. С. 7–16.

19. Баранов А.А. Эколого-фаунистический анализ птиц южной Тувы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 16 с.
20. Баранов А.А., Воронина К.К. Основные причины формирования высокого уровня биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона (Среднесибирская часть) // Вестник Краснояр. гос. ун-та. Естественные науки. 2006. 5/1. С. 67–72.
21. Баранов А.А., Гаврилов И.К., Екимов Е.В. Материалы по авифауне Северо-Западной Монголии // Животное население, растительность Северо-Западной Монголии и бореальных лесов, лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Вып. 2. Красноярск: РИО КГПУ, 2003. С. 38–50.
22. Баранов А.А., Екимов Е.В. Новые сведения о распространении, плотности населения и трофических связях домового сыча в Южной Тыве // Вестник Краснояр. гос. ун-та. Естественные науки. 2006. 5/1. С.116–120.
23. Безбородов В.И. К вопросу об охране птиц в Минусинской котловине // Охрана окружающей среды и географический прогноз. Иркутск: СО АН СССР, 1979. С. 64–72.
24. Безбородов В.И. К орнитофауне заповедника «Столбы» // Тр. гос. зап-ка «Столбы». Красноярск, 1971. Вып.8. С. 65–69.
25. Безбородов В.И. О расширении ареала зяблика // Орнитология. М.: МГУ, 1968. Вып. 9. С. 336.
26. Безбородов В.И. Распространение седоголового щегла и чижа в Сибири // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 1. С. 178–179.
27. Безбородов В.И. Распространение седоголового щегла и чижа в Сибири // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. М.: Изд-во МГУ, 1974. Ч. 1. С. 178–179.
28. Беликов С.Е., Рандла Т.Э. Фауна птиц и млекопитающих Северной Земли // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 18–28.

29. Белянкин А.Ф., Алябьева Г.Н. Население птиц горной тундры Кузнецкого Алтау // Орнитологические проблемы Сибири: тез. докл. конф. Барнаул, 1991. С. 116–118.
30. Берман Д.И., Забелин В.И. Новые материалы по орнитофауне Тувы // Орнитология. М.: МГУ, 1963. Вып. 6. С. 153–160.
31. Бибби К., Джонс М., Марсден С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц: пер. с англ. М.: Союз охраны птиц России, 2000. 186 с.
32. Блинецов А.С. К видовому составу и биологии петрофильных видов птиц Убсу-Нурской котловины (Республика Тыва) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. 2007. С. 166–167.
33. Боржонов Б.Б. О залетах горных гусей на Таймыр // Науч.-техн. бюл. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск, 1978. № 15. С. 44–46.
34. Бурский О.В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 108–142.
35. 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.
36. Валюх В.Н. Размещение и состояние численности некоторых редких и малоизученных видов птиц на территории Красноярского края // Фауна и экология животных Средней Сибири / Краснояр. гос. пед ун-т. Красноярск, 1996. С. 40–47.
37. Владышевский Д.В. Птицы в антропогенном ландшафте, Новосибирск: Изд-во Наука. Сиб. отд-ие, 1975. 179 с.
38. Владышевский Д.В., Ким Т.А. Птицы южной части Красноярского края: учеб.-метод. пособие. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1988. 224 с.

39. Владышевский Д.В., Шапарев Ю.П. Закономерности изменения птичьего населения лесных биоценозов Нижнего Приангарья // Исследование экологии таежных животных. Красноярск, 1976. С. 3–34.
40. Воробьев В.Н., Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. Новые данные по орнитофауне Северо-Восточного Алтая // Орнитология. М.: МГУ, 1963. Вып. 6. С. 140–145.
41. Воробьев К.А. Птицы Якутии. АН СССР. М., 1963. 236 с.
42. Воронина К.К. Значение уремных лесов степной зоны для сохранения биоразнообразия Тувы // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: мат. VII Междунар. конф. Кызыл: Тув. ИКОПР СО РАН, 2005. Т. 1. С. 110–112.
43. Воронина К.К. Материалы о численности соколообразных и сов реки Хадын (Тувинская котловина) // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2006 а. Вып. 3. Ч. 2. С. 51–54.
44. Воронина К.К. Сведения о видовом составе и численности птиц интразональных лесных сообществ поймы реки Б. Июс // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: мат. VIII Междунар. науч. школы-конф. студ. и молод / Хакас. гос. ун-т им. Н.Ф. Катанова, 2004. Т. 1. С. 70.
45. Воронина К.К. Сведения по биологии и фенологии серой мухоловки в уремных лесах Южной Тувы // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: мат. VII Междунар. науч. школы-конф. студ. и молод. уч. / Краснояр. гос. ун-т. Красноярск, 2003. Т. 1. С. 68.
46. Воронина К.К. Структура населения птиц уремных лесов р. Белый Июс (Республика Хакасия) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ХГУ, 2005 а. Вып. 9. Т. 1. 164 с.
47. Воронина К.К. Структура населения птиц уремных лесов Южной Тувы // Орнитологические исследования в

- Северной Евразии: тез. XII Междун. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь, 2006. С. 121–122.
48. Воронина К.К., Баранов А.А. Уремные леса – основные русла расселения воробьинообразных птиц в зональные степи Средней Сибири (Алтай-Саянский экорегион) // Фауна и экология животных Средней Сибири и Дальнего Востока: межвуз. сб. науч. тр. Вып. 5. Красноярск, 2008. С. 77–108.
49. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Летне-осеннее население птиц таежных ландшафтов Вологодской области // Орнитология МГУ. 1960. Вып. 3. С. 131–137.
50. Гаврилов И.К., Баранов А.А., Валюх В.Н. Распространение и численность некоторых редких птиц в Южной и Юго-Восточной Туве // Орнитологические проблемы Сибири: тез. докл. конф. Барнаул, 1991. С. 137–138.
51. Гагина Т.Н. Новые данные о распространении птиц в Восточной Сибири // Орнитология. М., 1960. Вып. 3. С. 219–225.
52. Гагина Т.Н. Птицы Восточной Сибири (список и распространение) // Тр. Баргузин. гос. зап-ка, 1961. Вып. 3. С. 99–123.
53. Гагина Т.Н. Птицы Восточной Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1968. 51 с.
54. Гельд Т.А. Сведения о видовом составе и численности птиц оросительных систем Республики Хакасия // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий / отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2005. Вып. 9. Т. 1. 164 с.
55. Гельд Т.А. Эколого-фаунистический анализ населения птиц Уйбатской оросительной системы (Республики Хакасия) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: мат. VII Междунар. научной школы-конференции студентов и молодых ученых / отв. ред. В.В. Анюшин. Красноярск: КГУ, 2003. Т. 1. 218 с.

56. Гельд Т.А., Горр А.В. Населения птиц Уйбатской оросительной системы (Республика Хакасия) // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий / отв. ред. В.В. Анюшин. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2006. Вып. 10. Т. 1. 202 с.
57. Гибет Л.А., Артамошин А.С., Селивонин Е.А. О распространении некоторых птиц в Средней Сибири // Орнитология. М.: МГУ, 1967. Вып. 8. С. 341.
58. Головушкин М. И. Материалы к орнитофауне Тувы и северо-западной Монголии // Сб. тр. зоол. музея. Киев: Науководумка, 1970. № 34. С. 93–97.
59. Головушкин М.И. Орнитофауна котловины Больших Озер и ее зоогеографический анализ: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1986. 20 с.
60. Головушкин М.И., Щербак Н.Н. Монгольский жаворонок в Тувинской АССР, Бурятской АССР и Западной Монголии // Окский гос. зап.-к. 1976. Вып. 13. С. 194–198.
61. Горелова А.К., Бондаренко Т.С., Мартынович Н.В. Каталог орнитологической коллекции Красноярского краевого краеведческого музея. Красноярск: ИП Азарова Н.Н., 2008. 216 с.
62. Горошко О.А. Состояние и охрана популяций журавлей и дроф в Юго-Восточном Забайкалье и сопредельных районах Монголии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 19 с.
63. Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты её экологии. Новосибирск: Изд-во Наука, Сибирское отделение, 1982. С. 19–41.
64. Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Обнаружение изменений климата: состояние, изменчивость и экстремальность климата // Метеорология и гидрология. 2004. №4. С. 50–67.
65. Гусев О.К. К орнитофауне Ушканьих островов // Орнитология. М.: МГУ, 1960. Вып. 3. С. 226–233.

66. Даваа А.М. К оценке современного состояния ключевых орнитологических территорий юга Приенисейской Сибири (на примере озера Торе-Холь, Республика Тува) // Объединение субъектов Российской Федерации и проблемы природопользования в Приенисейской Сибири: тез. и мат. докл. Межрегион. науч.-практич. конф. Красноярск: Изд-во КГУ, 2005. С. 455–456.
67. Давыдов А.Л., Бухмастов А.В. Колония дроздов рябинников как место гнездования воробьиных птиц // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев: Науководумка, 1977. Ч. 1. С. 274.
68. Данилов Н.Н., Тарчевская В.А. Географическая изменчивость размножения рябинника и белобровика на Урале // Орнитология. Вып. 4. М.: МГУ, 1962. С. 142–153.
69. Доржиев Ц.З., Сандакова С.Л., Дашанимаев В.М. К орнитофауне высокогорья Большого Саяна // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: мат. III Междунар. орнитол. конф. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2006. Ч. 1. С. 91–96.
70. Дробялис Э. Проблемы и пути изучения хищных птиц: методические рекомендации. Вильнюс, 1990. 107 с.
71. 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.
72. Дулькейт Г.Д. Новые млекопитающие и птицы на берегах Телецкого озера // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Гос. ун-т, Томск. об-во испытателей природы, 1949. Вып. 7. С. 2–8.
73. Екимов Е.В. К экологии совообразных юга Приенисейской Сибири // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири: мат. 1-й Межрегион. науч.-практич. конф. по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. Ч. 1. С. 96.

74. Екимов Е.В. К экологии ушастой совы в Средней Сибири // Проблемы экологии и экологического образования: состояние, пути решения. По мат. Всерос. науч.-практич. конф. Красноярск, 20–21 окт., 1998 г. Красноярск, 1998. С. 66–67.
75. Екимов Е.В. Некоторые особенности кормодобывания совообразных в лесостепных ландшафтах Средней Сибири // Животное население, растительность Северо-Западной Монголии и бореальных лесов, лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Вып. 2. Красноярск: РИО КГПУ, 2003. С. 101–136.
76. Екимов Е.В. Ушастая сова (*Asio otus L.*) в естественных и антропогенных ландшафтах Средней Сибири // Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: РИО КГПУ, 2000 а. Вып. 1. С. 23–37.
77. Екимов Е.В., Маняпов Д.Г. Материалы о питании филина и ушастой совы // Экология Южной Сибири: мат. Юж.-Сиб. международ. науч. конф. студ. и молод. уч. 21–24 ноября 2001 г. в г. Абакане. Красноярск: КГУ, 2001. Т. I. С. 83.
78. Екимов Е.В., Мельник Н.Н., Мейдус А.В. К экологии совообразных в южной части Средней Сибири в зимний период // Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: РИО КГПУ, 2000. Вып. 1. С. 49–53.
79. Елаев Э.Н. Пространственно-временная организация сообществ птиц в зоне контакта тайги и степи (юг Восточной Сибири): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ, 2005. 47 с.
80. Елсуков С.В. К орнитофауне Среднего Сихотэ-Алиня // Редкие птицы Дальнего Востока: сб. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 120–122.
81. Емельянов В.И. Экологические основы охраны и рационального использования ресурсов гусей (*Anserinae*) и ле-

- бедей (*Cygninae*) на юге Приенисейской Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 263с.
82. Емельянов В.И., Кутянина А.В. Журавль-красавка на юге Приенисейской Сибири (современное состояние популяционных группировок) // Фауна и экология животных Средней Сибири. Красноярск: Изд-во КГУ, 1996. С. 76–88.
83. Емельянов В.И., Савченко А.П., Соколов В.В. 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.
84. Ефимцев Н.А. Четвертичное оледенение Западной Тувы и Восточной части Горного Алтая. Вып. 61 / Труды геол. ин-та Академии наук СССР. М., 1961. С. 36–45.
85. Жуков В.С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 2006. 492 с.
86. Жуков В.С. Распределение и численность сов в северной лесостепи Средней Сибири // Совы Северной Евразии. М., 2005. С. 385–389.
87. Забелин В.И. Инвентаризационный список видов птиц Убсу-Нурской котловины // Охрана окружающей среды и человек: мат. III Республ. науч.-практич. конф. Кызыл, 1993. С. 71–73.
88. Забелин В.И. К видовому составу и путям пролета птиц Северной Азии через Туву и Западную Монголию // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. М.: Союз охраны птиц России, 1999. 160 с.
89. Забелин В.И. К орнитофауне высокогорий Саяна // Орнитология. М.: МГУ, 1976. Вып. 12. С. 68–76.
90. Забелин В.И., Аракчаа Л.К. О лебеде-кликуне на озере Убсу-Нур // Территориальное размещение и экология птиц юга Средней Сибири. Красноярск: Краснояр. гос. пед. ин-т, 1991. С. 117–119.

91. Забелин В.И., Баярхуу С., Озерская Т.П. О видовом разнообразии орнитофауны Тувы и Западной Монголии // Биоразнообразии и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона: мат. I Междунар. науч.-практич. конф. Кызыл: Тув ИКОПР СО РАН, 2003. С. 203–204.
92. Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). М.: Мысль, 1976. 271 с.
93. Зверев М.Д. Птицы, новые для Новосибирского района // Тр. Новосиб. зоосада, 1937. Т. 1. С. 31–32.
94. Злотникова Т.В. Особенности экологии птиц в условиях антропогенного ландшафта Минусинской котловины: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2002. 252 с.
95. Иванов А.И. Каталог птиц СССР. Л.: Наука, 1976. 276 с.
96. 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.
97. Измайлов И.В., Боровицкая Г.К. Птицы юго-западного Забайкалья. Владимир, 1971. 315 с.
98. Измайлов И.В., Прокофьев М.А. О распространении чижей (*Carduelis spinus*) в Бурятии // Краеведческий сб.: Бурятский фил. ГО СССР. Улан-Удэ, 1959. Вып. 4. С. 136–138.
99. Иоганзен Г.Х. Фауна гнездящихся птиц Салаирского края // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та Томск. ун-та, 1935. Т. 1. С. 12–65.
100. Иоганзен Г.Э. Новые материалы по птицам Минусинского края и Урянхайской земли // Мемориальный краевед. музей им. Н.М. Мартыанова. Минусинск, 1929. Т. 6. Вып. 1. С. 31–59.
101. Ирисов Э.А. Заметки с Алтая о бекасе-отшельнике // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР: тр. Окск. гос. зап.-ка. 1976. Вып. 13. С. 141–142.

102. Ирисов Э.А. Летние орнитологические наблюдения в районе озера Джулу-Куль // Изв. Алтайск. отд. геогр. о-ва. Горно-Алтайск, 1963. С. 64–69.
103. Ирисов Э.А. О вертикальном распространении некоторых птиц в Юго-Восточном Алтае // Известия Алт. отд. Геогр. об-ва СССР. Барнаул, 1967. Вып. 8. С. 105–107.
104. Исследование продуктивности вида в пределах ареала: мат. V заседания межсекционной рабочей группы. Вильнюс, 1973. 174 с.
105. Калинина А.В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы // Природные условия Тувинской автономной области. М.: Наука, 1957. С. 162–190.
106. Кашенцова Т.А. Возрастная структура популяций черных стрижей (*Apus apus*) в Окском заповеднике // Вестн. зоологии. 1982. № 3. С. 44–48.
107. Ким Т.А. Заметки о птицах долины реки Кемь // Уч. зап. каф. бот. и зоол. Красноярск: КГПИ, 1959. Т. XV. С. 215–222.
108. Ким Т.А. Материалы о фауне гусеобразных и куриных южной части Красноярского края // Территориальное размещение и экология птиц юга Средней Сибири / Краснояр. гос. пед. ин-т. Красноярск, 1991. С. 55–72.
109. Ким Т.А. Материалы по орнитофауне северо-западной части Восточного Саяна (Сообщение 2) // Проблемы высшей нервной деятельности человека и животных // Вопросы зоологии, Красноярск: КГПИ, 1972. С. 160–180.
110. Ким Т.А. О распространении зяблика в Красноярском крае // Уч. зап. каф. бот. и зоол. Красноярск: КГПИ, 1959. Т. XV. С. 223–224.
111. Ким Т.А. Об ареале восточного соловья в Красноярском крае. Уч. записки Краснояр. гос. пед. ин-та. Кафедра зоологии. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1961. Т. 20. Вып. 2. С. 79–80.

112. Ким Т.А. Редкие и исчезающие птицы Саян, Присаянья и их охрана // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 113–118.
113. Ким Т.А., Пакулов В.А. Результаты количественного учета воробьиных Манского белогорья Восточного Саяна // Учен. зап. Краснояр. гос. пед. ин-та, 1959. С. 257–263.
114. Ким Т.А., Штильмарк Ф.Р. Материалы о фауне и размещении птиц среденгорной полосы Западного Саяна // Учен. Зап. Краснояр. пед. ин-та, кафедра зоологии. 1963. Т. 24. Вып. 5. С. 3–32.
115. Кисленко Г.С., Наумов Р.Л. Паразитизм и экологически расы обыкновенной и глухой кукушек в Азиатской части СССР // Орнитология. М.: МГУ, 1967. Вып. 8. С. 79–97.
116. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации / Е.А. Коблик, Я.А. Редькин, В.Ю. Архипов. М.: Товарищество научных и зданий КМК, 2006. 256 с.
117. Кожанчиков И.В., Герасимов – Морачинский А.Н. Орнитологические заметки // Мемориальн. краевед. музей им. Н.М. Мартыанова. Минусинск, 1923. Т. 1. Вып. 1. С. 61–66.
118. Козлова Е.В. Птицы Юго-Западного Забайкалья, Северной Монголии и Центральной Гоби. Л.: АН СССР, 1930. 396 с.
119. Коропачинский И.Ю., Скворцова А.В. Деревья и кустарники Тувинской АССР. Новосибирск: Изд-во наука. Сиб отд-ие, 1966. 184 с.
120. Кохановский Н.А. К биологии удода южной части Средней Сибири // Наземные позвоночные Сибири и их охрана: межвуз. сб. науч. тр. Горно-Алтайск, 1985. С. 96–98.
121. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Е.Е. Сыроечковский, Э.В. Рогачева, В.М. Яновский и др. Красноярск: Кн. изд-во, 1995. 408 с.

122. 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, 2004. 254 с.
123. Красная книга Республики Тува. Животные / Н.И. Путьинцев, Л.К. Аракчаа, В.И. Забелин, А.А. Баранов, С.Э. Чернышев и др. Новосибирск: СО РАН; Филиал «Гео», 2002. 168 с.
124. 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.
125. Крутовская Е.А. Птицы заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск: Кн. изд-во, 1958. Вып. 27. С. 206–285.
126. Кузякин А.П. Зоогеография СССР. Биогеография // Уч. зап. МОПИ. М., 1962. Т. 109. Вып. 1. С. 3–182.
127. 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.
128. Кутянина А.В., Байкалов А.Н. Орнитологический заказник «Озеро Улуг-Коль» / Проблемы заповед. дела: мат. науч.-практич. конф., посвящ. 20-летию образования Саяно-Шушенского гос. заповедника. Шушенское, 1996. С. 80–82.
129. Лебедев Ю.А. К биологии и миграциям некоторых птиц в Туве // Миграции птиц в Азии. Душанбе: ДОНИШ, 1980. С. 215–224.
130. Леонович В.В., Демина Г.В., Вепринцева О.Д. Вопросы систематики овсянок (*Genus Emberiza L.*) фауны СНГ (по материалам сравнительного анализа пения, позывок и окраски яиц) // Бюл. МОИП, отд. биол. М.: МГУ, 1998. С. 3–16.
131. Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1974. 260 с.

132. Малков Н.П. Орнитологическая коллекция Горно-Алтайского пединститута // Наземные позвоночные Сибири и их охрана: межвуз. сб. науч. тр., 1985. С. 23–39.
133. Малышев Л.И. Материалы к орнитофауне Прибайкалья // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 7. С. 1103.
134. Мальцева Т.В. Расительность долины реки Улуг-Хем // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ие АН СССР, 1982. С. 28–44.
135. Маргенович Н.В. Позднечетвертичные птицы из пещерных местонахождений Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна): автореф. дис. ... канд биол. наук. М., 2004. 28 с.
136. Методики исследования продуктивности и структура видов птиц в пределах их ареалов: сб. статей. Вильнюс: Мокслас, 1977. Ч. 1. 136 с.
137. Михельсон Х.А., Меднис А.А., Блум П.Н. Изучение демографии гнездовых популяций методом кольцевания // Метод изучения миграций птиц. М., 1977. С. 46–61.
138. Многолетние колебания основных показателей гидрометеорологического режима волжского бассейна / Ю.П. Переведенцев, М.А. Верещагин, Э.П. Наумов, К.М. Шанталинский // Метеорология и гидрологи. 2001. № 10. С. 16–23.
139. Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я. /Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 245–279.
140. 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. междунар. науч.-практич. конф. Абакан: Изд-во ХГУ, 2006. С. 171–175.
141. Намзалов Б.Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 309 с.

142. Намзалов Б.Б., Королук А.Ю. Классификация степной растительности Тувы и Юго-Восточного Алтая: препринт. Новосибирск: Академия наук СССР ордена Ленина Сибирского отделения, Центральный сибирский ботанический сад, 1991. 84 с.
143. Нанкинов Д.Н. О растянутости сроков размножения дрозда-рябинника в Ленинградской области // Вестник ЛГУ. 1970. № 9. С. 90–95.
144. Наумов Р.Л. Методика абсолютного учета птиц в гнездовой период на маршрутах // Зоол. журн. 1965. Т. XLIV. Вып. 1. С. 81–93.
145. 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.
146. Наумов Р.Л. Фауна и распределение птиц окрестностей села Б. Кемчук (Красноярский край) // Орнитология. М.: МГУ, 1960. Вып. 3. С. 200–211.
147. Находки редких гусеобразных на Юге Тывы / Е.А. Коблик, А.А. Манылов, Я.А. Редькин, В.М. Сотников, А.В. Цветков // Казарка. 1999. № 5. С. 313–315.
148. Нейфельдт И.А. Из результатов орнитологической экспедиции на Юго-Восточный Алтай // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока: тр. зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 150. С. 7–43.
149. Оводов Н.Д., Мартынович Н.В., Михеев В.Е. Позвоночные пещер правобережья Енисея в окрестностях Красноярска // Тр. гос. зап-ка «Столбы». Красноярск, 2001. Вып. 17. С. 115–144.
150. Озера Хакасии и их рыбохозяйственное значение. Красноярск, 1976. 204 с.
151. Озерская Т.П. Видовое разнообразие птиц Убсу-Нурской котловины и его горного обрамления // Природные условия, история и культура Западной Монголии и со-

- предельных регионов: мат. VII Междунар. конф. Кызыл: Тув. ИКОПР СО РАН, 2005. Т. 1. С. 215–217.
152. Озерская Т.П. Структура населения и экология птиц биоценозов Убсу-Нурской котловины: автореф. ... канд. биол. наук. М., 2008. 23 с.
 153. Особенности гнездовой биологии некоторых видов птиц в антропогенных ландшафтах Минусинской котловины / Т.В. Злотникова, О.С. Вдовина, Т.А. Горлова, Ю.А. Михеева// Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: РИО КГПУ, 2000. Вып. 1. С. 78–85.
 154. Павлов Е.И., Парыгин Ю.А. Орнитологические наблюдения в Верхне Чарской котловине // Изв. Забайк. фил. ГО СССР. Т. 5. Вып. 5. Чита, 1969. С. 85–108.
 155. Паевский В.А. Демография птиц // Тр. зоол. ин-та АН СССР. Л., 1985. Т. 125. 285 с.
 156. Панов Е.Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1973. 376 с.
 157. Пашинов М.И. К фауне птиц Бирюсинской лесной дачи учебно-опытного лесхоза Сибирского технологического института // Сб. 25. Красноярск, 1960. С. 82–89.
 158. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.
 159. Петров С.Ю., Рудковский В.П. Летняя орнитофауна приенисейской части Западного Саяна // Орнитология. 1985. Вып. 20. С. 76–83.
 160. Попов В.В. К распространению сов в Юго-Западной Туве // Орнитологические проблемы Сибири: тез. докл. конф. Барнаул, 1991. С. 152–154.
 161. Потапов Р.Л. Птицы Памира // Биология птиц: тр. зоол. ин-та. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 39. С. 3–119.
 162. Поярков Н.Д. Сухонос: вопросы происхождения, динамики численности, биологии и охраны // Казарка: Бюл.

- раб. гр. по гусям и лебедям Восточной Европы и Северной Азии. № 7. М., 2001. С. 51–67.
163. Природные условия Тувинской автономной области: тр. Тув. компл. экспед. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. III. 277 с.
164. Прокофьев С.М. Водоплавающие птицы степного лесостепного пояса Хакасии // Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. М., 1984. С. 172–173.
165. Прокофьев С.М. К экологии огаря, пеганки и горбоносого турпана на юге Красноярского края // Экологические и экономические аспекты охраны и рационального использования охотничьих животных и растительных пищевых ресурсов Сибири: тез. докл. науч. конф. Шушенское, 1990. С. 111–114.
166. 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.
167. Прокофьев С.М. Природа Хакасии: учеб. пособие. Абакан: Хакас. кн. изд-во, 1993. 205 с.
168. Прокофьев С.М., Кустов Ю.И. Редкие и исчезающие виды птиц Хакасии и их охрана // Редкие наземные позвоночные Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 180–185.
169. Птицы Советского Союза / под общ. ред. Г.П. Дементьева, Н.А. Гладкова. М.: Советская наука, 1954. 803 с.
170. Птушенко Е.С. Подсемейство Гусиные // Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1952. Т. 4. С. 247–344.
171. Пузаченко Ю.Г. Заметки о населении птиц северной тайги Эвенкии // Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 370–371.
172. Пукинский Ю.Б. Воробьиные птицы естественных ландшафтов Барабинской низменности // Вопросы экологии и биоценологии. Томск: Том ун-т, 1969. Вып. 8. С. 62–78.

173. Путинцев Н.И. Республика Тыва // Система особо охраняемых природных территорий Алтае-Саянского эко-региона / под ред. проф. А.Н. Куприянова. Кемерово: Азия, 2001. 176 с.
174. Пыжьбянов С.В. К изменению ареалов некоторых видов воробьиных птиц в Восточной Сибири // Птицы Сибири: тез. докл. 2-й сиб. орнитол. конф. Горно-Алтайск, 1983. С. 97–99.
175. Пыжьбянов С.В. Огарь на Байкале и в Пребайкалье (Иркутская область) // Казарка. 2000. № 6. С. 177–201.
176. Равкин Е.С., Глейх И.И., Черников О.А. Численность и распределение птиц подтаёжных лесов Средней Сибири (бассейн р. Поймы) // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. М., 1987–1988. С. 81–86.
177. Равкин Ю.С. Методики учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть). Новосибирск, 1967. С. 66–75.
178. Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука, 1984. 262 с.
179. Ревердатто В.В. Степи Хакасии // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1954. Т. 86. Вып. 3. С. 18–24.
180. Реймерс В.Ф. Птицы и млекопитающие Средней Сибири. М.; Л.: Наука, 1966. 420 с.
181. Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 309 с.
182. 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.
183. Росляков Г.Е. Редкие и исчезающие птицы Дальнего Востока. Владивосток, 1985. 160 с.
184. Рузский М.Д. Зоодинамика Барабинской степи // Тр. Том. гос. ун-та. Т. 97. 1946. С. 36–77.

185. Рябицев В.К., Примак. Птицы окрестностей села Галанино (Средние Енисей) // Мат. к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Уральское отд. РАН, 2000. С. 167–175.
186. Савельев А.П., Макаров В.А. Материалы к фауне и экологии птиц Восточного Приубсунурья (Монголия, Тува) // Сохранение биоразнообразия Приенисейской Сибири: мат. 1-й Межрегион. науч.-практич. конф. по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск: КГУ, 2000. Ч. 1. С. 77–79.
187. Савченко А.П. Осенний пролет серого гуся на оз. Тере-Холь // Птицы Сибири: тез. докл. Горно-Алтайск, 1983. С. 223–224.
188. Савченко А.П., Емельянов В.И. Характеристика осеннего пролета птиц в районе оз. Тере-Холь // Миграции птиц в Азии. Ташкент: Фан, 1984. С. 69–78.
189. Савченко А.П., Емельянов В.И., Бабашкин К.Н. О некоторых редких и малоизученных перелетных птицах Туvinской АССР // Миграции птиц в Азии. Новосибирск: Наука, 1986. С. 204–206.
190. Савченко А.П., Чугаев А.В. Количественная характеристика весеннего пролета птиц в Туве // Миграции птиц в Азии. Новосибирск: Наука, 1986. С. 94–108.
191. Савченко А.П., Байкалов А.Н. Малочисленные и редкие воробьиные юга Приенисейской Сибири // Проблемы заповедного дела: мат. науч.-практич. конф., посвящ. 20-летию образования Саяно-Шушенского гос. заповедника. Шушенское, 1996. С. 144–147.
192. Селиверстов Ю.П. Тува в экологическом пространстве Азии // Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона: мат. 1-й Междунар. науч.-практич. конф. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2003. С. 13.
193. Скрябин Н.Г. Водоплавающие птицы Байкала. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1975. 244 с.

194. Скрябин Н.Г., Филонов К.П. Материалы к фауне птиц северо-восточного побережья Байкала // Тр. Баргузинского гос. зап. Улан-Удэ. 1962. Вып. 4. С. 119–189.
195. Соболевская К.А. Растительность Тувы. Новосибирск: АН СССР, 1950. 139 с.
196. Спасский А.А., Сонин М.Д. К орнитофауне Тувинской автономной области // Орнитология. М.: МГУ, 1959. Вып. 2. С. 184–187.
197. Средняя Сибирь. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1964. 480 с.
198. Стахеев В.А., Ирисова 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.
199. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., 2003. 808 с.
200. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.
201. Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные Passeriformes. М.: Наука, 1978. 392 с.
202. Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные Non-Passeriformes. М.: Наука, 1975. 370 с.
203. Степанян Л.С., Болд А. Материалы по гнездовой экологии птиц Тувинской АССР и Монгольской Народной Республики // Орнитология. М., 1983. Вып. 18. С. 33–39.
204. Степной бюллетень: осень – зима. 2007. № 23–24. 86 с.
205. Суслов С.П. Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Учпедгиз, 1954. 362 с.
206. Сушкин П.П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. 1925. Вып. 34. С. 7–86.

207. Сушкин П.П. Поездка в юго-восточную и южную части русского Алтая и северо-западную Монголию и заметки о птицах этой местности // Орнитологический вестник. 1915. Вып. 4. С. 273–282.
208. Сушкин П.П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // Мат. к познанию фауны и флоры Российск. империи. Отд. зоол. Спб., 1914. Вып. 13. 551 с.
209. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая. М.; Л.: АН СССР, 1938. Т. 1. 316 с.; Т. 2. 434 с.
210. Сыроечковский Е.Е. Новые материалы по орнитофауне Средней Сибири (бассейн Подкаменной Тунгуски) // Уч. записки. Красноярск: КГПИ, 1959. Вып. 2. С. 225–240.
211. 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.
212. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Новые сведения о распространении некоторых видов птиц в приенисейской тайге // Проблемы севера. Вып. 2. М.: АН СССР, 1958. С. 6–17.
213. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В., Вигилев А.М. Материалы по орнитофауне низовьев Ангары, ее охране и рационализации использования // Охрана фауны Крайнего Севера её рациональное использование. М., 1978. С. 7–29.
214. Терновский Д.В. Материалы о перезимовке птиц в Тувинской области // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол. Томск, 1949. Т. 3. Вып. 2. С. 14–18.
215. Тристан Д.Ф., Звеский А.Г. К биологии горного гуся (*Eulabeia indica* Lath.) в Тянь-Шане // Зоол. журн. 1960. Т. 39. Вып. 1. С. 145–147.
216. Тугаринов А.Я. Северная Монголия и птицы этой страны // мат. комиссии по исслед. Монгольской и Танну-

- Тувинской народ. республ. и БАССР. Л., 1929. Вып. 3. С. 145–236.
217. Тугаринов А.Я. К орнитофауне Енисейской губернии // Орнитол. вест. 1912. № 2. С. 124–128.
218. Тугаринов А.Я. К орнитофауне северо-восточных Саян // Орнитол. вест. 1913. № 2. С. 83–90.
219. Тугаринов А.Я. Материалы для орнитофауны Северо-Западной Монголии (хр. Танну-Ола, Убсу-Нур) // Орнитол. вест. 1916. № 2. С. 77–90; № 3. С. 140–154.
220. Тугаринов А.Я. Птицы Приенисейской Сибири. Список и распространение // Зап. Зап.-Сиб. отд-ния РРГО. Красноярск, 1927. Т. 1. Вып. 1. 43 с.
221. Тугаринов А.Я., Бутурлин С.А. Материалы по птицам Енисейской губернии // Зап. Краснояр. подотд. РГО. Красноярск, 1911. Т. 1. Вып. 2–4. 440 с.
222. Уилкоккс Б.А. Островная экология и охрана природы // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 117–142.
223. Флинт В.Е. К орнитофауне Тувы // Орнитология. М., 1962. Вып. 5. С. 144–146.
224. Фолитарек С.С., Дементьев Г.П. Птицы Алтайского государственного заповедника // Тр. Алтайского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 7–91.
225. Характеристика орнитологического состава и экология некоторых фоновых видов млекопитающих и птиц // Саяно-Шушенский гос. заповед. Красноярск, 1983. С. 30–54.
226. Черепнин Л.М. Флора и растительность южной части Красноярского края: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1953. 320 с.
227. Шапарев Ю.П. Новые данные о распространении птиц в нижнем Приангарье // Мат. VI Всесоюз. орнитол. конф. М.: МГУ, 1974. Ч. 1. С. 247–248.
228. Шароватова Ю.И. Гнездовая биология грачей (*Corvus frugilegus*) города Абакана / Экология Южной Сибири: мат. южно-сибирской Международ. науч. конф. студен-

- тов и молодых ученых. Красноярск: Краснояр. гос. ун-та, 2001. Т. 1. С. 120.
229. Швецов Ю.Г. Сравнительное разнообразие млекопитающих котловин Убсу-Нурской и Больших Озер. Районирование Алтае-Саянского региона // Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселение Центрально-Азиатского региона: мат. 1-й Международ. науч.-практич. конф. Кызыл: ТуВИКОПР СО РАН, 2003. С. 85–87.
230. Шкарин В.С. Хронографические изменения численности гнезд и размеров яиц рябинников на одном из участков Пермской области // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975. С. 44–47.
231. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики Фауна СССР. М.; Л.: АН СССР, 1938. Т. 1. № 19. Вып. 2. 156 с.
232. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1962. 453 с.
233. Шураков А.И. Экологические аспекты изменчивости величины кладки некоторых колониальных птиц // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1979. С. 12–19.
234. Юдин К.А. Наблюдение над распространением и биологией птиц Красноярского края // Тр. зоол. ин-та АН СССР. М.; Л., 1952. Т. 9. Вып. 4. С. 1029–1060.
235. Юдин К.А. Новое в распространении птиц в Средней Сибири // Докл. АН СССР. Л., 1951. Т. 126. № 6. С. 949–952.
236. Янушевич А.И. Фауна позвоночных Тувинской области. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1952. 144 с.
237. Янушевич А.И., Юрлов К.Т. Вертикальное распространение млекопитающих и птиц в Западном Саяне // Изв. Зап.-Сиб. филиала СО АН СССР. Новосибирск, 1950. Т. 3. Вып. 2. С. 3–33.
238. Diamond J.M. Avifaunal equilibrium and species turnover rates on the Channel Islands of California, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 1969. P. 64, 57–63.

239. Diamond J.M. Comparison of faunal equilibrium turnover rates on a tropical and on a temperate island / Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1971. P. 2742–2745.
240. Ernst S., Hering J. Dritter Beitrag zur Vogelwelt des ostlichen Altai (Gebiet Mongun-Tajga) (Aves) // Faunistische Abhandlungen Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. 2000. Ernst, J. Hering Band 22. № 9. S. 117–181.
241. Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Wiesbaden, 1997. Bd. 14.
242. Japp W.B. The theory of line transects. Bird study, 1956. V. 3. № 2. P. 23–25.
243. Jarvien O. Dynamics of North European bird communities. In: Proc. 17th Intern. Ornith. Congr., 1980.
244. Mauersberger G., Stresemann E., Portenko L.A. *Lanius collurio L.*, *Lanius isabellinus* und *Lanius cristatus L.* / Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel. 3. Lief. Berlin, 1971.
245. Merikallio E. Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel, in Süd und mittelfinland // Ann zool. Soc.zool. Bot. Fenn., 1946. T. 12. № 1. S. 26–38.
246. Pichocki R. Bolod A. Beiträge zur avifauna der Mongolei. Non – *Passeriformes* // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1968. Teil I. Bd. 44. Heft 1. S. 149–292.
247. Scalon W. N. Les oiseaux du sud de Taimir // Gerfaut. 1935. P. 9–20; 201–217.
248. Schafer E. Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet // J. Ornithol. 1938. Jg. 86. Sonderheft. 349 s.
249. Schubert M. Stimmen der Vögel Zentralasiens. Berlin, 1982 (2 Schallplatten).
250. Veprintsev B. Birds of the Soviet Union. A sound guide. *Passeriformes: Buntings*. Moscow, 1986 (Schallplatte).
251. Wallsschläger D. Vergleich von Gesangsstrukturen zentralasiatischer Ammern (*Emberiza*) // Ann. Ornithol. 1983. 7. S. 85–116.

ПРИЛОЖЕНИЕ



ВИДЫ И ПОДВИДЫ ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ



АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ПТИЦ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Условные обозначения: В числителе указан – *характер пребывания*, в знаменателе – *обилие*. Для обозначения характера пребывания использованы сокращения, предложенные П.П. Сушкиным (1925): n – гнездящийся вид, tr – пролетный, h – обитающий в зимний период,

aest - встречается летом, но размножение не доказано, епг – регулярно залетный вид, + - залетный вид, отмеченный на данной территории

не более одного раза., O – отсутствие, когда таковое необходимо подчеркнуть, спог. - спорадичное обитание, R - редкость явления.

Для обозначения обилия использована шкала по А.П. Кузякину (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); ОМ – очень многочисленный (100 и более особей/ км²).

Авифаунистические комплексы: тип фауны (по Б.К. Штегману, 1938), с дополнениями (Баранов, 2007; 2012)

СИБ – сибирский, А – арктический, М – монгольский, ШИР – широкораспространенный, ГОЛ – голарктический, ТП – транспалеарктический,

Е – европейский, (Е-К – европейско-китайский), С – средиземноморский, К – китайский, Т – тибетский

№	Наименование вида	Авифаунистический комплекс	Уремные леса зональных и горных степей межгорных котловин			
			Минусинская	Тувинская	Убусунурская	Урэгнурская
1	2	3	4	5	6	7
Семейство БАКЛАНОВЫЕ <i>Phalacrocoracidae</i>						
1	Большой баклан <i>Phalacrocorax carbo</i> L.	ШИР		егг	n/P	егг
Семейство ЦАПЛЕВЫЕ <i>Ardeidae</i>						
2	Большая выпь <i>Botaurus stellaris</i> L.	ТП			n/P	
3	Серая цапля <i>Ardea cinerea</i> L.	ШИР	n/OБ	n/P	n/OБ	
Семейство ИБИСОВЫЕ <i>Threskiornithidae</i>						
4	Колпица <i>Platalea leucorodia</i> L.	Е-К	егг	егг	n/P	
19 Семейство АИСТОВЫЕ <i>Ciconiidae</i>						
5	Черный аист <i>Ciconia nigra</i> L.	ТП	n/P	n/OР	n/P	n/P

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Семейство УТИНЫЕ Anatidae						
6	Серый гусь <i>Anser anser</i> L.	ТП			n/P	
7	Горный гусь <i>Eulabeta indica</i> Latham	М	aest/P	tr/P	n/P	n/P
8	Сухонос <i>Cygnopsis cygnoides</i> L.	М	О	err/R	n/P	
9	Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i> L.	СИБ		aest/P	n/P	tr/P
10	Огарь <i>Tadorna ferruginea</i> Pall.	М	n/ОБ	n/ОБ	n/ОБ	n/P
11	Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> L.	ГОЛ	n/ОБ h	n/P h	n/P	n/P
12	Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i> L.	ТП	n/P	n/P	n/ОБ	
13	Серая утка <i>Anas strepera</i> L.	ГОЛ	n/P	n/P	n/P	
14	Шилохвость <i>Anas acuta</i> L.	СИБ	n/P	n/P	n/P	
15	Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> L.	ТП	n/P	n/P	n/P	

1	2	3	4	5	6	7
16	Широконоска <i>Anas platyrhynchos</i> L.	ГОЛ			n/OB	
17	Красноголовая черныш <i>Anas platyrhynchos</i> L.	ШИР	n/P	n/P	n/OB	
18	Обыкновенный гоголь <i>Vesperhala clangula</i> L.	СИБ	n/OB h	n/OB	n/OB	n/P
Семейство СКОПИНЫЕ <i>Randionidae</i>						
19	Савка <i>Oxyechus</i> <i>leucoserphala</i> Scopoli	С			n/P	
20	Длинноносый крохаль <i>Mergus serrator</i> L.	СИБ	tr/OR		n/OR	
21	Большой крохаль <i>Mergus merganser</i> L.	ГОЛ	n/OB	n/P	n/P	
Семейство СКОПИНЫЕ <i>Randionidae</i>						
22	Скопа <i>Randion haliaetus</i> <i>haliaetus</i> L.	ШИР		tr/P	tr/P	

1	2	3	4	5	6	7
Семейство ЯСТРЕБИНЫЕ <i>Accipitridae</i>						
23	Хохлатый осоед <i>Regulus ptilorhynchus orientalis</i> Tacz.	СИБ	n/P		aest/P	
24	Черный коршун <i>Milvus migrans lineatus</i> Gr.	ШИР	n/M	n/M	n/M	n/M
25	Тетеревятник <i>Accipiter gentilis buteoides</i> Menz. <i>A. g. schvedowi</i> Menz.	ГОЛ	n/OP h	n/OP h	n/OP h	
26	Перепелятник <i>Accipiter nisus nisus</i> (L.) <i>A. n. nisosimilis</i> Tock.	ТП	n/ОБ	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ
27	Мохноногий курганник <i>Buteo hemilastus</i> Tem.	М	n/OP	n/ОБ h	n/ОБ h	n/OP h
28	Обыкновенный канюк <i>Buteo buteo vulpinus</i> Gl. <i>B. b. Japronicus</i> Tem.	ТП	n/ОБ	n/OP		

1	2	3	4	5	6	7
29	Орел-карлик <i>Hieraaetus pennatus</i> <i>milvoides</i> Jerdon	Е	н/ОР	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ
30	Большой подорлик <i>Aquila clanga</i> Pall.	Е	н/ОР	aest	н/Р	
31	Могильник <i>Aquila heliaca</i> Sav.	Е	н/ОБ	н/Р	aest	н/ОР
32	Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i> (L.)	ТП	О	О	н/Р	
Семейство СОКОЛИНЫЕ <i>Falconidae</i>						
33	Балобан <i>Falco cherrug</i> <i>cherrug</i> <i>F. s. milvipes</i> Jerdon	М	н/Р h	н/ОР h	н/Р h	н/Р h
34	Сапсан <i>Falco peregrinus</i> <i>peregrinus</i> Tunst.	ШИР	н/ОР h	err/ОР h	err/ОР	
35	Челнок <i>Falco subbuteo</i> L.	ТП	н/ОБ	н/Р	н/Р	н/Р
36	Дербник <i>Falco columbarius</i> <i>aesalon</i> Tun.; <i>F. s.</i> <i>tutani</i> Van.	ГОЛ	н/ОР h	н/ОР h	н/ОР h	н/ОБ h

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
37	Степная пустельга <i>Falco naumanni</i> Fl.	М	О	н/ОР	н/Р	аест/ОР
38	Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i> L.	ШИР	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ	н/Р
Семейство ТЕТЕРЕВИНЫЕ <i>Tetraonidae</i>						
39	Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> <i>viridatus</i> <i>L. t. mongolicus</i>	ТП	н/Р h	н/ОР h	н/ОР h	
Семейство ФАЗАНОВЫЕ <i>Phasianidae</i>						
40	Бородастая куропатка <i>Perdix dauurica</i> <i>dauurica</i> (Pall.)	М	н/ОР h	н/ОБ h	н/ОБ h	н/ОБ h
41	Перепел <i>Coturnix coturnix</i> L.	ШИР	н/ОБ	н/ОР	н/ОР	н/ОР
Семейство ЖУРАВЛИНЫЕ <i>Gruidae</i>						
42	Красавка <i>Anthropoides virgo</i> (L.)	М	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ

1	2	3	4	5	6	7
Семейство ПАСТУШКОВЫЕ <i>Rallidae</i>						
43	Погоныш <i>Porzana porzana</i> (L.)	Е	п/ОР	п/ОБ	п/Р	
44	Коростель <i>Sorex crex</i> (L.)	Е	п/ОБ	п/ОР		
45	Камышица <i>Gallinula chloropus</i> (L.)	Е-К	п/ОР		п/Р	
46	Лысуха <i>Fulica atra</i> L.	ШИР	п/ОР	п/ОР	п/ОБ	
Семейство РЖАНКОВЫЕ <i>Charadriidae</i>						
47	Малый зуек <i>Charadrius dubius</i> <i>sinoniscus</i> Gm.	ШИР	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ	
48	Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (L.)	ТП	п/ОБ	п/ОБ	п/ОБ	п/Р
Семейство КУЛИКИ-СОРОКИ <i>Haematopodidae</i>						
49	Кулик-сорока <i>Haematopus</i> <i>ostralegus longipes</i> But.	ШИР	п/ОР			

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
Семейство БЕКАСОВЫЕ <i>Scolopacidae</i>						
50	Черныш <i>Tringa ochropus</i> L.	ТП	n/OБ	n/OБ	n/OР	
51	Фифи <i>Tringa glareola</i> L.	ТП	aest	n/OБ	n/OБ	
52	Травник <i>Tringa totanus</i> <i>ussuriensis</i> But.	ТП			n/P	
53	Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i> (L.)	ТП	n/OБ	n/OБ	n/OБ	n/OБ
54	Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (L.)	ГОЛ	n/OБ	n/OБ	n/OБ	n/OБ
55	Лесной дупель <i>Gallinago megala</i> Swinh.	СИБ	n/OБ	n/OБ		
56	Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i> <i>orientalis</i> Brehm	Е	n/OБ	n/OР	n/OР	

1	2	3	4	5	6	7
Семейство ЧАЙКОВЫЕ <i>Laridae</i>						
57	Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i> L.	ТП	tr/P	tr/P		
58	Сизая чайка <i>Larus cautus heinei</i> Ном.	ГОЛ	н/ОБ	tr/P	tr/P	
59	Речная крачка <i>Sterna hirundo</i> L.	ГОЛ	н/ОБ	tr/P	н/ОР	
Семейство ГОЛУБИНЫЕ <i>Columbidae</i>						
60	Вяхирь <i>Columba palumbus</i> L.	Е	aest/P		tr/P	tr/P
61	Клинтух <i>Columba oenas</i> L.	Е	aest/P			tr/P
62	Большая горлица <i>Streptopelia orientalis orientalis</i> (Lath.) <i>S. o. meena</i> Sykes	К	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ
Семейство КУКУШКОВЫЕ <i>Cuculidae</i>						
63	Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus canorus</i> L.	ТП	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ	н/P

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
64	Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus horsfieldi</i> Moore	СИБ	n/ОБ	n/ОР	n/ОБ	
Семейство СОВИНЫЕ <i>Strigidae</i>						
65	Филин <i>Bubo bubo uennisensis B. b. sibiricus</i> Gl.	ТП	+ h	+ h	+ h	+ h
66	Ушастая сова <i>Asio otus</i> (L.)	ГОЛ	n/ОБ h	n/ОБ		
67	Болотная сова <i>Asio flammeus</i> (Pont.)	ШИР	n/ОБ h	n/ОБ		
68	Сплюшка <i>Otus scops pulchellus</i> Pall.	Е-К		n/ОБ	n/ОБ	n/P
69	Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i> (L.)	СИБ	tr/P h	tr/P h	tr/P h	
70	Длиннохвостая неясыть <i>Strix uralensis</i> Pall.	СИБ	h	h	h	
71	Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> Fors.	СИБ	n/P h	h	h	

1	2	3	4	5	6	7
Семейство КОЗОДОВЫЕ <i>Caprimulgidae</i>						
72	Обыкновенный козодой <i>Caprimulgus europaeus</i> L.	ШИР	n/P	n/OБ	n/OБ	n/P
Семейство СТРИЖИНЫЕ <i>Apodidae</i>						
73	Черный стриж <i>Apus apus</i> (L.)	Е	n/OБ	n/M	n/OБ	
74	Белопоясый стриж <i>Apus pacificus</i> (Lath.)	К	n/OБ	n/OБ	n/OБ	
Семейство ЗИМОРОДКОВЫЕ <i>Alcedinidae</i>						
75	Обыкновенный зимородок <i>Alcedo atthis</i> (L.)	ШИР	n/OБ			
Семейство УДОДОВЫЕ <i>Upuridae</i>						
76	Удод <i>Upura erops</i> L.	ШИР	n/OБ	n/OБ	n/OБ	
Семейство ДЯТЛОВЫЕ <i>Picidae</i>						
77	Вертишейка <i>Jynx torquilla torquilla</i> L.; <i>J. t. chinensis</i> Nes.	ТП	n/M	n/OБ	n/OБ	

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
78	Седой дятел <i>Picus caesus jessoensis</i> Stej.; <i>P. c. caesus</i> Gm.	К	n/P h			
79	Желна <i>Dryocopus martius</i> (L.)	СИБ	n/ОБ h	n/ОР h	n/ОБ h	
80	Пестрый дятел <i>Dendrocopos major major</i> L.	ТП	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОР h	
81	Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos uralensis</i> Mal.	ТП	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ h	
82	Малый дятел <i>Dendrocopos minor kamtschatkensis</i> Mal.	ТП	n/М h	n/М h	n/ОБ h	n/ОБ
83	Трехпалый дятел <i>Picooides tridactylus tridactylus</i> L. <i>P. t. crissoleucus</i> R.	СИБ	n/ОР h		n/ОР h	h

1	2	3	4	5	6	7
Семейство ЛАСТОЧКОВЫЕ <i>Hirundinidae</i>						
84	Береговая ласточка <i>Iridoprocne riparia</i> L.	ГОЛ	п/М	н/ОБ		
85	Скальная ласточка <i>Ptyonoprogne rupestris</i> (Sc.)	М		п/Р	н/ОБ	н/ОБ
Семейство ЖАВАРОНКОВЫЕ <i>Alaudidae</i>						
86	Полевой жаворонок <i>Alauda arvensis dulcivox</i> Hume. <i>A.a. alticola</i> Sush. <i>A.a. kiborti</i> Zal.	ТП		п/Р	п/Р	п/Р
Семейство ТРЯСОГУЗКОВЫЕ <i>Motacillidae</i>						
87	Степной конек <i>Anthus richardi</i> Vieillot	М	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ	
88	Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> L.	Е	п/М	н/М	п/М	п/ОБ
89	Желтая трясогузка <i>Motacilla flava beema</i> Sykes. <i>M.f. leucocephala</i> Pr. <i>M.f. macrourus</i> Stres.	ТП	п/М	н/М	н/М	

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
90	Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i> <i>citreola</i> <i>M. c. werae</i> But. <i>M. c. quassatrix</i> Port.	М	n/P	n/P		
91	Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i> <i>melanope</i> Pall.	ТП	n/ОБ	n/P	n/ОБ	n/ОБ
92	Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> <i>dukhtinensis</i> Sykes <i>M. a. baicalensis</i> Swinh.	ТП		tr	n/ОБ	n/ОБ
93	Маскированная трясогузка <i>Motacilla</i> <i>personata</i> Gould	М	n/M	n/M	n/M	n/M
Семейство СОРОКОПУТОВЫЕ <i>Lamidae</i>						
94	Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i> L.	К	n/P	n/P	n/P	О
95	Рыжехвостый жулан. <i>Lanius isabellinus</i> <i>karelini</i> Bogd. <i>L. i. speculigerus</i> Tacz.	М	О	О	n/M	n/ОБ

1	2	3	4	5	6	7
Семейство ИВОЛГОВЫЕ <i>Oriolidae</i>						
96	Обыкновенная иволга <i>Oriolus oriolus</i> (L.)	Е	n/M		n/ОБ	О
Семейство СКВОРЦОВЫЕ <i>Sturnidae</i>						
97	Обыкновенный скворец <i>Sturnus vulgaris poltaratskyi</i> Finsch	Е	n/M	n/M	n/P	n/OP
Семейство ВРАНОВЫЕ <i>Corvidae</i>						
98	Сойка <i>Garrulus glandarius brandtii</i> Evers.	Е-К	n/P h			
99	Сорока <i>Pica pica bactriana</i> Bon.	Е	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ h
100	Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes macrohynchos</i> Brehm	СИБ	+	+	+	+

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
101	Галка <i>Corvus monedula</i> L.	ТП	n/OБ h	tr	h	О
102	Даурская галка <i>Corvus dauuricus</i> Pall.	М		n/М	n/OБ	n/OМ
103	Грач <i>Corvus frugilegus</i> <i>pasinator</i> Gould. <i>C. f. frugilegus</i> L.	Е	n/М	tr	tr	+
104	Черная ворона <i>Corvus corone</i> <i>orientalis</i> Evers.	СИБ	n/М h	n/М h	n/Р h	n/Р h
105	Ворон <i>Corvus corax</i> L.	ГОЛ	n/Р h	n/Р h	n/Р h	h
Семейство СЛАВКОВЫЕ <i>Sylviidae</i>						
106	Певчий сверчок <i>Locustella certhiola</i> <i>sparsimstriata</i> Meise <i>L. c. centralasiaca</i> Sushk.	М	n/Р			О

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
107	Обыкновенный сверчок <i>Locustella naevia</i> <i>straminea</i> Seeböhm	Е	n/M	n/M	n/ОБ	О
108	Пятнистый сверчок <i>Locustella</i> <i>lapteolata</i> (Temminck)	СИБ	n/P			
109	Камышевка- барсучок <i>Acrocephalus</i> <i>schoenobaenus</i> (L.)	Е	n/ОБ			
110	Индийская камышевка <i>Acrocephalus</i> <i>agricola</i> <i>brevipennis</i> Severtz.	Т			n/P	
111	Садовая камышевка <i>Acrocephalus</i> <i>dimetorum</i> Blyth.	Е	n/M			
112	Болотная камышевка <i>Acrocephalus</i> <i>palustris</i> (Bech.)	Е	n/P			

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
113	Толстоклювая камышевка <i>Phragmatocola aeedon</i> aeedon Pall.	К	n/P	n/P	n/P	
114	Северная бормолушка <i>Hippolais caligata annectens</i> Suschk. <i>H.c. caligata</i> Licht.	СИБ	n/M	n/M	n/M	
115	Ястребина славка <i>Sylvia nisoria nisoria</i> Bech.	Е		n/P	n/ОБ	
116	Садовая славка <i>Sylvia borin pallida</i> Herm. Johans.	Е	n/P			
117	Серая славка <i>Sylvia communis tricolor</i> Stres.	Е	n/P	n/P		
118	Славка-завирушка <i>Sylvia curruca curruca</i> <i>S. c. telengitica</i> Suschk.	Е	n/M	n/M	n/M	n/M

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
119	Пеночка-весничка <i>Phylloscopus trochilus yakutensis</i> Ticehurst	Е	n/P			
120	Пеночка-теньковка <i>Phylloscopus collybita tristis</i> Blyth. <i>P. c. fulvescens</i> Sev.	Е	n/M	n/M	n/M	n/OБ
121	Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides viridamus</i> Blyth. <i>P. t. plumbeitarsus</i> Sw.	К		n/P	n/OБ	n/OБ
122	Пеночка-зарничка <i>Phylloscopus inornatus humei</i> Brooks. <i>P. i. inornatus</i> Blyth.	СИБ	n/OБ	n/OБ	n/M	n/M
123	Корольковая пеночка <i>Phylloscopus proregulus</i> Pall.	СИБ	tr		n/P	

1	2	3	4	5	6	7
124	Толстоклювая пеночка <i>Phylloscopus schwarzi</i> (Radde).	СИБ	n/M			
Семейство МУХОЛОВКОВЫЕ <i>Muscicapidae</i>						
125	Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca sibirica</i> Chachlov.	Е	n/OБ			n?/P
126	Малая мухоловка <i>Ficedula parva albicilla</i> Pall.	СИБ	n/P	n/OБ	n/OБ	n/OБ
127	Серая мухоловка <i>Muscicapa striata neumanni</i> Roche	Е	n/M	n/M	n/M	n/OБ
128	Сибирская мухоловка <i>Muscicapa sibirica sibirica</i> Gm.	СИБ	n/OP			
Семейство ДРОЗДОВЫЕ <i>Turdidae</i>						
129	Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i> L.	Е	n/P			

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
130	Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata taura</i> Pall	ШИР	n/M	n/M	n/OБ	n/OБ
131	Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i> (L.)	ГОЛ	n/P	n/P	n/P	n/OБ
132	Обыкновенная горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.)	Е	n/M	n/M	n/M	n/M
133	Горихвостка-чернушка <i>Phoenicurus ochruros phoenicuroides</i> Horsf. et Moore	М			n/P	n/P
134	Обыкновенный соловей <i>Luscinia luscinia</i> (L.)	Е	n/OP			
135	Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i> Pall.	СИБ	n/M	n/P	n/P	

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
136	Варакушка <i>Luscinia svecica svecica</i> L. L. s. <i>kobdensis</i> Tug.	ТП	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ	н/ОБ
137	Оливковый дрозд <i>Turdus obscurus</i> (Gm.)	СИБ	н/Р	tr	tr	
138	Краснозобый дрозд <i>Turdus ruficollis</i> Pall.	СИБ	н/ОБ h	н/Р	н/Р	
139	Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i> Japocki	СИБ	н/Р	tr	tr	
140	Рябинник <i>Turdus pilaris</i> L.	СИБ	н/М h	н/Р	н/ОР	
141	Белобровик <i>Turdus iliacus</i> L.	СИБ	н/ОБ			
142	Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> C. Brehm	Е	н/ОБ	н/Р	н/ОР	
143	Деряба <i>Turdus viscivorus bonapartei</i> Cabanis	Е	н/Р	н/ОБ	н/М	h

1	2	3	4	5	6	7
144	Сибирский дрозд <i>Zoothera sibirica</i> (Pall.)	СИБ			tr/P	tr/ОБ
145	Пестрый дрозд <i>Zoothera dauma</i> (Latham)	СИБ				tr/ОБ
Семейство Длиннохвостые синицы <i>Aegithalidae</i>						
146	Длиннохвостая синица <i>Aegithalos caudatus</i> <i>caudatus</i> L.	ТП	n/ОБ h	n/P h	n/OP h	h
Семейство Синицевые <i>Paridae</i>						
147	Обыкновенный ремез <i>Remiz pendulinus</i> <i>stoliczkae</i> Hume	Е		n/P		О
148	Черноголовая гаичка <i>Parus palustris</i> <i>brevirostris</i> Tacz.	Е-К	n/ОБ h	n/M		
149	Буроголовая гаичка <i>Parus montanus</i> <i>borealis</i> S.-Long.	СИБ	n/M h	n/ОБ h	n/M h	n/ОБ h

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
150	Московка <i>Parus ater</i> L.	Е	n/P	n/P	n/OБ	n/OБ
151	Белая лазоревка <i>Parus syanus</i> <i>venisseeensis</i> Buturl. <i>P.s. hyperhiphaeus</i> Dem. Et Nept.	ТП	n/M h	n/OБ h	n/OБ h	n/OБ h
152	Большая синица <i>Parus major</i> L.	Е-К	n/M h	n/OБ h	n/P h	n/P h
Семейство ПОПОЛЗНЕВЫЕ <i>Sittidae</i>						
153	Обыкновенный поползень <i>Sitta europaea</i> <i>asiatica</i> Gould	ТП	n/M h	n/P h	n/OP h	
16 Семейство ПИЩУХОВЫЕ <i>Certhidae</i>						
154	Обыкновенная пищуха <i>Certhia familiaris</i> <i>daurica</i> Doman.	ТП	n/OP h		n/P	
Семейство ТКАЧИКОВЫЕ <i>Placidae</i>						
155	Полевой воробей <i>Passer montanus</i> <i>montanus</i> L	ШИР	n/OM h	n/M h	n/M h	n/M h
Семейство ВЬЮРКОВЫЕ <i>Fringillidae</i>						

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
156	Зяблик <i>Fringilla coelebs coelebs</i> L.	Е	n/M	n/ОБ	n/M	tr h
157	Чиж <i>Spinus spinus</i> (L.)	Е	n/P h			
158	Черноголовый щегол <i>Carduelis carduelis major</i> Tacz.	Е	n/P h			
159	Седоголовый щегол <i>Carduelis caniceps subulata</i> Gl.	СИБ	n/M h	n/M h	n/M h	
160	Коноплянка <i>Acanthis cannabina cannabina</i> L. А.с. <i>fringillirostris</i> Bon.	Е	n/P			n/P
161	Горная чечетка <i>Acanthis flavirostris altaica</i> Sush.	М			n/OP h	n/ОБ h
162	Обыкновенная чечетка <i>Acanthis flammea flammea</i> (L.)	СИБ	h/M	n/ОБ h	h	h
163	Обыкновенная чечевича <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pall.)	К	n/M	n/M	n/M	tr

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
164	Сибирская чечевича <i>Sarrodactis roseus</i> (Pall.)	СИБ	h/P		h	h
165	Длиннохвостый снегирь <i>Uragus sibiricus</i> (Pall.)	К	n/M h	n/ОБ h	n/ОБ h	n/ОБ h
166	Обыкновенный клевст <i>Loxia curvirostra</i> <i>altaiensis</i> Sushkin. <i>L. c. curvirostra</i> L.	СИБ	h	h	h	
167	Обыкновенный снегирь <i>Pyrhula pyrrhula</i> (L.)	СИБ	n/P h	n/P h		
168	Серый снегирь <i>Pyrhula cineracea</i> Cab.	СИБ	h/P	h		
169	Обыкновенный дубонос <i>Coccothraustes</i> <i>coccothraustes</i> (L.)	Е-К	n/P h	h	h	
Семейство ОВСЯНКОВЫЕ <i>Emberizidae</i>						
170	Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i> <i>erythrogenys</i> Brehm	Е	n/M h	n/P h	n/ОР h	h

Продолжение табл.2

1	2	3	4	5	6	7
171	Белощапочная овсянка <i>Emberiza leucosephala</i> Gm.	СИБ	n/M	n/OБ	n/OБ	
	Красноухая овсянка <i>Emberiza cioides tarbagataica</i> Sush. <i>E. c. cioides</i> Brandt	К	n/OБ h	h	n/OБ h	h
	Полярная овсянка <i>Emberiza pallasi pallasi</i> Cab. <i>E. p. hydiae</i> Portenko	СИБ		n/P	n/P	n/P
	Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i> Pall.	СИБ	tr			
	Овсянка-крошка <i>Emberiza pusilla</i> Pall.	СИБ	tr			
	Седоловая овсянка <i>Emberiza sprogosephala oligocephala</i> Meise	К	tr			
	Дубровник <i>Emberiza aureola</i> Pall.	К	n/M	n/OБ	n/P	n/OP
	Садовая овсянка <i>Emberiza hortulana</i> L.	Е	n/OБ	n/M	n/P	n/M
ВСЕГО видов: по котловинам / гнездящихся			152/131	131/106	137/114	78/57

Александр Алексеевич Баранов
Ксения Константиновна Воронина

**ПТИЦЫ ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ
ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ
СТЕПНОЙ ЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

Монография

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

Подписано в печать 08.11.13. Формат 60x84 1/16.
Усл. печ. л. 13,25. Бумага офсетная.
Тираж 300 экз. Заказ 10-206

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



*Рис. 2. Уремные леса речных долин Убсунурской котловины,
р. Ужарлыг-Хем, 2008 г.*



*Рис. 4. Интразональные лесные сообщества Тувинской котловины,
р. Уюк, 2005 г.*



*Рис. 3 а. Интразональные лесные сообщества (уремные леса)
Минусинской котловины, р. Чёрный Июс, июнь 2012 г.*



*Рис. 3 б. Уремная растительность долины р. Чёрный Июс.
Минусинская котловина, июнь 2012 г.*



*Рис. 5. Опустыненные степи Убсунурской котловины
(на заднем плане урема р. Тес-Хем), май 2007 г.*



*Рис. 6. Узкие полосы уремных лесов по долине реки Харалыг-Хем,
Восточный Танну-Ола, май 2008 г.*



*Рис. 7 а. Долина р. Каргы и хребет Хурен-Тайга,
Урэгнурская котловина, май 2005 г.*



*Рис. 7 б. Заросли караганы по краю уремной растительности
р. Каргы. На заднем плане хребет Хурен-Тайга.
Урэгнурская котловина, май 2006 г.*

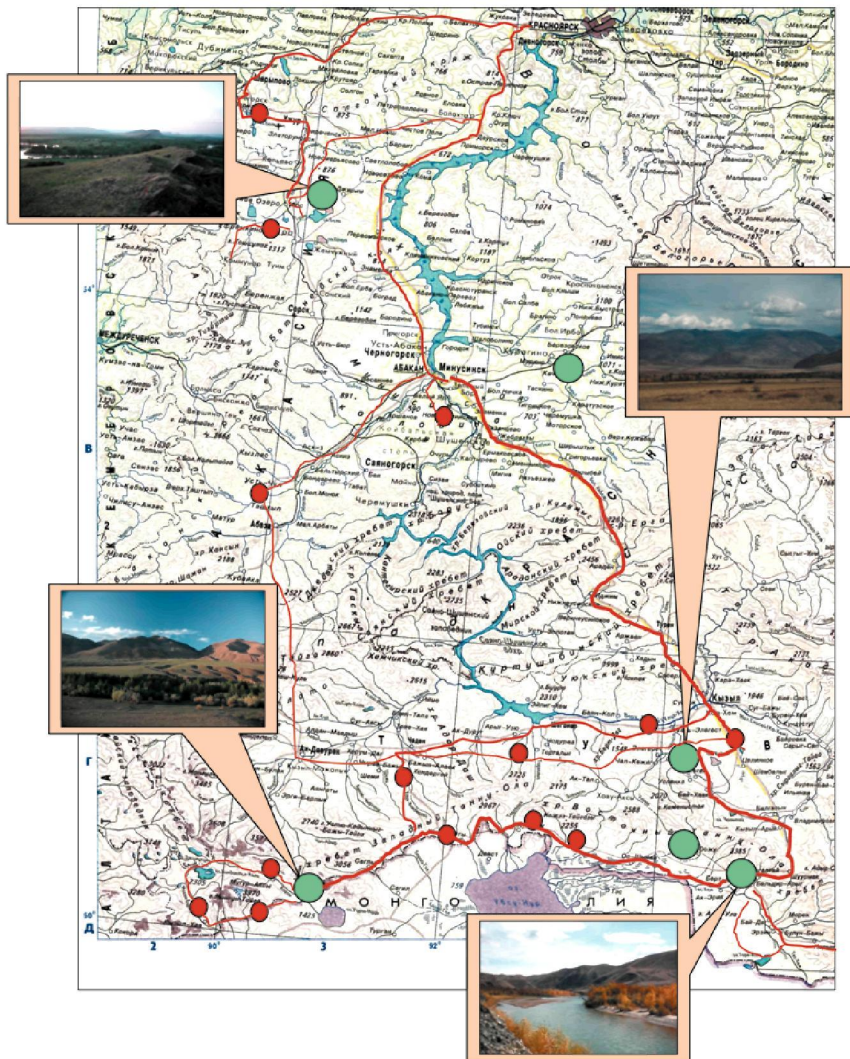


Рис. 9. Места расположения основных стационаров и маршрутных автомобильных экспедиций в межгорных котловинах Средней Сибири: ● — стационары (месяц и более), ● — маршрутные автомобильные экспедиции и ключевые участки.



Рис. 12. Пойма р. Белый Июс (Минусинская котловина), июнь 2006 г.



Рис. 14. Тростниковые займища р. Оруку-Шынаа.
Убсунурская котловина, май 2007 г.
(Серебристая чайка *Larus argentatus mongolicus*)



Рис. 15. Урэгнурская котловина (на заднем плане оз. Урэг-Нур), май 2006 г.



Рис.16. Уремные леса р. Каргы (урочище Семигорки) и хребет Хурен-Тайга (Урэгнурская котловина), май 2006 г.



*Рис. 18. Журавль-красавка *Anthropoides virgo*
в пойме р. Тес-Хем, июнь, 2013 г.*



*Рис. 20. Самка рыжехвостого жулана *Lanius isabellinus karelini*
на гнезде, р. Харалыг-Хем, шлейф хребта
Восточный Танну-Ола, июнь 2008 г.*



Рис. 21. Деряба *Turdus viscivorus bonapartei* р. Тес-Хем
(Убсунурская котловина), май 2007 г.



Рис. 22. Рябинник *Turdus pilaris* в пойме р. Черный Июс
(Миусинская котловина), июнь 2008 г.



*Рис. 24. Сухонос *Suignopsis signoides* в Убсунурской котловине.
Пойма р. Тес-Хем, июнь 2013 г.*



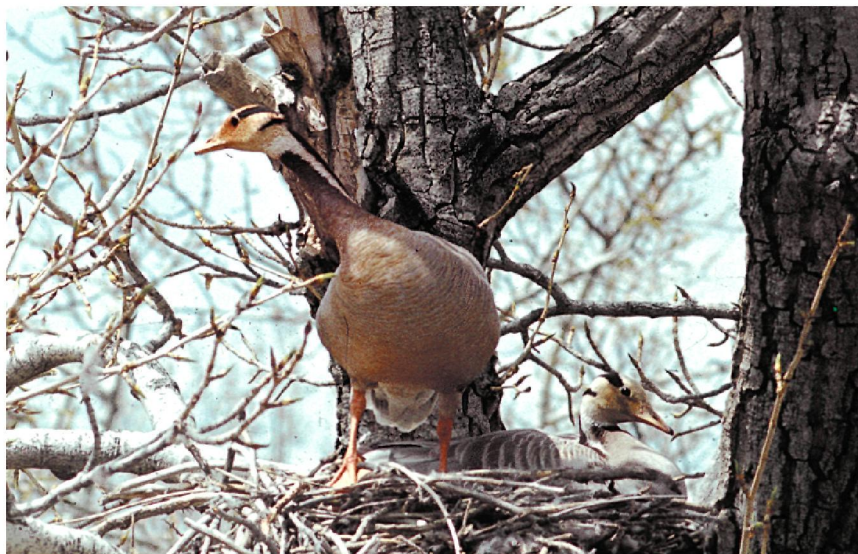
Рис. 25. Семья сухоносов с выводком (на заднем плане) и пара журавлей-красавок (на переднем плане). Река Тес-Хем, июнь 2013 г.



*Рис. 27. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* на оз. Шара-Нур, Убсунурская котловина, июль 2006 г.*



Рис. 30. Птенцы мохноногого курганника в гнездовом наряде, р. Таштын (Минусинская котловина), июнь 2004 г.



*Рис. 31. Гнездование горного гуся *Eulabeia indica* Latham на деревьях в уремных лесах р. Каргы, Монгун-Тайга, май 2005 г.*



*Рис. 32. Гнездование горного гуся *Eulabeia indica* Latham на береговых обрывах р. Качик, Убсунурская котловина, май 1990 г.*



*Рис. 37. Гнездо сизой чайки *Larus capus heinei* на дереве в урмном лесу р. Белый Июс (Минусинская котловина), июль 2007 г.*



*Рис. 42. Самец белошапочной овсянки *Emberiza leucoserphala* Gm, Харалыг-Хем, июнь 2005 г.*



*Рис. 46. Гнездовое дупло сплюшки *Otus scops pulchellus* Pall. в уреме р. Харалыг-Хем. Восточный Танну-Ола.*



Рис. 47. Кладка сплюшки в дупле (р. Харалыг-Хем, 06.06.2007)



Рис. 49. Птенцы орла-карлика *Hieraaetus pennatus milvovides* Jerdon. в уремном лесу р. Деснен, Убсунурская котловина, июнь 2004 г.



Рис. 50. Соловей-варакушка *Luscinia svecica*, типичный представитель уремных кустарниковых зарослей, р. Тес-Хем, июнь 2013 г.



*Рис. 51. Красноухая овсянка *Emberiza cioides tarbagataica*.
Восточный Тану-Ола, июнь 2007 г.*



*Рис. 52. Мальчик зуек *Charadrius dubius sibiricus*, стенотопный вид
речных галечниковых образований пойм. Минусинская котловина,
р. Белый Июс, июнь 2006 г.*