

О географической изменчивости численности видов и численности особей

Н.А.Гладков

*Второе издание. Первая публикация в 1958**

В настоящее время известно несколько правил, отражающих географический характер изменчивости животного мира. Морфологические изменения отражены правилом Бергмана–Гогенштрауфена и правилом Глогера, менее универсальное значение имеет так называемое правило Аллена. Можно установить географические закономерности и в некоторых биологических явлениях. Так, например, Бекер указывал на связь сроков размножения птиц с продолжительностью и интенсивностью солнечного освещения, т.е. фактически с географической широтой места.

Хорошо известно также, что изменчивость птиц возрастает в направлении от приполярных стран к тропическим, в связи с чем число подвидов и видов птиц (а также зверей) в направлении от приполярных стран к тропикам увеличивается. Поэтому на севере (речь идёт в данном случае о нашем полушарии) при уменьшении количества видов наблюдается увеличение числа особей каждого вида, тогда как на юге при многообразии видов число особей каждого вида невелико.

В отношении морской фауны можно считать установленным, что увеличение числа особей каждого вида в той или иной мере компенсирует уменьшение количества видов. Плотность планктона в единице объёма воды, взятой у берегов Ньюфаундленда или Исландии, значительно выше, чем в притропических водах, где качественно планктон во много раз богаче, чем на севере. Рыбный промысел на юге основывается главным образом на вылове одновременно самых разнообразных видов рыб, а не на массовой добыче немногих промысловых пород.

Что же касается наземной фауны, то, как известно, в тропиках легче собрать 100 разных видов пауков, нежели 100, или даже несколько, экземпляров одного вида, тогда как на севере наблюдается обратная картина. Сказанное подтверждается и сравнением фауны какого-либо участка тропического пояса с участком Арктики, занятым птичьими базарами. Число особей птиц на единицу площади в последнем случае будет выше, чем в тропическом поясе, а по общей биомассе птиц эта

* Гладков Н.А. 1958. О географической изменчивости численности видов и численности особей // *Проблемы зоогеографии суши (Материалы совещания, состоявшегося во Львове 1-9 июня 1957 года)*. Львов: 57-63.

разница выражена ещё более резко. Однако с тех пор, как была высказана мысль о большом числе особей вида на севере, наши знания по качественному и количественному составу наземных фаун значительно обогатились, и мы не можем теперь удовлетвориться беглым сравнением фауны тропиков с населением птичьих базаров, так как последние – только частный случай арктической фауны. Массовые скопления птиц на гнездовье отмечены и в более южных широтах, в частности – в тропиках.

Изучение фауны гнездящихся птиц тундры в сравнении с фауной более южных зон СССР показывает, что положение об увеличении числа особей на севере требует специального анализа. Некоторые соображения по этому поводу мы высказываем в настоящей статье.

Отметим сначала, что правило о большем видовом разнообразии птиц на юге в сравнении с северными местностями требует некоторого уточнения. Число видов птиц зависит не только от южного или северного положения места, но в значительной степени и от характера ландшафта. В частности, в пределах Советского Союза, по нашим подсчётам (Гладков 1958), в ландшафтно-географической зоне тундры насчитывается 93 вида гнездящихся птиц (кроме морских птиц и птиц, заходящих в тундру краем ареала), степи свойственно 143 вида, тогда как в зоне тайги гнездится 236 видов и в зоне широколиственного леса – 244 вида. В этом случае, следовательно, правило увеличения числа видов в направлении с севера на юг существенно корректируется тем обстоятельством, что закрытые биотопы – лес и кустарники – очень часто имеют значительно больше видов, чем открытые ландшафты тундры или степи.

Сказанное хорошо видно как при сравнении качественного состава фауны различных ландшафтно-географических зон, так и при сравнении рядом расположенных открытых и закрытых местообитаний. Так, например, Н.П.Дубинин (Дубинин, Торопанова 1956) на учётном профиле Коловерное–Бударино (долина реки Урал) обнаружил на 1 км² леса 42 вида птиц, тогда как на 1 км² луга им учтено только 9 видов. По профилю Иртек–Ранний Н.П.Дубининым установлено 20 видов лесных птиц и 9 луговых.

К.Нурминен (Nurminen 1955) отметил, что в то время как в лесных биотопах северной Финляндии плотность населения птиц значительна, в открытых болотистых участках она низка (наиболее высокую плотность птиц Нурминен обнаружил в населённых пунктах, которые, по нашему мнению, также следует отнести к закрытым биотопам).

Таким образом, применяя правила видов и правила особей, надо, строго говоря, сравнивать не северные и южные районы, а более благоприятные и менее благоприятные для жизни местообитания. Справедливо, что условия существования на севере в целом менее благо-

приятны для жизни, но и на юге тоже можно отметить места со скудным животным миром, однако при географических сравнениях их обычно упускают из вида. Показательно, что даже на небольшой территории нижнего течения реки Урал в направлении с севера на юг, т.е. в полупустыне, наблюдается качественное и количественное обеднение фауны; в наиболее северном районе плотность населения птиц составляет 862 пары на 1 км², а в самом южном – 238 пар (Дубинин, Торопанова 1956).

В настоящее время мы располагаем значительными материалами по количественному учёту птиц в разных районах Европы, большинство их относится к лесным местообитаниям. В ландшафтно-географической зоне тундры учёты производились почти исключительно на птичьих базарах и в других местах массового скопления гнездящихся птиц, что не соответствует нашей цели – сравнительному изучению плотности населения птиц, так как это особые случаи, определяемые специфическими кормовыми и гнездовыми условиями. Мы будем говорить в дальнейшем о неколонизальных птицах, о видах, гнездящихся отдельными парами.

В отношении плотности гнездования птиц тундры мы базируемся на опыте абсолютного учёта, проведённого нами совместно с А.А.Калецким летом 1956 года в окрестностях Тикси (низовья реки Лены). Кроме того, оказалось возможным использовать в какой-то мере наши совместные с А.В.Михеевым наблюдения в Тиманской тундре, где для двух видов были определены размеры гнездовых участков.

На пяти прилегающих друг к другу гектарах влажной тундры нами установлено гнездование 7 видов птиц. Плотность их гнездования в пересчёте на 1 км² составляла: лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* – 80 пар, кулик-красношейка *Calidris ruficollis* и турухтан *Philomachus pugnax* – по 40 пар, дутыш *Calidris melanotos*, кулик-воробей *Calidris minutus*, плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* и краснозобый конёк *Anthus cervinus* – по 20 пар. Любопытно, что в Тиманской тундре плотность лапландского подорожника совместно с краснозобый коньком была такая же, как и в окрестностях Тикси – 100 пар на 1 км² (мы объединили эти два вида вместе, так как по отношению к территории они ведут себя, как один вид (Гладков 1951).

Общая плотность гнездования птиц во влажном типе местообитаний бухты Тикси, по произведённым нами подсчётам, – 240 пар на 1 км². Число видов в этом типе местообитаний при выходе за пределы 5 учётных гектаров несколько увеличится, по-видимому, до 10. Появятся чернозобик *Calidris alpina*, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* и чечётка *Acanthis flammea*. Вполне возможно также появление среднего поморника *Stercorarius pomarinus*, а при ещё большем увеличении территории также и краснозобика *Calidris ferruginea*.

В лесной зоне плотность гнездования птиц следующая. В смешанных хвойных лесах Финляндии гнездится, по данным П.Пальмгрена (Palmgren 1930), 29 видов птиц (без аксессуарных – 22). Видов, имеющих плотность не менее 10 пар на 1 км², в биоценозе этого леса 6, из них максимальную плотность имеет зяблик *Fringilla coelebs* – 70 пар на 1 км², за ним следует желтоголовый королёк *Regulus regulus* – 20 пар. Численность остальных видов ниже. Приведённые цифры плотности не превышают установленные нами для тундры, а число видов здесь больше. Южнее наблюдается повышение плотности гнездования отдельных видов. Уже в ельнике-черничнике Ленинградской области (Поспелов 1957) в приспевающем древостое установлено гнездование 15 видов с общей плотностью 344 пары на 1 км², причём основные виды имеют плотность: зяблик – 70 пар, пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix* – 50 пар и крапивник *Troglodytes troglodytes* – 40 пар. Общая плотность для гнездования трёх преобладающих видов составляет 160 пар. Такая же плотность была установлена нами для трёх основных видов тундры бухты Тикси.

В окрестностях Горького (Пустынская биологическая станция) в смешанном хвойном лесу гнездится 31 вид птиц при плотности гнездования 505 пар на 1 км² (Шапошников 1938). Здесь густота населения птиц уже вдвое выше, чем в тундре, при этом только наиболее многочисленные 5 видов дают 256.5 пары на 1 км², а видов с плотностью не ниже 10 пар насчитывается 11. Доминирующая птица – зяблик имеет численность 109.5 пары, за ним следует трещотка – 50 пар. Таким образом, по сравнению с тундрой, здесь наблюдается значительное увеличение числа гнездящихся видов птиц, увеличение общего числа гнёзд на единицу площади и некоторое увеличение плотности гнездования доминирующих видов.

Южнее установлена значительно большая плотность гнездования птиц. А.Компаниец (1940) обнаружил в дубовом лесу Харьковской области на площади 24 га 22 вида птиц с плотностью 1368 гнёзд на 1 км², на другом участке таких же размеров плотность была ещё выше – 2232 гнезда при 37 видах (кукушка *Cuculus canorus* в обоих случаях не учитывалась). Приведём численность наиболее многочисленных видов в парах для каждого из участков отдельно в перерасчёте на 1 км². В первом случае: зяблик – 392, серая мухоловка *Muscicapa striata*, ястребиная славка *Sylvia nisoria* и певчий дрозд *Turdus philomelos* – по 108, зарянка *Erithacus rubecula* – 92. Во втором случае: зяблик – 428, славка-черноголовка *Sylvia atricapilla* – 164, поползень *Sitta europaea* – 136, теньковка *Phylloscopus collybita* – 132, серая мухоловка и обыкновенная горлица *Streptopelia turtur* – по 116, сойка *Garrulus glandarius* – 108, трещотка – 104. В первом случае 5, во втором 8 видов птиц имеют численность, превышающую численность фоновой птицы тунд-

ры – лапландского подорожника. При этом и число видов в дубовом лесу значительно больше.

Леса, окружённые открытыми пространствами, искусственные насаждения, особенно старые лесные полевозащитные полосы вблизи воды, имеют очень густое птичье население. По данным А.С.Мальчевского (1950), в Тимашевских лесных полосах гнездится 23 вида птиц с количеством гнёзд 3130 на 1 км², 7 видов имеют плотность от 110 пар и выше, максимальная плотность – 1140 пар на 1 км² (садовая овсянка *Emberiza hortulana*). В Краснокутских полосах садовая овсянка имеет плотность 660 пар на 1 км², за ней следует ястребиная и серая *Sylvia communis* славки (по 530 пар). С плотностью не ниже 130 пар гнездятся в этих полосах 8 видов. Общая численность птиц в Краснокутских полосах – 2710 пар на 1 км², число гнездящихся видов, однако, небольшое – 10*.

В некоторых случаях качественный состав фауны птиц полевозащитных насаждений может быть очень беден. При этом бывает заметна и количественная бедность фауны. В колхозных лесных полосах около станции Куберле (Калмыцкая АССР) несомненное гнездование установлено только для 5 видов птиц (Гладков 1952). В перерасчёте на 1 км² леса плотность гнездования здесь составляет 300 пар. Таким образом, при резком уменьшении числа видов, в противоположность утверждениям А.С.Мальчевского, никакого увеличения численности видов не происходит. Самый многочисленный вид в этих насаждениях, черноголовая овсянка *Emberiza melanocephala*, гнездится с плотностью 200 пар на 1 км² – цифра в несколько раз меньше той, которая известна для фоновых птиц Краснокутских и, особенно, Тимашевских полос. Видимо, неблагоприятные условия существования в лесных полевозащитных полосах вызывают и уменьшение численности видов.

Нечто подобное можно наблюдать и при сравнении птичьего населения лесных полос разного возраста. Известно, что наиболее благоприятные условия для птиц имеются в старых лесных полосах. Количественные показатели птиц изменяются при этом следующим образом. В Кошкинских насаждениях 8-9-летнего возраста учтено 6 видов птиц с общей плотностью 470 пар на 1 км² и плотностью доминирующего вида (садовая овсянка) 330 пар (Мальчевский 1950). Краснокутские полосы с 10 видами птиц и с плотностью садовой овсянки вдвое большей имеют возраст 29 лет, а Тимашевским полосам в год работы

* В естественных лесных насаждениях (близ Тимашевских лесных полос) численность птиц меньше, чем в полосах. Так, А.С.Мальчевским установлено в лесу по реке Кинель гнездование 20 видов при численности доминантных видов зяблика 400 пар и садовой славки *Sylvia borin* 300 пар на 1 км². Вообще при количественной оценке птичьего населения полевозащитных лесных полос следует учитывать, что они представляют собой один из элементов констанции (Гладков 1950), поэтому в расчёт площади, кроме лесных насаждений, следует включать также и некоторую часть прилежащих полей. Это несколько уменьшает указанные в тексте плотности видов в полевозащитных полосах.

там А.С.Мальчевского было 45-48 лет. Таким образом, по мере улучшения условий существования лесных и кустарниковых птиц в полосах увеличивается число гнездящихся видов, параллельно увеличивается и их численность. При ухудшении условий существования происходит обратное: уменьшается как количество видов, так и численность их представителей.

Количественные учёты в более южных районах – полосе пустынь (долина реки Урал) произведены Н.П.Дубининым (Дубинин, Торопана 1956). Эти учёты хорошо показывают, что при большом числе видов в лесных биотопах уменьшения численности их представителей не происходит. В открытых биотопах число видов меньше, но меньше и особей каждого вида. Большинство учётов, произведённых Н.П.Дубининым в лесных местообитаниях, дают численность видов 28-42, а плотность – 700-1000 и даже 1254 пары на 1 км².

В Велико-Анадольском лесничестве (Будниченко 1949) в насаждениях возраста от 45 до 60 лет гнездится 15 видов птиц, общая численность их 1150 пар и плотность доминирующего вида (зяблик) – 750 пар*. По материалам А.С.Будниченко также можно проследить, как с возрастом насаждений увеличивается число видов птиц и число особей отдельных видов. При этом, правда, численность некоторых видов в старых насаждениях падает, но это нельзя рассматривать как функцию увеличения числа видов в биоценозе, а как результат ухудшения условий существования именно для этих видов (садовая овсянка, серая и, в меньшей степени, садовая славки). В наиболее бедном биоценозе (возраст насаждения до 5 лет), содержащем всего 2 вида, численность одного вида (садовая овсянка) – 400 пар на 1 км², другого (серая славка) – 200 пар, тогда как в биоценозе с 15 видами плотность доминанта, как было уже указано, 750 пар, кроме того, ещё 3 вида имеют численность не ниже 200 на 1 км². Значит, и в этом случае увеличение числа видов в биоценозе не вызывает уменьшения численности составляющих его видов.

Весьма высокая плотность птиц, связанная, очевидно, с особо благоприятными условиями, обнаружена Д.М.Гаузштейном (1955) в пойме нижнего течения Днестра у села Олонешты. На 1 га пойменного леса (формация *Saliceta* и частично *Populacta*) здесь найдено 31 гнездо, принадлежащее 9 видам птиц. В перерасчёте на 1 км² это составляет плотность 3100 пар птиц указанной формации, из них доминирующей птице (лазоревка *Parus caeruleus*) принадлежит 1200 гнёзд. В менее благоприятных условиях водораздельного леса (насаждения леса вблизи «Нагорной дачи») Д.М.Гаузштейн на учётном гектаре обнаружил 7

* У А.С.Будниченко подсчёт произведён не в парах, а в особях. Мы принимаем 1500 особей зяблика за 750 пар.

гнезд, принадлежащих 5 видам птиц, или 700 гнезд на 1 км² с максимальной плотностью видов 200 пар (жулан *Lanius collurio* и восточный соловей *Luscinia luscinia*). Как видим, биотоп с худшими условиями существования имеет меньшее число видов и меньшую их плотность.

Д.М.Гаузштейн любезно поделился с нами результатами количественных учётов, проведённых им в другие годы в Молдавии. Они несколько сглаживают указанные выше различия. Так, для пойменного леса по Днестру численность птиц составляет 1500 пар на 1 км², численность в лесу «Нагорной дачи» – 1000-1200 пар, в байрачном лесу – 1100 пар. Очень высокую плотность птиц Гаузштейн наблюдал на открытых участках степи – 1200-1400 пар, но, вероятно, эти числа преувеличены, так как учёт в степи производился в июне, когда молодые жаворонки уже летают.

Сопоставляя приведённые в этой статье цифры, мы получаем довольно пёструю картину. Число видов птиц в направлении от полярных широт к притропическим несомненно возрастает, но при сравнении небольших участков это не всегда заметно. При сравнении открытых пространств тундры с лесными местообитаниями это увеличение резче, чем при сопоставлении открытых биотопов. Во всяком случае, картина географического изменения численности видов может местами объясняться другой и, на наш взгляд, более важной закономерностью – обязательной бедностью фауны в неблагоприятных условиях. Географические изменения численности видов и возникают, в сущности, на основе географического размещения более благоприятных и менее благоприятных условий жизни, а заметные различия в численности птиц нередко обнаруживаются в географически соседних районах.

В Советском Союзе, как мы указали, наибольшее число видов наблюдается в зонах, где преобладает лесной ландшафт. Но при сравнении однородных по физиономии ландшафтов мы обнаруживаем, что ближе к южной границе лесной зоны число видов птиц значительно больше, чем в районах, прилегающих к северной границе этой зоны. Обнаруживаем также, что степь имеет больше видов птиц, чем тундра. Но как только замечается резкое ухудшение условий жизни (самые сухие и жаркие участки пустыни, «край жизни» в Арктике, однородные пространства тайги), количество видов, а также и численность особей, катастрофически падает.

Значительно яснее представляется основной вопрос нашего сообщения. В каком бы направлении ни происходили изменения числа видов, как правило, изменение численности особей вида всегда происходит в том же направлении. Увеличение численности видов объясняется лучшими условиями существования для птиц, а это приводит к увеличению числа особей основных видов. Большое число особей при незначительном количестве видов наблюдается лишь как исключение.

При малом количестве видов в тундре плотность доминирующих видов значительно ниже, чем плотность доминирующих видов в качественно более богатых биоценозах юга.

Откуда же возникает представление о большом числе особей на севере? Если речь идёт о количестве видов или особей, всегда необходимо учитывать величину территории. Здесь может быть два подхода. Учитывается показатель запаса по угодьям – число экземпляров на единицу площади местообитания или общеплощадный показатель запаса, т.е. число экземпляров на единицу всей исследованной площади, включая местообитания, несвойственные учитываемому виду (Стахровский, Лобачёв 1930). Мы всё время имели в виду показатель запаса по угодьям. Однако если говорить об общеплощадном показателе запаса, то в Арктике меньшее разнообразие местообитаний и большее их территориальное распространение приводит к тому, что отдельные виды распространены шире и даже при разреженном гнездовании их общеплощадный показатель запаса может оказаться выше общей численности отдельных видов в более южных ландшафтно-географических зонах. Это и создаёт впечатление, что на севере в Арктике птицы «многочисленнее» и селятся плотнее, чем в южных широтах (Гладков 1951).

Сделаем одно дополнительное замечание. При сравнении плотности населения птиц разных биотопов мы, естественно, сравнивали численность разных видов. Это вполне оправдано: сравниваются ландшафты и ландшафтно-географические зоны по видам, наиболее для них характерным. По своим размерам эти птицы очень близки и к тому же близки и систематически. Все доминирующие птицы сравниваемых биоценозов принадлежат отряду воробьиных, семействам, состоящим из мелких птиц весом от 14-15 до 25-28 г. Естественно, что в каждом биотопе имеется некоторое количество акцессорных видов, представленных единичными экземплярами. В одном случае число их может быть больше, в другом меньше. Закономерности акцессорных видов, требуют, вероятно, особого рассмотрения. Мы сосредоточили своё внимание на основном ядре орнитоценоза – на доминантных и субдоминантных видах. Кстати, в числе акцессорных видов встречаются крупные птицы, которые уже поэтому должны быть относительно редкими.

Л и т е р а т у р а

- Будниченко А.С. 1949. Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества и их влияние на местную фауну // *Сб. тр. Ставропол. пед. ин-та* 5: 9-59.
- Гаузштейн Д.М. 1955. Летние птицы бассейна реки Днестр в южных районах Молдавской ССР и Измаильском районе Одесской области УССР // *Учён. зап. Кишинёв. ун-та* 20: 91-112.
- Гладков Н.А. 1950. Биотопическое распределение птиц в лесных полегающих полосах // *Охрана природы* 12: 45-52.
- Гладков Н.А. 1951. Птицы Тиманской тундры // *Сб. тр. Зоол. музея Моск. ун-та* 7: 15-89.

- Гладков Н.А. 1952. О птичьём населении изолированных колхозных лесных полос (по наблюдениям в колхозе «Путь Сталина» Ростовской обл.) // *Охрана природы* **15**: 28-32.
- Гладков Н.А. 1958. К вопросу о сезонных изменениях орнитофауны Советского Союза // *Вестн. Моск. ун-та* 1.
- Дубинин Н.П., Торопанова Т.А. 1956. Птицы долины реки Урал. Ч. 2-3 // *Тр. Ин-та леса АН СССР* **32**: 1-307.
- Компаниец А.Г. 1940. Опыт учёта гнездовой орнитофауны методом пробных площадок // *Зоол. журн.* **19**, 3: 491-498.
- Мальчевский А.С. (1950) 2009. Гнездование птиц в лесных полосах Заволжья // *Рус. орнитол. журн.* **18** (463): 207-225.
- Никольский Г. В. 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. М.
- Поспелов С.М. 1957. Птицы и млекопитающие ельника-черничника различных возрастов // *Зоол. журн.* **36**, 4: 603-607.
- Стахровский В., Лобачёв С. 1930. Показатели и их роль в охотничьем хозяйстве СССР // *Тр. по лесному опытному делу*. М., **3**.
- Шапошников Ф.Д. 1938. Опыт количественного учёта орнитофауны в лесном заказнике Пустынской биологической станции ГГУ (лето 1935-1936 гг.) // *Учён. зап. Горьк. ун-та* **8**: 118-141.
- Nurminen K. 1955. Piirteitä Purmon pitäjän linnustorsa linjatutkimuksen perusteella // *Ornis fenn.* **32**, 1.
- Palmgren P. 1930. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna // *Acta zool. fenn.* **7**.
- Winterbottom J.M. 1956. The bird population of mupane woodland // *North. Rhodesia J.* **3**, 2.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск **980**: 916-917

Полярная чайка *Larus glaucoides* впервые отмечена на Камчатке в 1983 году

Е.Г.Лобков

Евгений Георгиевич Лобков. Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ), ул. Ключевская, д. 33, Петропавловск-Камчатский, Россия. E-mail: lobkov48@mail.ru

Поступила в редакцию 19 марта 2014

Единственная из опубликованных находок полярной чайки *Larus glaucoides glaucoides* Meyer, 1822 в Камчатском регионе сделана 8 ноября 2011 на острове Беринга на Командорских островах (Артюхин, Уткин 2012). Но, как выясняется, этот вид был впервые отмечен у берегов Камчатки значительно раньше.

На юго-восточном побережье полуострова Камчатка, в небольшой бухте возле бывшего посёлка Жупаново 10 апреля 1983, учитывая зимующих птиц, мы наблюдали трёх чаек необычного для здешних птиц соотношения окраски оперения и размера тела. Они держались вблизи берега (в основном в 50-100 м) среди свободной воды и плавающих