

УДК 574.42+598.2+581.52 (235) (571.6)

ПОЙМЕННЫЕ СЕРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ГОРНО-ТАЕЖНЫХ ЛАНДШАФТАХ БУРЕЙНСКОГО НАГОРЬЯ

С.В. Осипов¹, М.Ф. Бисеров²

Изучены пойменные смены экосистем в речных долинах бореально-лесного пояса Буреинского нагорья. Лесообразующими древесными породами, играющими ведущую роль в сменах растительности, являются чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia*), тополь душистый (*Populus suaveolens*), лиственница Каяндера (*Larix cajanderi*) и ель аянская (*Picea ajanensis*). Наиболее обильные виды птичьего населения – пеночка корольковая (*Phylloscopus proregulus*), гаичка буроголовая (*Parus montanus*), мухоловка таежная (*Ficedula mugimaki*) и овсянка седоголовая (*Emberiza spodocephala*). Охарактеризованы особенности растительного покрова и населения птиц на разных стадиях двух пойменных серий.

Ключевые слова: сукцессионные серии, динамика, экологические градиенты, экосистема, растительность, орнитофауна, авифауна, долинный, горный, бореальный, тайга, природный заповедник Буреинский.

Долины рек – это всегда особые географические комплексы, контрастирующие со своим окружением. Генеральное направление природному развитию и смене экологических систем задает жизнедеятельность реки, которая формирует серию речных террас и тем самым обуславливает один из наиболее значительных экологических и сукцессионных градиентов в долинах рек. В биогеографии хорошо известна специфика биоты речных долин, прежде всего пойм, в сравнении с биотой окружающих ландшафтов. Однако знания о структуре и динамике растительного покрова речных долин горно-таежных ландшафтов довольно фрагментарны (Сочава, 1934; Нечаев, 1963, 1967; Шага, 1967, 1968; Крауклис, 1979; Губанов, 1981; и др.). Еще менее изучены структура и динамика птичьего населения в этих ландшафтных условиях, несмотря на внимание к пойменным местообитаниям в других ландшафтных зонах (Равкин, 1984; Измайлов, Сальников, 1986; Рогачёва, 1988; Равкин, Равкин, 2005; Равкин и др., 2007; Бурский, 2009; и др.). Задача данной статьи – охарактеризовать пойменные серии растительного покрова и населения птиц в горно-таежных ландшафтах Буреинского нагорья.

Характеристика района исследований

Район исследования охватывает бассейн рек Правая и Левая Бурей, которому соответствует

территория природного заповедника Буреинский и его охранной зоны. Эта территория расположена в месте сочленения Монголо-Охотской и Сихотэ-Алинской складчатых систем и Буреинского массива. Она представляет собой складчато-глыбовые среднегорья с участием высокогорий и характеризуется весьма гетерогенным геологическим строением: здесь представлены плотные осадочные породы разного возраста и разной степени метаморфизма, крупные гранитные интрузивы и липаритовые эффузивы мелового возраста (Красный, 1980; Ивашинников, 1992, 1999). Наименьшая и наибольшая высотные отметки района равны примерно 550 и 2200 м над ур. моря.

Главные водные артерии рассматриваемой территории – Правая и Левая Бурей, а также трехкилометровый отрезок Буреи ниже их слияния. Правая Бурей в нижнем течении – водоток 6-го порядка, Левая Бурей в нижнем течении – водоток 7-го порядка по классификации А.Н. Strahler. Для Правой Буреи от устья до верховьев характерно чередование относительно широких участков долины с поймой и выраженной надпойменной (как правило, заболоченной) террасой и узких участков, где дно долины занято главным образом руслом и прирусловой поймой. Длялевой Буреи в нижнем и среднем течении характерна более широкая долина с пойменными и надпойменной

¹Осипов Сергей Владимирович – сопр. Дальневосточного федерального университета и Тихоокеанского института географии ДВО РАН, докт. биол. наук (sv-osipov@yandex.ru); ²Бисеров Марат Фаридович – сопр. Государственного природного заповедника Буреинский, канд. биол. наук (marat-biserov@mail.ru).

(как правило, дренированной, реже заболоченной) террасами (Осипов, 2012а).

Формирование климата этой части региона происходит под влиянием муссонных процессов, а также западных и юго-западных циклонов, поступающих сюда из Прибайкалья и Монголии (Петров и др., 2000). Из-за холодной, сухой и солнечной зимы, прохладного и влажного лета эта территория, несмотря на довольно южные широты, получает относительно мало тепла. Климат характеризуется весьма высокой континентальностью. Две ближайшие метеостанции – Софийский прииск и Иппата – характеризуются следующими значениями климатических параметров: средняя годовая температура воздуха составляет $-7,5$ и $-4,6^{\circ}\text{C}$, средняя температура воздуха самого холодного месяца (января) составляет $-33,3$ и $-27,1^{\circ}\text{C}$, средняя температура воздуха самого теплого месяца (июля) составляет $+15,1$ и $+16,2^{\circ}\text{C}$, атмосферные осадки 722 и 702 мм/год (Петров и др., 2000).

В растительном покрове выражены три высотных пояса (зоны). Бореально-лесной пояс протянулся от наименьших высот до 1400 м над ур. моря, подгольцовый пояс – от 1400 до 1600 м над ур. моря, тундровый пояс – от 1600 м над ур. моря до максимальных высот (Осипов, 2012а, 2012в). В бореально-лесном поясе довольно ясно выделяются 2 подпояса: нижний, в котором зональными являются таежные ельники и лиственничники, и верхний, в котором зональными являются подгольцовые ельники и лиственничники. Граница между подпоясами проходит на высоте 800–1000 м над ур. моря.

В пределах района исследования зарегистрировано гнездование 87 видов птиц, которые относятся к шести орнитофаунистическим комплексам (арктическому, сибирскому, китайскому (маньчжурскому), высокогорному (тибетскому), европейскому, широко распространенных видов) и пяти экологическим комплексам (лесному, водно-болотному, луго-полевому, горно-тундровому и скальных местообитаний) (Бисеров, 2007).

Материалы и методы

Первичный материал представлен оригинальными геоботаническими, почвенно-геоботаническими и ландшафтными описаниями пробных площадей и трансект (около 100 описаний) и дневниками учета летнего населения птиц (примерно 140 км маршрутов). Также использованы спутниковые снимки и топографические карты.

В процессе изучения динамики или смен растительности, растительного покрова (Сукачев, 1942; Александрова, 1964) исследователю неиз-

бежно приходится сталкиваться с неполнотой, фрагментарностью информации, даже когда применяется широкий спектр соответствующих методов. В настоящем исследовании для выявления динамических связей и построения динамических серий и циклов использован метод, который В.Д. Александрова (1964) назвала «Установление сукцессионных (временных) связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценологических) рядов сообществ». Большую роль в отображении динамики растительного покрова сыграли классификация растительности, разработанная для рассматриваемой территории, и карта растительного покрова исследуемого района (масштаб 1 : 200000) (Осипов, 2012а, 2012б, 2014).

При изучении населения птиц пользовались методикой маршрутных учетов Ю.С. Равкина (1967). Протяженность маршрутов по стадиям сукцессионных серий составляет ~20 км (Н1, Н3, Н4, В1, В4), ~15 км (Н2, В3) и ~10 км (В2).

Типы орнитофаун приведены по Б.К. Штегману (1938). В сибирский комплекс объединены виды восточно-сибирской и охотской фаун, поскольку принято считать, что современная лиственничная тайга Восточной Сибири не имеет присущей только ей специфической таежной орнитофауны, и все элементы такой фауны в равной мере представлены в елово-пихтовой тайге (Штегман, 1966). В составе китайской фауны рассматриваются также немногочисленные представители индо-малайской фауны. При анализе структуры населения птиц рассмотрены фаунистические и экологические комплексы и ярусные группировки птиц (Кулешова, 1968; Равкин, Лукьянова, 1976). В качестве фоновых приняты виды, обилие которых составляет не менее одной особи на 1 км^2 . Доминантные виды – это виды, доля которых составляет 10% и более от общего обилия (Кузякин, 1962).

Названия птиц приведены по Л.С. Степаняну (1990) с небольшими изменениями по Е.А. Коблику с соавт. (2006), названия растений – в основном по Л.И. Малышеву с соавт. (2012).

Результаты и обсуждение

Пойменные смены экосистем рассматриваются в соответствии со стадиями развития растительности и географических комплексов в целом: 1) раннесукцессионные экосистемы на русловом аллювии, 2) раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, 3) среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, 4) поздне-сукцессионные и климаксовые экосистемы на

надпойменных террасах. При этом различаются серии Н и В. Первая тяготеет к нижнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречается в долинах водотоков 4–7-го порядка, а вторая тяготеет к верхнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречается в долинах водотоков 3–5-го порядка. Экосистемы этих серий преобладают по площади, но кроме них в речных долинах района исследования встречаются экосистемы пирогенных серий и серий заболачивания (Осипов, 2012а, 2012б), которые в данной работе не рассматриваются.

В экосистемах обеих пойменных серий всего зарегистрировано 55 видов гнездящихся птиц. В экосистемах серии Н гнездятся все 55 видов птиц, серии В – 34 вида. Все эти виды относятся к сибирскому, китайскому (маньчжурскому) и европейскому орнитофаунистическим комплексам и группе широко распространенных видов и принадлежат двум экологическим комплексам – лесному и околородному (Бисеров, 2007). При этом околородный экологический комплекс представлен только двумя видами с невысокой плотностью населения, это перевозчик и трясогузка горная (приложение).

Раннесукцессионные экосистемы на русловом аллювии

Наиболее крупные прирусловые косы имеют площадь несколько тысяч квадратных метров. Аллювиальные отложения образованы в основном галькой с участием валунов и песка. На большей площади растительный покров представлен лишь отдельными растениями или их куртинами (растительными агрегациями и семиагрегациями). Возвышенные участки заняты зарослями подрастающей сердцелистной (*Salix cardiophylla*), удской (*S. udensis*), Шверина (*S. schwerinii*), росистой (*S. rorida*), чозении толокнянколистной (*Chosenia arbutifolia*), тополя душистого (*Populus suaveolens*), лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*). Помимо отмеченных массовых видов растений на аллювии в обоих подполюсах регулярно встречаются и другие виды (иван-чай широколистный (*Chamerion latifolium*), полевица Кудо (*Agrostis kudoii*)). Обычны завалы плавника из принесенных рекой деревьев. Гнездование птиц в этих экосистемах не зарегистрировано и не может успешно завершиться из-за частых летних паводков.

Раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах

В раннесукцессионных экосистемах серии Н растительный покров сложен чистыми и смешан-

ными молодняками чозении толокнянколистной, тополя душистого и, в меньшей степени, лиственницы Каяндера, березы плосколистной (*Betula platyphylla*). Древостои в основном высоко сомкнутые, высотой до 12–16 м и более. Подчиненные ярусы не развиты или фрагментарны, наиболее обычные виды – рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), малина сахалинская (*Rubus sachalinensis*), смородина печальная (*Ribes triste*), вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia*), ракомитрий седоватый (*Racomitrium canescens*) и др. Эти экосистемы населяют 22 вида птиц, фоновых видов 13. Доминантами являются пеночка корольковая, овсянка седоголовая и трясогузка горная.

В раннесукцессионных экосистемах серии В растительный покров сложен чистыми и смешанными молодняками чозении толокнянколистной, тополя душистого, лиственницы Каяндера и ивы сердцелистной. Древостои неравномерно сомкнутые, высотой до 7 м и более. Подчиненные ярусы не развиты или фрагментарны, наиболее обычные такие виды, как ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa*), вейник пурпурный, грушанка круглолистная, ракомитрий седоватый и др. Эти экосистемы населяют 11 видов птиц, фоновых видов 5. Доминирующими видами являются гаичка буроголовая, пеночка корольковая, трясогузка горная и пеночка-зарничка.

Раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах характеризуются наиболее низким видовым разнообразием птиц и наименьшей плотностью их населения (таблица). Особенностью населения птиц раннесукцессионных экосистем является наиболее высокая доля подлещников (55% от общего обилия птиц в серии Н и 36% в серии В). Связано это, вероятно, с относительно небольшой высотой и вертикальной сомкнутостью древостоя. Захламленность лесов плавником создает благоприятные условия, обеспечивающие высокую численность овсянки седоголовой, конька пятнистого, рябчика и соловья синего. Больше разнообразие подлещников отмечается в серии Н, только здесь отмечены рябчик, крапивник, пеночка толстоклювая, соловей синий, синица длиннохвостая. Несмотря на относительно небольшую высоту древостоя, доля кронников в птичьем населении довольно высокая (31% общего обилия в серии Н и 35,2% в серии В). Вследствие молодости древостоя древолазы представлены лишь одним видом – дятлом малым (с минимальной плотностью). Состав населения обеих серий формируется в основном

Соотношение фаунистических комплексов и ярусных группировок гнездящихся птиц двух пойменных серий в горно-таежных ландшафтах Бурейнского нагорья

Фаунистические комплексы и ярусные группировки		Серия Н			Серия В		
		Н2	Н3	Н4	В2	В3	В4
Всего		22 / 85,4	34 / 129,5	48 / 571,9	11 / 12,5	25 / 82,1	27 / 75,6
Фаунистические комплексы	С	8 / 43,1	14 / 81,7	25 / 374,2	5 / 8,6	14 / 61,4	19 / 59,9
	К	8 / 27,4	10 / 32,6	13 / 107,7	2 / 1,1	4 / 7,4	4 / 6,0
	Е	1 / 0,6	2 / 3,8	3 / 39,8	—	2 / 5,7	1 / 4,2
	Ш	5 / 14,3	8 / 11,4	7 / 50,2	4 / 2,8	5 / 7,6	3 / 5,5
Ярусные группировки	К	7 / 26,5	15 / 49,0	20 / 295,3	2 / 4,4	11 / 42,7	12 / 44,3
	П	11 / 47,0	12 / 21,8	19 / 139,1	6 / 4,5	8 / 12,8	8 / 20,4
	Д	1 / 0,2	3 / 11,9	5 / 47,2	2 / 0,4	3 / 7,5	3 / 1,8
	В	3 / 11,7	4 / 46,8	4 / 90,3	1 / 3,2	3 / 19,1	4 / 9,1

Примечания. Цифра над чертой – число видов, под чертой – плотность, число особей на 1 км². Прочерк означает, что вид не обнаружен.

Обозначения. Стадии пойменных серий Н и В: Н2 и В2 – раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н3 и В3 – среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н4 и В4 – поздне-сукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах. Фаунистические комплексы видов: С – сибирский, К – китайский, Е – европейский, Ш – широко распространённые виды. Ярусные группировки видов: К – кронники, П – подлесочники, В – всеярусники, Д – древолазы.

видами сибирской фауны. Число видов китайской фауны заметно больше в серии Н.

Среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах

В среднесукцессионных экосистемах серии Н растительный покров сложен тополевыми и лиственничниками (далее приведена их обобщенная характеристика). **Топольники.** Древостой: II–IV класс бонитета, высота 24–30 м, сомкнутость крон 80–100%, образован тополем душистым обычно с участием ели аянской (*Picea ajanensis*). Подрост черемуховый, еловый и пихтовый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 40–90%, высота 1–2 м, образован свидиной белой (*Swida alba*), шиповником иглистым (*Rosa acicularis*), смородиной печальной, рябинником рябинолистным и др. Травяной ярус имеет надземную сомкнутость 70–90%, высоту 20–70 см, образован вейником пурпурным, осокой серповидной (*Carex falcata*), грушанкой круглолистной, кочедыжником китайским (*Athyrium sinense*) и др. Мохово-лишайниковый ярус обычно не развит. **Лиственничники.** Древостой: III–IV классы бонитета, высота 12–20 м, сомкнутость крон 80–90%, образован лиственницей Каяндера. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–80%, высота 1–3 м, образован спиреей иволистной (*Spiraea salicifolia*), смородиной печальной, шиповником иглистым, жимолостью съедобной (*Lonicera edulis*), ольховником кустарниковым и др. Травяной или травя-

но-кустарничковый ярус имеет надземную сомкнутость 80–100%, высоту 20–60 см, образован вейником пурпурным, борцом южносахалинским (*Aconitum karafutense*), золотарником таволголистным (*Solidago spiraeifolia*), брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*) и др. Моховой ярус: надземная сомкнутость 10–50%, высота 8–12 см, образован гилокомием блестящим (*Hylocomium splendens*). Всегда присутствуют древесный сухостой и валеж. Эти экосистемы населяют 34 вида птиц. Фоновых видов 24. Доминантами являются гаичка буроголовая, дрозд оливковый, пеночка зеленая.

В среднесукцессионных экосистемах серии В растительный покров сложен тополевыми и лиственничниками (далее приведена их обобщенная характеристика). **Топольники.** Древостой: IV–V класс бонитета, высота 12–20 м, сомкнутость крон 60–90%, образован тополем душистым, часто с участием ели аянской. Подрост еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–60%, высота 1–3 м, образован рябинником рябинолистным, шиповником иглистым, смородиной печальной, ольховником кустарниковым и другими видами. Травяной ярус имеет надземную сомкнутость 50–90%, высоту 20–70 см, образован вейником пурпурным, грушанкой круглолистной, осокой бледной (*Carex pallida*), брусникой и др. Мохово-лишайниковый ярус обычно не развит. **Лиственничники.** Древостой: IV–V класс бонитета, высота 12–18 м, сомкнутость крон 40–90%, образован лиственницей Каяндера, часто с участием ели аянской. Подрост лиственничный и

еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–80%, высота 1–3 м, образован ольховником кустарниковым, кедровым стлаником (*Pinus pumila*), шиповником иглистым, спиреей Бовера (*Spiraea beauverdiana*) и др. Травяной или травяно-кустарничковый ярус имеет надземную сомкнутость 90–100%, высоту 20–50 см, образован вейником пурпурным, чемерицей острокопной (*Veratrum oxysepalum*), крохоблюшкой прилистниковой (*Sanguisorba stipulata*), брусникой и др. Моховой ярус: надземная сомкнутость 30–60%, высота 7–10 см, образован гилокомием блестящим и плеурозиом Шребера (*Pleurozium schreberi*). Присутствуют древесный сухостой и валеж. Эти экосистемы населяют 25 видов птиц, фоновых видов 17. Доминантами являются пеночка корольковая, гаичка буроголовая, пеночка-зарничка.

Среднесукцессионные экосистемы рассматриваемых пойменных серий Н и В характеризуются более высоким, чем в раннесукцессионных экосистемах, видовым разнообразием и плотностью населения птиц. Особенностью населения птиц среднесукцессионных экосистем обеих серий является преобладание доли кронников (37,8% от общего обилия в серии Н и 52,0% в серии В). Это обусловлено хорошо развитым древостоем. Для серии Н характерно большее видовое разнообразие кронников, среди которых отмечены перепелятник малый, кукушка ширококрылая, мухоловка ширококлювая, чечевица обыкновенная. Для обеих серий характерно существенное сокращение доли подлесочников в общем обилии (до 16,9% в серии Н и 15,6% в серии В), при незначительном увеличении их видового разнообразия. Значительно возрастает в общем обилии доля древолазов (до 9,2% от общего обилия в серии Н и 9,1% в серии В) и всеярусников.

Состав населения обеих серий формируется в основном видами сибирской фауны (63,1% общего обилия в серии Н и 74,8% в серии В). Доля в населении видов китайской фауны заметнее сокращается в серии Н (до 25,2%) и остается практически неизменной в серии В (9,0%). Характерно значительное сокращение в населении обеих серий широко распространенных видов (соответственно до 8,8% общего обилия в серии Н и до 9,3% в серии В). Доля участия видов европейской фауны в населении наиболее заметно увеличивается в серии В, за счет вселения чижа (до 6,9%).

Позднесукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах

В растительном покрове позднесукцессионных и климаксовых экосистем серии Н преобла-

дают лиственничники таежные зеленомошные и сфагновые (далее приведена их характеристика), редко – ельники таежные зеленомошные (Осипов, 2012а). **Лиственничники таежные зеленомошные.** Древостой: II–IV класс бонитета, высота 14–28 м, сомкнутость крон 40–95%, образован лиственницей Каяндера, довольно часто с участием ели аянской. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон от незначительной до 95%, высота 1–2 (0,2–4) м, образован шиповником иглистым, кедровым стлаником и другими видами. Травяно-кустарничковый ярус имеет надземную сомкнутость 30–100%, высоту 10–70 см, образован брусникой, багульником подбелом (*Ledum hypoleucum*), багульником болотным (*Ledum palustre*), вейником пурпурным и другими видами. Моховой ярус: надземная сомкнутость 40–100%, высота 4–15 см, образован гилокомием блестящим и плеурозиом Шребера. **Лиственничники сфагновые.** Древостой: IV–Va класс бонитета, высота 11–20 м, сомкнутость крон 30–85%, образован лиственницей Каяндера. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–95%, высота 0,8–3,5 м, образован кедровым стлаником, березой растопыренной (*Betula divaricata*) и ольховником кустарниковым. Травяно-кустарничковый ярус: надземная сомкнутость 10–100%, высота 10–60 см, образован багульником болотным, багульником подбелом, брусникой, осокой круглой (*Carex globularis*), морошкой (*Rubus chamaemorus*). Моховой ярус: надземная сомкнутость 50–100%, высота 7–13 см, образован сфагном узколистным (*Sphagnum angustifolium*) или Гиргензона (*S. girgensohnii*). Эти экосистемы населяют 48 видов птиц, фоновых видов 37. Доминантами являются пеночка корольковая, мухоловка таежная, гаичка буроголовая.

В растительном покрове позднесукцессионных и климаксовых экосистем серии В преобладают подгольцовые зеленомошные лиственничники и ельники (далее приведена их характеристика). **Лиственничники подгольцовые зеленомошные.** Древостой: IV–Vб класс бонитета, высота 8–20 м, сомкнутость крон 30–90%, образован лиственницей Каяндера, довольно редко с участием ели аянской. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–100%, высота 0,6–2 м, образован кедровым стлаником и березой растопыренной. Травяно-кустарничковый ярус: надземная сомкнутость 30–100%, высота 20–50 см, образован рододендромом золотистым (*Rhododendron*

aureum), голубикой (*Vaccinium uliginosum*), брусничкой и другими видами. Моховой ярус: надземная сомкнутость 60–100%, высота 5–15 см, образован плеуроэрием Шребера с участием других видов. **Ельники подгольцовые зеленомошные.** Древостой: V–Va класс бонитета, высота 10–18 м, сомкнутость крон 40–90%, образован елью аянской, редко с участием лиственницы Каяндера и берёзы каменной (*Betula lanata*). подрост преимущественно еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 10–90%, высота 2,5–5 м, образован ольховником кустарниковым и кедровым стлаником. Травяно-кустарничковый ярус: надземная сомкнутость 70–90%, высота 15–40 см, образован кустарничками и низкими кустарниками (рододендрон золотистым, брусничкой, спиреей Бовера) с участием трав (вейника пурпурного). Моховой ярус: надземная сомкнутость 80–95%, высота 4–8 см, образован плеуроэрием Шребера или/и гилокомием блестящим. Эти экосистемы населяют 27 видов птиц, фоновых видов 15. Доминантами являются пеночка корольковая, пеночка-зарничка, мухоловка таежная.

Позднесукцессионные и климаксовые экосистемы рассматриваемых пойменных серий Н и В характеризуются наиболее высоким видовым разнообразием птиц, соответственно 48 и 27 видов. Примечательно, что общая плотность населения птиц в серии Н возрастает в несколько раз, в то время как в серии В немного снижается (таблица). Более суровыми экологическими условиями можно объяснить отсутствие в серии В, в отличие от серии Н, вальдшнепа, рябчика, дикущи, личинкода, соловья (синего и свистуна), мухоловки сибирской, пеночки (бледноногой и толстоклювой), королька желтоголового, дрозда бледного и клеста обыкновенного. Особенностью обеих серий является максимальная доля кронников (51,6% от общего обилия в серии Н и 58,6% в серии В), а также некоторое увеличение доли подлесочников. Доли древолазов и всеярусников в сериях В и Н минимальны.

Отличительной особенностью фаунистического состава населения является максимальная доля участия представителей сибирской фауны (65,4 и 79,2% от общего обилия в сериях Н и В соответственно), доля представителей китайской фауны минимальна.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-05-00677).

Выводы

Таким образом, в речных долинах горно-таежных ландшафтов Буреинского нагорья выделены и охарактеризованы четыре стадии развития экосистем: раннесукцессионные экосистемы на русловом аллювии, раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, позднесукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах. При этом различаются две пойменные серии: серия Н, тяготеющая к нижнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречающаяся в долинах водотоков 4–7-го порядка, и серия В, тяготеющая к верхнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречающаяся в долинах водотоков 3–5-го порядка.

Ведущую роль в пойменных сменах растительности и развитии экосистем играют такие древесные породы, как чозения толокнянколистная, тополь душистый, лиственница Каяндера и ель аянская. Эти лесообразующие породы формируют одинаковый набор растительных формаций в обеих пойменных сукцессионных сериях. Наиболее существенные различия рассматриваемых серий растительности связаны с ухудшением роста древесных пород от серии Н к серии В, и это во многом обуславливает другие различия строения и функционирования экосистем аналогичных стадий двух серий.

Наиболее обильными видами птичьего населения в серии Н являются пеночка корольковая, гаичка буроголовая, мухоловка таежная и овсянка седоголовая, в серии В – пеночка корольковая, пеночка зарничка, гаичка буроголовая и сине-хвостка. В серии Н число видов и плотность населения птиц значительно возрастают от раннесукцессионных к позднесукцессионным и климаксовым экосистемам. В серии В число видов и плотность населения птиц существенно увеличиваются от раннесукцессионных к среднесукцессионным экосистемам, среднесукцессионные экосистемы по данным параметрам весьма близки к позднесукцессионным и климаксовым. Видовое разнообразие птиц значительно выше в серии Н по сравнению с серией В (на отдельных стадиях и в целом), что связано с более благоприятными климатическими условиями и, вероятно, с большей площадью речных долин.

Приложение
Видовой состав и плотность гнездящихся птиц двух пойменных серий в горно-таежных ландшафтах
Буреинского нагорья

Название вида	Ф	Я	Серия Н			Серия В		
			Н2	Н3	Н4	В2	В3	В4
<i>Accipiter nisus</i> – перепелятник	Ш	К	0,1	0,2	–	–	0,1	–
<i>Accipiter gularis</i> – перепелятник малый	К	К	0,1	1,2	2,2	–	–	–
<i>Actitis hypoleucos</i> – перевозчик	Ш	П	0,4	0,5	4,8	0,2	0,1	1,5
<i>Aegithalos caudatus</i> – синица длиннохвостая	Ш	П	3,2	0,5	0,6	–	–	–
<i>Anthus hodgsoni</i> – конёк пятнистый	С	П	4,8	1	3,1	0,3	0,1	1,2
<i>Bombycilla japonica</i> – свиристель амурский	С	К	–	–	10,4	–	–	–
<i>Bradypterus thoracicus</i> – пестрогрудка малая	К	П	–	–	0,1	–	–	–
<i>Buteo buteo</i> – канюк	Ш	К	–	–	1	–	–	–
<i>Caprimulgus indicus</i> – козодой большой	К	П	–	0,1	0,1	–	–	–
<i>Carpodacus erythrinus</i> – чечевица обыкновенная	К	К	–	2,2	16,2	–	–	–
<i>Carpodacus roseus</i> – чечевица сибирская	С	П	–	–	0,1	–	–	0,1
<i>Certhia familiaris</i> – пищуха обыкновенная	Е	Д	–	–	8,2	–	–	–
<i>Cuculus canorus</i> – кукушка	Ш	К	–	–	6	–	–	–
<i>Cuculus saturatus</i> – кукушка глухая	С	К	1,4	3	5,6	–	2,4	0,2
<i>Dendrocopos leucotos</i> – дятел белоспинный	С	Д	–	1,6	2,6	–	0,1	0,2
<i>Dendrocopos minor</i> – дятел малый	Ш	Д	0,2	4	–	0,1	1,4	–
<i>Dryocopus martius</i> – желна	С	Д	–	–	3,6	–	–	0,1
<i>Emberiza spodocephala</i> – овсянка седоголовая	К	П	14,4	2,4	40,4	1	1,2	5,6
<i>Falci pennis falci pennis</i> – дикуша	С	П	–	–	0,4	–	–	–
<i>Ficedula albicilla</i> – мухоловка малая восточная	С	К	–	7	19	–	2,8	2,5
<i>Ficedula mugimaki</i> – мухоловка таёжная	С	К	–	2,3	62,8	–	1	8,8
<i>Fringilla montifringilla</i> – юрок	С	К	–	3,2	18,2	–	5,6	3,4
<i>Hierococcus fugax</i> – кукушка ширококрылая	К	К	0,1	0,1	–	–	–	–
<i>Jynx torquilla</i> – вертишейка	Ш	Д	–	0,1	–	–	–	–
<i>Loxia curvirostra</i> – клёт обыкновенный	С	К	–	–	10,6	–	–	–
<i>Loxia leucoptera</i> – клёт белокрылый	С	К	–	–	0,1	–	–	0,1
<i>Luscinia calliope</i> – соловей-красношейка	К	П	0,6	–	0,8	0,1	–	0,2
<i>Luscinia cyane</i> – соловей синий	К	П	6,8	1,2	6,8	–	–	–
<i>Luscinia sibilans</i> – соловей-свистун	С	П	–	–	14,4	–	–	–
<i>Motacilla cinerea</i> – трясогузка горная	Ш	П	10,4	–	8,4	2,2	–	2,6
<i>Muscicapa latirostris</i> – мухоловка ширококлювая	К	К	0,4	2,4	–	–	–	–
<i>Muscicapa sibirica</i> – мухоловка сибирская	С	К	–	3	8	–	1,2	–
<i>Nucifraga caryocatactes</i> – кедровка	С	П	–	0,1	6,8	–	0,1	0,4
<i>Parus montanus</i> – гайчка буроголовая	С	В	5,8	24,5	60	3,2	10,2	6,6

<i>Pericrocotus divaricatus</i> – личинкочед	К	К	–	–	1,2	–	–	–
<i>Perisoreus infaustus</i> – кукушка	С	В	–	0,1	4,8	–	0,1	0,4
<i>Phylloscopus inornatus</i> – пеночка-зарничка	С	К	1,8	4,8	4,8	1,6	9,8	10,4
<i>Phylloscopus fuscatus</i> – пеночка бурая	К	П	–	2,8	–	–	0,2	–
<i>Phylloscopus proregulus</i> – пеночка корольковая	С	К	22,6	6,4	72,8	2,8	12,2	14,1
<i>Phylloscopus tenellipes</i> – пеночка бледноногая	К	П	–	–	10,4	–	–	–
<i>Phylloscopus trochiloides</i> – пеночка зелёная	К	К	–	10,2	12,4	–	2	0,1
<i>Phylloscopus schwarzi</i> – пеночка толстоклювая	К	П	1,2	–	0,2	–	–	–
<i>Picoides tridactylus</i> – дятел трёхпалый	С	Д	–	–	4	–	–	0,1
<i>Prunella montanella</i> – завирушка сибирская	С	П	–	–	0,1	–	–	1,6
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> – снегирь	С	К	–	–	12,4	–	–	0,5
<i>Regulus regulus</i> – королёк желтоголовый	Е	К	–	–	15,6	–	–	–
<i>Scolopax rusticola</i> – вальдшнеп	Ш	П	–	0,1	0,6	–	–	–
<i>Sitta europaea</i> – поползень обыкновенный	Ш	Д	–	6,2	28,8	0,3	6	1,4
<i>Spinus spinus</i> – чиж	Е	К	–	3	16	–	5,6	4,2
<i>Tarsiger cyanurus</i> – синехвостка	С	П	0,4	3,2	23,2	0,7	7,8	7,2
<i>Tetrastes bonasia</i> – рябчик	С	П	4,2	9,1	17,8	–	3,2	–
<i>Troglodytes troglodytes</i> – крапивник	Е	П	0,6	0,8	–	–	0,1	–
<i>Turdus pallidus</i> – дрозд бледный	К	В	3,8	9,8	16,8	–	4	–
<i>Turdus obscurus</i> – дрозд оливковый	С	В	2,1	12,4	8,6	–	4,8	2
<i>Zoothera dauma</i> – дрозд пестрый	К	В	–	–	0,1	–	–	0,1

Примечания. Цифрами показана плотность видов, число особей на 1 км². Прочерк означает, что вид не обнаружен.

Обозначения. Стадии пойменных серий Н и В: Н2 и В2 – раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н3 и В3 – среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н4 и В4 – поздне-сукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах. Фаунистические комплексы видов (Ф): С – сибирский, К – китайский, Е – европейский, Ш – широко распространённые виды. Ярусные группировки видов (Я): К – кронники, П – подлесочники, В – всеярусники, Д – древолазы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 300–447 [Aleksandrova V.D. Izuchenie smen rastitel'nogo pokrova // Polevaya geobotanika. T. 3. M.; L., 1964. S. 300–447].
- Бисеров М.Ф. Структура авифауны Хингано-Буреинского нагорья // Труды гос. природн. заповедника Буреинский. Вып. 3. Хабаровск, 2007. С. 29–46 [Biserov M.F. Struktura avifauny Khingano-Bureinskogo nagor'ya // Trudy gos. prirodn. zapovednika Bureinskii. Vyp. 3. Khabarovsk, 2007. S. 29–46].
- Бурский О.В. Структура и динамика популяций воробьиных птиц Центральной Сибири // Автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2009. 28 с. [Burskii O.V. Struktura i dinamika populyatsii vorob'inykh ptits Tsentral'noi Sibiri // Avtoref. dis. ... dok. biol. nauk. M., 2009. 28 s.].
- Губанов И.А. (отв. ред.). Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М., 1981. 268 с. [Gubanov I.A. (otv. red.). Flora i rastitel'nost' khrebtu Tukuringra (Amurskaya oblast'). M., 1981. 268 s.].
- Измайлов И.В., Сальников Г.М. Население птиц речных пойм // Птицы Волжско-Окского междуречья. Владимир, 1986. С. 46–60 [Izmailov I.V., Sal'nikov G.M. Naselenie ptits rechnykh poim // Ptitsy Volzhsko-Okskogo mezhdurech'ya. Vladimir, 1986. S. 46–60].
- Ивашинников Ю.К. Структурно-геоморфологические особенности строения и районирования юга Дальнего Востока // Вопросы географии и геоморфологии советского Дальнего Востока. Владивосток, 1992. С. 108–132 [Ivashinnikov Yu.K. Strukturno-geomorfologicheskie osobennosti stroeniya i raionirovaniya yuga Dal'nego Vostoka // Voprosy geografii i geomorfologii sovetskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 1992. S. 108–132].
- Ивашинников Ю.К. Физическая география Дальнего Востока России. Районирование, характеристика

- природных стран и провинций. Владивосток, 1999. 324 с. [Ivashinnikov Yu.K. Fizicheskaya geografiya Dal'nego Vostoka Rossii. Raionirovanie, kharakteristika prirodnykh stran i provintsii. Vladivostok, 1999. 324 s.].
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с. [Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu. Spisok ptits Rossiiskoi Federatsii. M., 2006. 256 s.].
- Красный Л.И. Геология региона Байкало-Амурской магистрали. М., 1980. 159 с. [Krasnyi L.I. Geologiya regiona Baikalo-Amurskoi magistrali. M., 1980. 159 s.].
- Крауклис А.А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск, 1979. 172 с. [Krauklis A.A. Problemy eksperimental'nogo landshaftovedeniya. Novosibirsk, 1979. 172 s.].
- Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки Моск. обл. пед. ин-та. 1962. Т. 109. Вып. 1. Биogeография. С. 3–182 [Kuzyakin A.P. Zoogeografiya SSSR // Uchenye zapiski Mosk. obl. ped. in-ta. 1962. T. 109. Vyp. 1. Biogeografiya. S. 3–182].
- Кулешова Л.В. Анализ структуры птичьего населения в связи с ярусностью леса (на примере широколиственно-кедровых лесов среднего Сихотэ-Алиня) // Орнитология. Вып. 9. М., 1968. С. 108–120. [Kuleshova L.V. Analiz struktury ptich'ego naseleniya v svyazi s yarusnost'yu lesa (na primere shirokolistvenno-kedrovykh lesov srednego Sikhote-Alinya) // Ornitologiya. Vyp. 9. M., 1968. S. 108–120].
- Мальшев Л.И., Доронькин В.М., Зуев В.В. и др. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск, 2012. 640 с. [Malyshev L.I., Doron'kin V.M., Zuev V.V. i dr. Konspekt flory Aziatskoi Rossii: Sosudistye rasteniya. Novosibirsk, 2012. 640 s.].
- Нечаев А.П. Формирование лесной растительности в пойме реки Амгуни // Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 5. Хабаровск, 1963. С. 46–61 [Nechaev A.P. Formirovanie lesnoi rastitel'nosti v poime reki Amguni // Voprosy geografii Dal'nego Vostoka. Sb. 5. Khabarovsk, 1963. S. 46–61].
- Нечаев А.П. Семенное возобновление ивовых на галечниках реки Буреи // Лесоведение. 1967. № 1. С. 54–63 [Nechaev A.P. Semennoe vozobnovlenie ivovykh na galechnikakh reki Burei // Lesovedenie. 1967. № 1. S. 54–63].
- Осипов С.В. Растительный покров природного заповедника Буреинский (горные таежные и гольцовые ландшафты Приамурья). Владивосток, 2012 а. 219 с. [Osipov S.V. Rastitel'nyi pokrov prirodного zapovednika Bureinskii (gornye taezhnye i gol'tsovye landshafty Priamur'ya). Vladivostok, 2012a. 219 s.].
- Осипов С.В. Динамика растительного покрова таежных и гольцовых ландшафтов в верховьях реки Бурея (дальневосточный сектор Азии) // Сибирский экологич. журн. 2012б. № 3. С. 325–335 [Osipov S.V. Vegetation dynamics of taiga and alpine landscapes in the upper part of the Bureya River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5. Is. 3. P. 235–243].
- Осипов С.В. Ботанико-географические районы и зональность растительного покрова в верховьях реки Буреи (Дальний Восток) // География и природные ресурсы. 2012в. № 2. С. 74–81 [Osipov S.V. Botaniko-geograficheskie raiony i zonal'nost' rastitel'nogo pokrova v verkhov'yakh reki Burei (Dal'nii Vostok) // Geografiya i prirodnye resursy. 2012v. № 2. S. 74–81].
- Осипов С.В. Экологическая структура растительного покрова гольцово-таежной территории: выявление и отображение основных закономерностей методом картографирования // Сибирский экологич. журн. 2014. № 3. С. 363–372 [Osipov S.V. Ecological structure of vegetation cover of taiga and alpine territory: detection and representation of basic peculiarities by the mapping method // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7. Is. 3. P. 275–281].
- Петров Е.С., Новороцкий П.В., Ленишин В.Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток; Хабаровск, 2000. 174 с. [Petrov E.S., Novorotskii P.V., Lenshin V.T. Klimat Khabarovskogo kraia i Evreiskoi avtonomnoi oblasti. Vladivostok; Khabarovsk, 2000. 174 s.].
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск, 2005. 304 с. [Ravkin E.S., Ravkin Yu.S. Ptitsy ravnin Severnoi Evrazii. Novosibirsk, 2005. 304 s.].
- Равкин Ю.С. К методике учетов птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть). Новосибирск, 1967. С. 66–74 [Ravkin Yu.S. K metodike uchetov ptits v lesnykh landshaftakh // Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae (severo-vostochnaya chast'). Novosibirsk, 1967. S. 66–74].
- Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск, 1984. 264 с. [Ravkin Yu.S. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits lesnoi zony (Zapadnaya i Srednyaya Sibir'). Novosibirsk, 1984. 264 s.].
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Вартапетов Л.Г., Ливанов С.Г., Торопов К.В. Пространственная структура и организация населения птиц Алтая и Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологич. журн. 2007. № 6. С. 877–884 [Ravkin Yu.S., Tsybulin S.M., Vartapetov L.G., Livanov S.G., Toropov K.V. Prostranstvennaya struktura i organizatsiya naseleniya ptits Altaya i Zapadno-Sibirskoi ravniny // Sibirskii ekologich. zhurn. 2007. № 6. S. 877–884].
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск, 1976. 360 с. [Ravkin Yu.S., Luk'yanova I.V. Geografiya pozvonochnykh yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri. Novosibirsk, 1976. 360 s.].
- Рогачёва Э.В. Птицы Средней Сибири: распространение, численность, зоогеография. М., 1988. 309 с. [Rogacheva E.V. Ptitsy Srednei Sibiri: rasprostranenie, chislennost', zoogeografiya. M., 1988. 309 s.].
- Сочава В.Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР. Ч. 1. Буреинский отряд. Л., 1934. С. 109–242 [Sochava V.B. Rastitel'nyi pokrov Bureinskogo khrebta k severu ot Dul'nikanskogo perevala // Amgun'-Sелемджинская ekspeditsiya Akademii Nauk SSSR. Ch. 1. Bureinskii otryad. L., 1934. S. 109–242].
- Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. М., 1990. 746 с. [Stepanyan L.S. Sostav i raspredelenie ptits fauny SSSR. M., 1990. 746 s.].
- Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1–3. С. 5–17 [Sukachev V.N. Ideya

- razvitiya v fitotsenologii // Sov. botanika. 1942. № 1–3. S. 5–17].
- Шага В.С.* Естественные смены лесов в пойме среднего течения реки Буреи // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1967. № 10. Вып. 2. С. 86–90 [Shaga V.S. Estestvennye smeny lesov v poime srednego techeniya reki Burei // Izv. SO AN SSSR. Ser. biol.-med. nauk. 1967. № 10. Vyp. 2. S. 86–90].
- Шага В.С.* Пойменные леса среднего течения реки Буреи // Геоморфологические, ландшафтные и биогеохимические исследования в Приамурье. М., 1968. С. 135–139 [Shaga V.S. Poimennye lesa srednego techeniya reki Burei // Geomorfologicheskie, landshaftnye i biogeokhimicheskie issledovaniya v Priamur'e. M., 1968. S. 135–139].
- Штегман Б.К.* Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.; Л., 1938. С. 1–74 [Shtegman B.K. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki // Fauna SSSR. Ptitsy. T. 1. Vyp. 2. M.; L., 1938. S. 1–74].
- Штегман Б.К.* О закономерностях в распространении авифауны тайги // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1966. Т. 15. № 2. С. 265–271 [Shtegman B.K. O zakonomernostyakh v rasprostranenii avifauny taigi // Izv. AN ESSR. Ser. biol. 1966. T. 15. № 2. S. 265–271].

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

FLOODPLAIN SERIES OF VEGETATION COVER AND BIRD POPULATION IN MOUNTAIN-TAIGA LANDSCAPES OF THE BUREYA MOUNTAINS

S.V. Osipov¹, M.F. Biserov²

Floodplain successional changes of ecosystems in river valleys of the boreal forest belt of the Bureya mountains have studied. The main forest forming species of trees are chosenia (*Chosenia arbutifolia*), fragrant poplar (*Populus suaveolens*), Cajander larch (*Larix cajanderi*), and Ajan spruce (*Picea ajanensis*). The most abundant species of bird population are Pallas's leaf warbler (*Phylloscopus proregulus*), willow tit (*Parus montanus*), mugimaki flycatcher (*Ficedula mugimaki*), and black-faced bunting (*Emberiza spodocephala*). Features of vegetation cover and bird population at different stages of the two floodplain series have characterized.

Key words: successional series, dynamics, ecological gradients, ecosystem, vegetation, ornithofauna, avifauna, valley, mountain, boreal, taiga, Bureya nature reserve.

Acknowledgement. The research was performed with the financial support from the Russian Foundation for Basic Research (project № 13-05-00677).

¹Osipov Sergei Vladimirovich, Far Eastern Federal University, Pacific Geographical Institute FEB RAS (sv-osipov@yandex.ru); ²Biserov Marat Faridovich, State Nature Reserve Bureinsky (marat-biserov@mail.ru).