

Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц Западно-Сибирской равнины

Ю.С. РАВКИН, Л.Г. ВАРТАПЕТОВ, В.А. ЮДКИН, С.П. МИЛОВИДОВ,
К.В. ТОРОПОВ, С.М. ЦЫБУЛИН, В.С. ЖУКОВ, Б.Н. ФОМИН,
А.М. АДАМ, И.В. ПОКРОВСКАЯ, А.А. АНАНИН, П.А. ПАНТЕЛЕЕВ,
В.Н. БЛИНОВ, А.С. СОЛОВЬЕВ, А.А. ВАХРУШЕВ, Е.С. РАВКИН,
Т.К. БЛИНОВА, Е.Л. ШОР, Д.М. ПОЛУШКИН, А.Б. КОЗЛЕНКО,
В.М. АНУФРИЕВ, Г.М. ТЕРТИЦКИЙ, Е.Н. КОЛОСОВА

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

Под пространственно-типологической структурой животного населения мы понимаем общий характер его территориальной неоднородности, т.е. основные направления изменений сообществ в факторном пространстве. Пространственно-типологической организацией населения считается его территориальная структура и определяющие ее факторы [1].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Птиц учитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекта. Пересчет на площадь проводили по гармонической средней дальности обнаружения [2] интервальным способом [3].

Общий объем использованного материала — 1339 вариантов населения (включая данные, собранные в течение ряда лет в одних и тех же местообитаниях). Общая протяженность маршрутов, на которых подсчитаны птицы, — примерно 25 тыс. км. Часть материала собрана В.Г. Козиным, В.Н. Плотниковым, В.Г. Никитиным, И.Г. Вавилихиным, Ю.В. Бобковым, Е.Г. Стрельниковым, И.Г. Доможиловой, а так-

же заимствована из публикаций [4—13]. Сбор данных проведен в 1936, 1938 и с 1959 по 1993 г. (места проведения работ см. на рис. 1).

Учеты, как правило, начинались с 16 мая, но в северной тайге и лесотундре — с 1 июня, а в тундровой зоне — с 16 июня. При этом за каждую половину месяца в каждом из местообитаний с учетом проходили по 5 км, а вдоль берегов рек и водоемов обычно по 10 км. Значительно большей была протяженность маршрутов при учетах с моторной лодки. Результаты учетов усредняли по каждой половине месяца и по сезонам: в данном случае за первую половину лета — с начала наблюдений до середины июля (в тундре — до конца этого месяца).

Классификацию населения проводили с помощью одного из методов кластерного анализа (факторной классификации) — качественного аналога метода главных компонент [14] по коэффициентам сходства Жаккара [15] для количественных признаков [16].

Объем материала слишком велик, чтобы его целиком можно было обработать с классификационными целями имеющимся математическим аппаратом в разумных пределах

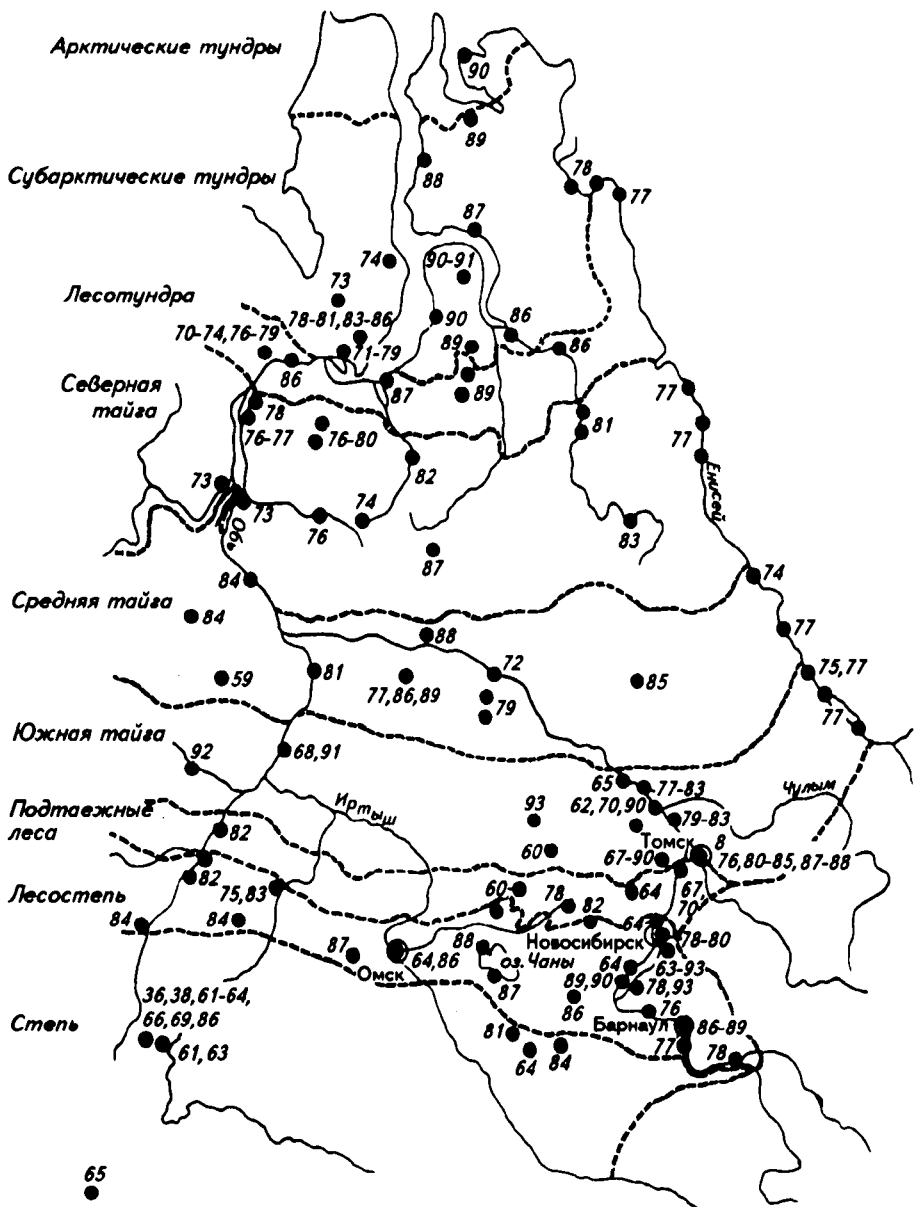


Рис. 1. Места и годы проведения работ. 36—93 — 1936—1993 гг.

времени счета. Поэтому пришлось предварительно разбивать всю совокупность данных на подвыборки. Проведено 3 варианта счета. Границы подвыборок определяли по ранее выполненным классификациям [17—20]. Так, в частности, всегда проявлялось деление на 3 системы (ряда изменений) населения птиц: незастроенной и застроенной суши, а также водно-околоводных сообществ. Поэтому в первом из вариантов счета классификация проводи-

лась дифференцированно по этим системам. Подборка по незастроенной суши слишком велика, что вынуждало дробить ее дальше. Она подразделялась на северную и южную части, что тоже всегда четко прослеживалось на малых выборках, или все варианты делили на 3 подгруппы по облесенности (высокой, средней и низкой). Второй вариант счета свелся к предварительной классификации в подвыборках отдельно по зонам и подзонам.

Крупные группы первого и последующих разбиений дробились дополнительно до тех пор, пока в подгруппах оставалось не более 5 вариантов населения. На основе этого деления по каждой системе создавалась идеализированная классификация. Далее внутри ее наименьших таксонов все варианты усредняли с равным весом, и по этим средним всех систем проводились итоговые для вариантов счета классификации.

Недостаток такого подхода заключается в том, что максимально похожие варианты населения из разных подвыборок, не имея возможности объединиться между собой, объединяются с вариантами в своих подгруппах по меньшему сходству. Поэтому и необходима неоднократная классификация при различных предварительных разбиениях, хотя и это не позволяет полностью избавиться от указанного недостатка и субъективизма начального деления.

Кроме того, в больших объемах данных неизбежно накапливаются пробы, резко отличающиеся от своих аналогов по относительно случайным причинам, например, из-за попавших в учет отдыхающих пролетных стай или скоплений неразмножающихся особей, или, наконец, из-за иногда встречающихся нетипичных ситуаций. Когда таких отклоняющихся вариантов накапливается сравнительно много, они выделяются в отдельные классы, а большая часть других проб не разделяется, поскольку их различия друг с другом не столь велики и согласно алгоритму их отличия менее значимы.

Выполненные таким образом классификации положены в основу легенды карты населения птиц Западно-Сибирской равнины масштаба 1:4 000 000. Картографической основой при ее составлении послужила типологическая карта растительности этой территории масштаба 1:1 500 000 [21]. Несмотря на некоторую генерализацию, карта населения птиц отличалась мелкокон-

турностью. Причина этого не только в мозаичности растительности Западно-Сибирской равнины, но и в излишней детальности классификации для карты населения птиц такого масштаба. Обилие переходных таксонов и связанных с этим смещений границ и многочисленных взаимопроникновений создает впечатление пестрой неупорядоченной мозаики выделов, а основные закономерности, выявленные при классификации населения, при изображении теряются. Из-за этого понимание и восприятие карты, ее легенды и классификации осложняется, а степень обобщения информации нельзя считать удовлетворительной.

Для устранения указанных недостатков и уменьшения объема данных при расчете матрицы коэффициентов сходства использован третий вариант счета. Для этого сначала вся территория равнины была поделена на 3 равные меридиональные полосы — западную, центральную и восточную. Внутри полос все данные усреднены по наименьшим подразделениям легенды упомянутой карты растительности. При этом типологические проникновения формаций из одних подзон в другие не принимались во внимание. Например, население среднетаежных верховых болот в пределах южной тайги объединялось с южно-таежными аналогами. Это обусловлено тем, что зоологи, не имея специальных геоботанических описаний мест проведения учетов, как правило, не в состоянии самостоятельно выявить подобные различия в растительности.

На усредненных таким способом показателях по всем материалам проведена еще одна факторная классификация с поэтапной доразбивкой крупных классов. В результате выяснилось, что провинциальные отличия орнитокомплексов значимы только в южной и средней тайге. В южно-таежной подзоне это отличия населения Прииртышья от более восточных участков, где гораздо меньше доля европейских видов. В сред-

ней тайге приенисейские варианты населения отличаются от более западных. Вероятно, здесь сказывается больший, чем в северной тайге, разрыв в распределении ключевых участков. В южной тайге отличия приенисейских вариантов от приобских не столь существенны. Поэтому мы считаем возможным не принимать во внимание эти отличия в средней тайге, а в южной они могут быть маркированы распространением к западу липы, что отражено на карте растительности. В результате появилась возможность дальнейшего усреднения данных по подразделениям легенды карты растительности уже без выделения меридиональных полос. На усредненных так данных вновь проведена факторная классификация населения с поэтапной до-разбивкой крупных классов. В итоге получена иерархическая классификационная концептуальная схема, составленная с учетом результатов прежних разбиений на подвыборках и всех предшествующих классификаций.

Таким образом, итоговая классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины по первой половине лета представляет собой идеализированную концептуальную схему. Это результат экспертного конструирования, а не только кластерного анализа, который в данном случае использован как метод выявления неоднородности орнитокомплексов. Это синтез всех предшествующих результатов анализа, отражение общих представлений о неоднородности населения птиц и определяющих ее причинах.

Пространственно-типологическая структура населения выявлена методом корреляционных плеяд [22], по матрице средних коэффициентов сходства орнитокомплексов, относящихся к таксонам классификации того или иного ранга. При этом оставляли связи выше порога, выбираемого так, чтобы структурный граф наилучшим образом иллюстрировал выявленные тренды и его

можно было построить в двухмерном пространстве.

Оценка силы и общности связи факторов среды и их неразделимых сочетаний (природно-антропогенных режимов) с пространственной дифференциацией населения птиц проведена с помощью линейной качественной аппроксимации по выделенным грациям факторов. Ранее такие показатели рассчитывались для всей анализируемой выборки сравнительно небольшого объема [1, 18]. С увеличением числа проб необходимое для расчета время превысило разумные пределы. Одновременно появилась возможность имитировать равномерно-случайную выборку, как того требует каноническая статистика. В реальности сбор проводился в типологическом плане, т.е. выборка была районированной [23].

Расчеты силы и общности связи неоднородности среды и населения по такой выборке вполне пригодны для прогнозирования [1], но не учитывают соотношения площадей, занимаемых различными местообитаниями. Это искажает оценки в том случае, если каких-либо проб существенно больше или меньше, чем доля занимаемых ими площадей. При этом коэффициент разложения (сила связи) оценивается верно, но информативность, с учетом представленности проб в выборке, соответственно завышается или занижается. Когда имеется достаточно большая, но не сбалансированная по соотношению площадей выборка, по ней можно сделать подвыборку, причем так, чтобы вероятность попадания в нее проб, выбираемых генератором случайных чисел, зависела от их доли по занимаемой площади. В данном случае доля занимаемой площади рассчитывалась не индивидуально для каждого выдела карты растительности Западно-Сибирской равнины, а для наименьшего таксона классификации населения птиц. В связи со значительным временем счета объем расчетной подвыборки

был ограничен 100 пробами. Пробный расчет по 200 пробам дал близкие оценки. Подборка и расчеты повторены 8 раз. На основе результатов этих расчетов вычислены ошибки репрезентативности, средние и интервалы значений при 95 % уровне доверия.

Средние взвешенные значения обилия и связанных с ним показателей по группам ландшафтов, зонам и подзонам рассчитаны по соотношению занимаемых местообитаниями площадей, замеренных по упоминавшейся карте "Растительность Западно-Сибирской равнины", т.е. без правобережья и поймы Енисея, а также без казахстанской части равнины. При этом использованы материалы, собранные до 1991 г. включительно. Классификационные и структурные расчеты выполнены по тем же материалам, но с добавлением данных, собранных в Казахстане. Оценка связи неоднородности населения с факторами среды проведена по всем материалам, включая

пойму Енисея и заснисейскую часть равнины, а также данным, собранным или поступившим в банк в 1992—1993 гг.

Лидирующие виды птиц

В первой таблице по каждой зоне и подзоне приведены первые 5 видов, лидирующих по обилию. Их всего 23. Лишь один из них — желтая трясогузка — в качестве лидера встречается почти повсеместно. Лишь в среднем по южной тайге и подтаежным лесам она не входит в список лидеров. По остальным видам четко видны 3 группы, соответствующие широтным полосам: северная (от арктических тундр до северной тайги включительно), центральная (от средней тайги до подтаежных лесов) и южная (лесостепь и степь).

Лидирующих по биомассе видов — 25 (табл. 2). Это в основном охотничьи виды (водоплавающие, ку-

Т а б л и ц а 1
Лидирующие по обилию птицы Западно-Сибирской равнины, первая половина лета 1959—1991 гг., %

Вид	Тундра	Лесотундровые редколесья	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтаежные леса	Лесостепь	Степь
Желтая трясогузка	9	18	15	4	—	—	5	14
Овсянка-крошка	5	16	15	—	—	—	—	—
Чечетка	5	10	4	—	—	—	—	—
Краснозобый конек	15	—	—	—	—	—	—	—
Лапландский подорожник	12	—	—	—	—	—	—	—
Весничка	—	9	—	—	—	5	—	—
Зарничка	—	5	—	—	—	—	—	—
Юрок	—	—	8	11	—	—	—	—
Таловка	—	—	4	—	—	—	—	—
Лесной конек	—	—	—	4	5	9	—	—
Теньковка	—	—	—	4	—	4	—	—
Пухляк	—	—	—	9	13	—	—	—
Зеленый конек	—	—	—	—	4	—	—	—
Овсянка-ремез	—	—	—	—	4	—	—	—
Рябчик	—	—	—	—	4	—	—	—
Белошапочная овсянка	—	—	—	—	—	8	—	—
Серая славка	—	—	—	—	—	4	—	—
Полевой жаворонок	—	—	—	—	—	—	13	37
Грач	—	—	—	—	—	—	11	5
Домовый воробей	—	—	—	—	—	—	5	—
Скворец	—	—	—	—	—	—	4	—
Полевой конек	—	—	—	—	—	—	—	4
Черный жаворонок	—	—	—	—	—	—	—	4

Т а б л и ц а 2

Лидирующие по биомассе птицы Западно-Сибирской равнины,
первая половина лета 1959—1991 гг., %

Вид	Тундра	Лесотундровые редколесья	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтаежные леса	Лесостепь	Степь
Гуменник	24	26	—	—	—	—	—	—
Белая куропатка	9	9	—	—	—	—	—	—
Белолобая казарка	6	—	—	—	—	—	—	—
Морянка	11	—	—	—	—	—	—	—
Восточная клуша	5	—	—	—	—	—	—	—
Свиязь	—	5	6	6	—	—	—	—
Чирок-свистун	—	7	5	—	—	—	—	—
Синьга	—	4	—	—	—	—	—	—
Шилохвость	—	—	16	5	3	—	—	—
Хохлатая черныш	—	—	4	—	6	—	—	—
Лебедь-кликун	—	—	4	4	—	—	—	—
Кряква	—	—	—	5	—	10	—	—
Глухарь	—	—	—	6	—	—	—	—
Чирок-трескунок	—	—	—	—	3	6	—	—
Рябчик	—	—	—	—	21	—	—	—
Тетерев	—	—	—	—	3	—	—	—
Лысуха	—	—	—	—	—	6	—	—
Серый журавль	—	—	—	—	—	5	—	—
Серая ворона	—	—	—	—	—	8	5	—
Грач	—	—	—	—	—	—	34	19
Серый гусь	—	—	—	—	—	—	4	6
Серебристая чайка	—	—	—	—	—	—	5	—
Полевой жаворонок	—	—	—	—	—	—	4	14
Красноголовый нырок	—	—	—	—	—	—	—	4
Сорока	—	—	—	—	—	—	—	4

рины), и лишь на юге, начиная с подтаежных лесов, среди них встречаются синантропы и птицы связанные с агроценозами (врановые, полевой жаворонок). Это отражает большую антропогенную трансформацию ландшафтов южной части равнины.

Плотность населения

Известно, что плотность и разнообразие животного населения убывают от экватора к полюсам, в связи с уменьшением теплообеспеченности [24—27]. Суммарное обилие птиц на Западно-Сибирской равнине в первой половине лета уменьшается к северу до средней тайги, затем увеличивается в северной тайге и вновь уменьшается в лесотундре и тундре (табл. 3). Нарушение общей тенденции к уменьшению плотности населения к северу связано с лучшей прогреваемостью земной повер-

хности при разрежении древостоя, а потом и исчезновении полога темнохвойных пород и с увеличением продолжительности светового дня. Поэтому от северной тайги до тундр включительно значения выше, чем для средней тайги. На суходолах некоторое увеличение отмечено, кроме того, в тундре. На внепойменных болотах суммарное обилие птиц убывает вплоть до южной тайги, а потом увеличивается до лесотундровых редколесий и вновь снижается в тундрах. Это связано не с теплообеспеченностью территории, а с трофностью болот, которая сначала уменьшается от низинных евтрофных болот на юге к преимущественно верховым олиготрофным в южной тайге, а затем к северу нарастает по мере увеличения гетеротрофности болот. Подобный инвертированный тип изменения плотности населения к северу ранее зарегистрирован на болотах Финляндии [28]. Отмеченное снижение обилия птиц на тунд-

Плотность населения птиц Западно-Сибирской равнины, первая половина лета 1959—1991 гг., особей/км², на реках — особей/10 км береговой линии

Зона, подзона	Всего	Суходо- лы	Внепой- менные болота	Поймы (в тун- дровой зоне — прибре- жная часть заливов)	Посел- ки, го- рода	Озера	Реки
Тундра	344	372	317	109	441	123	94
Лесотундровые редколесья	362	349	472	670	346	66	47
Лесная зона	369	369	295	852	1850	267	68
Северная тайга	431	386	468	1018	334	432	46
Средняя тайга	294	306	166	808	772	118	41
Южная тайга	357	412	146	756	1745	267	109
Подтаежные леса	454	430	367	1327	3039	246	139
Лесостепь	501	440	982	953	2611	425	124
Степь	508	500	1266	—	1326	623	158
В с е г о	383	383	308	840	2067	259	74

ровых болотах не достоверно и связано, видимо, с недостаточностью материала. В поймах крупных рек — Оби и Иртыша — уменьшение к северу прослеживается лишь в виде общей тенденции, нарушаемой влиянием предгнездового пролета. В городах и поселках изменения обусловлены их размерами и давностью основания, но в среднем по северной половине значения ниже, чем в южной части, где города и поселки крупнее и, как правило, существуют более продолжительное время. Для озер тенденция уменьшения плотности населения к северу прослеживается четче. Для рек можно отметить, что в целом от степи до южной тайги птиц больше, чем севернее, хотя в тундровой зоне отмечено увеличение их обилия.

Внутри зон и подзон максимальная плотность населения птиц чаще всего свойственна городам и поселкам (в среднем около 2000 особей/км²). Почти в 2,5 раза менее плотно заселены птицами поймы крупных рек и примерно в 5—7 раз — суходолы и внепойменные болота. Меньше всего птиц на озерах. В степи на богатых займищных тростниковых болотах обилие птиц — почти как в городах и поселках этой зоны, а на суходолах и озерах — в 2—2,5 раза меньше.

В лесостепной зоне на болотах и в поймах птиц примерно в 2,5 раза, а на суходолах и озерах — почти в 6

раз меньше, чем на селитебных территориях. В южной тайге и подтаежных лесах птиц вдвое меньше в поймах и еще меньше на суходолах, болотах и озерах.

На всем пространстве от средней тайги до лесотундры максимальное обилие свойственно поймам крупных рек. Следующее по величине значение по средней тайге характерно для поселков, по северной тайге и лесотундровым редколесьям — для болот. Затем показатели убывают в ряду: суходолы — селитебные территории — озера.

Видовое и фоновое богатство

Число всех встреченных и фоновых видов максимально в лесостепи и убывает к югу и северу (табл. 4). Отмеченная тенденция несколько нарушается в подтаежных лесах и лесотундровых редколесьях, где показатели меньше ожидаемых. Это связано с малой площадью этих полос и соответственно меньшими объемами собранного материала. Такие же изменения прослеживаются в целом по зонам, подзонам и для незастроенной суши. В остальных группах ландшафтов тенденция существенно искажена различиями в объемах собранного материала.

Если рассмотреть изменения общего числа встреченных видов по зонам, то максимальные значения,

Видовое и фоновое богатство населения птиц Западно-Сибирской равнины, первая половина лета 1959—1991 гг.

Зона, подзона	Встречено видов/в том числе фоновых						
	Всего	Суходо- лы	Внепой- менные болота	Поймы (в тундровой зоне — прибреж- ная часть заливов)	Поселки, города	Озера	Реки
Тундра	116/41	106/37	70/30	72/17	72/32	61/21	67/19
Лесотундровые редколесья	115/38	100/32	44/32	71/41	45/22	32/15	39/11
Лесная зона	267/74	223/57	201/44	260/89	190/54	104/37	105/13
Северная тайга	183/55	149/42	125/48	86/46	79/21	61/28	67/12
Средняя тайга	214/59	166/46	133/27	161/76	114/35	71/28	56/9
Южная тайга	229/65	164/49	139/25	191/79	158/60	63/34	67/14
Подтаежные леса	187/66	141/54	117/42	146/84	74/40	49/28	46/19
Лесостепь	270/67	221/53	158/72	188/84	176/47	149/48	68/21
Степь	182/45	154/39	112/65	—	62/23	109/61	37/28
Всего	329/81	304/70	255/47	215/93	253/51	181/44	141/22

как правило, свойственны лесной зоне. Отсюда они убывают к северу и югу, хотя в тундре отмечено больше видов, чем в лесотундровых редколесьях. На озерах и в целом по подзонам лесной и другим зонам максимум приходится на лесостепь из-за меньшего сходства видового состава в разных местообитаниях этой зоны. По фоновым видам максимальное богатство свойственно, как правило, лесной зоне. Лишь на болотах и озерах максимальное число встреченных видов приходится на наиболее продуктивные и разнообразные низинные болота и озера лесостепи. Для тундры, по сравнению с лесотундрой, показатели тоже обычно выше.

В целом по равнине наибольшее количество видов встречено на суходолах (304). На болотах и селитебных территориях отмеченных видов меньше почти на 20 %, в поймах — на 40 %, а на озерах и реках — примерно вдвое. Всего на этой территории в первой половине лета зарегистрировано 329 видов птиц. По отдельным зонам и подзонам максимум встреченных видов, как правило, свойствен суходолам; только по лесной зоне в целом, а также в южной тайге и подтаежных лесах — поймам. То же самое характерно и по фоновым видам для равнины в целом и для отдельных зон и подзон.

Только в тундре, где поймы крупных рек большей частью затоплены и представляют собой пресноводные заливы, в них встречено меньше видов, чем на суходолах.

Разнообразие и выровненность

Индексы разнообразия и выровненности Шеннона наиболее велики в целом по лесной зоне и уменьшаются к югу и северу от нее, хотя в тундре отмечено их некоторое увеличение (табл. 5). Внутри лесной зоны максимум приходится на среднюю тайгу. На суходолах наибольшие значения свойственны подтаежным лесам, на внепойменных болотах и озерах — степи. Превышение в тундре, по-видимому, определяется высокой внутренней мозаичностью местообитаний и соответственно большим числом встречающихся видов.

В целом видовое разнообразие и богатство не только сопряжены влаго- и теплообеспеченностью (через продуктивность), но и зависят от ландшафтной неоднородности. В значительной степени они определяются также объемом собранного материала. Последний тоже скоррелирован с ландшафтной неоднородностью и площадью этих зон. Поэтому в поймах и на суходолах максималь-

Индексы разнообразия / выровненности населения птиц Западно-Сибирской равнины, первая половина лета 1959—1991 гг.

Зона, подзона	Всего	Суходолы	Внепой- менные бо- лота	Поймы (в тундровой зоне — прибре- жная часть заливов)	Поселки, города	Озера	Реки
Тундра	3.26/.68	3.17/.68	2.69/.63	2.7/.66	2.77/.65	2.64/.64	3.11/.74
Лесотундровые редко- лесья	3.08/.65	2.96/.64	2.24/.59	2.83/.66	2.33/.61	2.62/.76	2.72/.74
Лесная зона	4.26/.76	3.97/.74	3.48/.66	4.02/.75	1.92/.37	3.23/.72	2.71/.58
Северная тайга	3.55/.68	3.25/.65	3.01/.62	2.82/.63	2.26/.52	2.61/.63	3.18/.76
Средняя тайга	4.05/.75	3.59/.7	3.36/.69	3.91/.77	1.71/.36	3.34/.78	3.68/.67
Южная тайга	4/.74	3.62/.71	3.05/.62	3.82/.73	2.43/.48	3.27/.79	1.95/.46
Подтаежные леса	3.95/.75	3.72/.75	3.22/.68	3.77/.76	1.41/.33	2.86/.74	2.04/.53
Лесостепь	3.83/.68	3.61/.67	3.51/.69	3.98/.76	1.95/.38	3.6/.72	2.83/.67
Степь	2.86/.55	2.69/.53	3.54/.75	—	1.71/.41	3.63/.77	3.01/.83
В с е г о	4.39/.76	4.28/.75	3.58/.65	4.09/.74	2.02/.37	3.7/.71	3.34/.68

ные значения свойственны лесной зоне, на болотах, озерах, в городах и поселках — лесостепной (из-за их более высокой кормности, больших размеров и разнообразия). По рекам отличия в значении случайны, видимо, сказывается недостаток данных.

Фаунистический состав населения

Большую часть населения составляют представители сибирского, европейского и арктического типов фауны, а также транспалеаркты (табл. 6). По числу видов преобладают европейские птицы, несколько меньше транспалеарктов и сибирских, еще меньше арктических. Доля

последних по количеству особей максимальна в тундрах и существенно меньше в лесотундре и северной тайге. Далее к югу участие арктических птиц резко сокращается, хотя в лесостепи в результате предгнездового пролета отмечается некоторое их увеличение. Доля особей, относящихся к сибирскому (таежному) типу фауны, больше всего в северной тайге и лесотундре, а к северу и югу она убывает. Участие европейского типа фауны максимально в подтаежных лесах и почти однозначно уменьшается к северу и югу. Доля транспалеарктов максимальна в степи.

Таким образом, лесная зона фаунистически разбивается по птицам на 2 части. Население северной тай-

Таблица 6

Фаунистический состав населения птиц Западно-Сибирской равнины по особям / видам, первая половина лета 1959—1991 гг., %

Зона, подзона	Тип фауны				
	Арктиче- ский	Сибир- ский	Евро- пейский	Транспале- арктический	Прочие
Тундра	56/37	13/24	8/9	20/27	3/3
Лесотундровые редколесья	9/21	45/37	14/10	30/28	2/4
Лесная зона	5/11	41/24	25/25	23/26	6/14
Северная тайга	11/14	46/29	10/19	30/31	3/7
Средняя тайга	2/12	42/27	26/23	20/31	10/7
Южная тайга	0.03/6	40/24	34/26	15/29	11/15
Подтаежные леса	0.08/5	20/19	50/32	23/32	7/12
Лесостепь	5/10	8/19	40/28	39/25	8/18
Степь	0.5/7	0.5/8	15/29	66/32	18/24
В с е г о	14/14	29/20	22/25	28/21	7/20

ги ближе к лесотундровому и тундровому. Более южная часть объединяется через переходные лесные сообщества лесостепи в единую группировку с остальным населением лесостепи и степной зоны.

Классификация населения

В полном виде классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины не может быть помещена здесь из-за ограниченности объема сообщения. Прежде всего в ней отражены отличия 3 систем населения: незастроенной и застроенной суши и водно-околоводных сообществ. Отличия этих систем, таким образом, вызваны разницей сред обитания — водной и суши. На суше, кроме того, весьма значима застроенность как результат существенного нарушения ландшафта и появление в значительном количестве кормов антропогенного происхождения.

Внутри этих систем четко проявляется зональность, хотя иерархия границ в населении птиц не совпадает с таковой на геоботанических и ландшафтных картах, а также в разных системах населения. На карте растительности выделено 3 зоны: тундровая, бореальная (лесная) и степная, а на ландшафтной — тундровая, лесотундровая, лесная, лесостепная и степная [29], т.е. выделяются 2 переходные зоны — лесотундровая, которая геоботаниками делится между тундровой и лесной, и лесостепная, относимая ими в качестве подзоны целиком к степной зоне.

По населению птиц в каждой из систем выделяется по 2 надтиповых группировки ранга зон — северная и срединная. Если в анализе присутствуют полупустыни и пустыни, то их население дает еще одну группировку — южную [30]. Граница северной и срединной группировок на незастроенной суше проходит между северной и средней тайгой. На застроенной суше она смещена к северу по крупным северотаежным при-

речным селам, население которых устойчиво ближе к сообществам более южных селитебных и промышленных территорий. Кроме того, следует отметить, что тундровые поселки почти не заселены синантропными видами и поэтому относятся к населению систем незастроенной суши. В водно-околоводных сообществах граница северной и срединной группировки проходит между лесотундрой и северной тайгой, т.е. на подзону смещена к северу.

Надтиповые группировки делятся на типы населения. Они с большей или меньшей определенностью выявляются при первом разбиении. На незастроенной суше их 8, в том числе 5 зональных (тундровый, лесотундровый, лесной, лесостепной и степной) и 3 аazonально-интразональных (луговой, верхово-болотный и население птиц лесостепных черных паров). Таким образом, на незастроенной суше отличия типов населения птиц связаны с зональной растительностью (включая антропогенные сообщества незастроенных территорий) и с аazonально-интразональными отклонениями в случае существенных отличий в продуктивности — как в сторону естественного увеличения (в пойменных лугах и на евтрофных болотах), так и значительного, иногда антропогенного, уменьшения (на верховых болотах и черных парах).

В тундровый тип населения входят сообщества птиц всех арктических и северных субарктических местообитаний. Подобное население проникает в тундровые поселки и к югу по низко- и редкокустарниковым местообитаниям южной субарктической тундры, а также по открытым лесотундровым болотам и бугристым болотам полосы северотаежных редкостойных лесов.

Лесотундровый тип представлен населением облесенных, полуоблесенных и с высокими кустарниками местообитаний лесотундры и полосы южных кустарниковых субарктических тундр, а также открытых пой-

Информативность природно-антропогенных режимов по таксонам классификации населения птиц Западно-Сибирской равнины, первая половина лета 1936, 1938 и 1959—1993 гг.

Таксон	Учетная дисперсия, %			
	средняя (по восьми выборкам), ± ошибка, сложные %	интервал при 95 % уровне доверия	накопленная (по одной выборке)	
			всего	приращение
Система	6 ± 7	5—7	5	—
Надтип	20 ± 6	18—22	20	15
Тип	32 ± 4	29—35	32	12
Подтип	30 ± 4	28—33	34	2
Класс	30 ± 4	27—32	38	4
Подкласс	19 ± 5	17—21	40	2
Род	19 ± 5	17—21	40	0
В с е г о	45 ± 3	42—48	40	—

менных сообществ лесотундры. Проникают сообщества этого типа к югу почти по всем естественным ландшафтам суши северной тайги, кроме буржистых болот.

В лесной тип входят сообщества птиц всех лесов от средней тайги до степной зоны включительно. Аналогичное население проникает на зарастающие вырубki, гари, шелкопрядники, поля-перелески лесной зоны, облесенные низинные болота и рослые рямы вплоть до лесостепи. Лесостепной тип населения образуют орнитокомплексы внепойменных лугов и полей в сочетании с кустарниками и перелесками и луговых степей лесостепной и степной зон.

Степной тип сформирован населением птиц настоящих степей и сельскохозяйственных угодий степной зоны.

Луговой тип — это сообщества птиц пойменных лугов в сочетании с кустарниками и зарастающими сорами. Население этого типа проникает на открытые, закустаренные и тростниковые болота (в том числе внепойменные) от средней тайги до степи и заросшие тростником озера, дельты и мелководья рек лесостепи и степи. Остальные 2 типа орнитокомплексов незастроенной суши включают сообщества в точном соответствии с их названием (верховых болот средней и южной тайги и черных лесостепных паров).

На застроенной суше отмечено лишь 4 типа населения (лесотундро-

вый, срединный и 2 рудеральных). В водно-околоводных сообществах прослеживается деление на типы в связи с зональностью и размером акватории, а в срединной группировке — в связи со степенью проточности.

Деление на подтипы, классы, подклассы и роды населения во всей совокупности связано в различных сочетаниях с зональностью (подзональностью), характером застройки и растительности (тундровой и лугово-болотной), поемностью и увлажнением, трофностью болот, облесенностью, составом лесобразующих пород, вырубкой и распашкой, влиянием выпаса скота, размерами акватории, соленостью озер, их укрытостью и степенью зарастания.

Средняя информативность классификации при 8-кратной равномерно-случайной выборке в 100 проб из всех вариантов с учетом соотношения площади местообитаний, вошедших в наименьшие таксоны классификации, составляет 45 (±2 %) % дисперсии (здесь и далее ошибка дается в сложных процентах). Сравнительно низкая информативность объясняется концептуальным характером классификации, а также тем, что составлена она в основном при анализе усредненных материалов, в то время как аппроксимация относится к неусредненным данным с индивидуальными отличиями проб. Наиболее информативно деление совокупности на типы населения

ТИПЫ НАСЕЛЕНИЯ

НЕЗАСТРОЕННОЙ СУШИ

ВОДНО-ОКОЛОВодНЫЕ

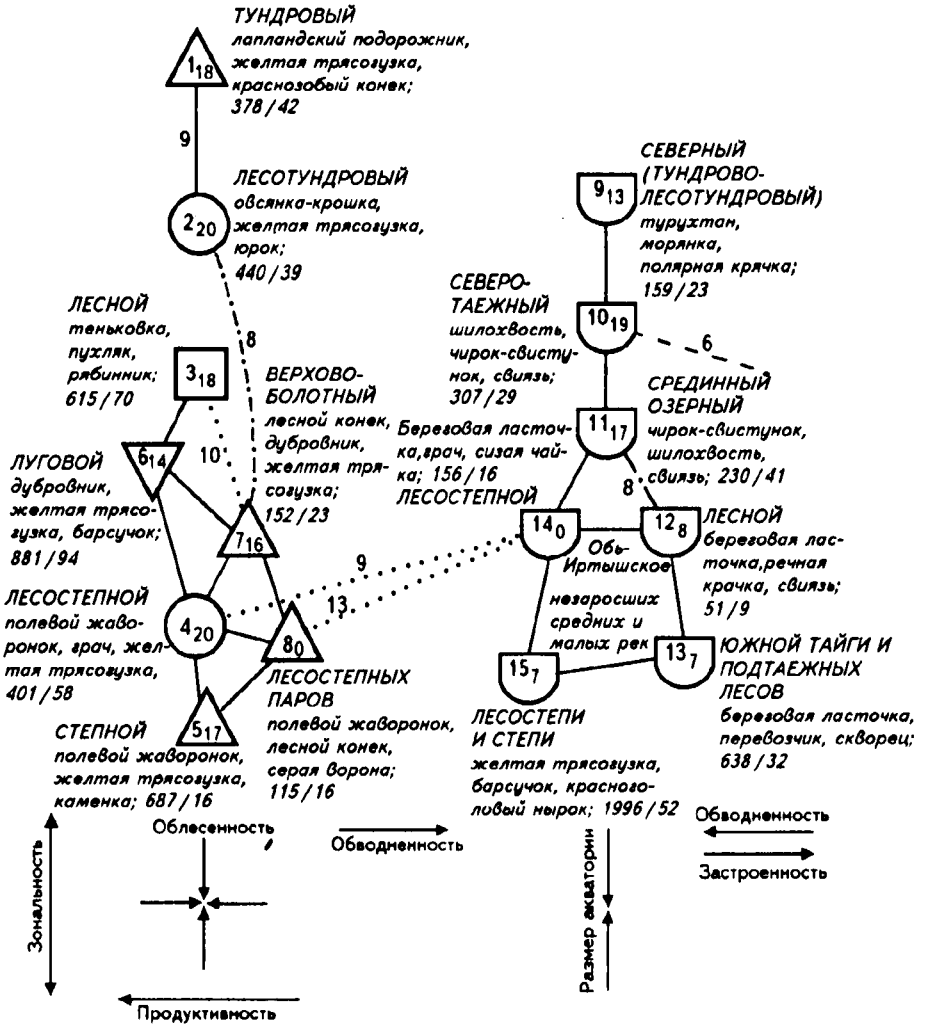


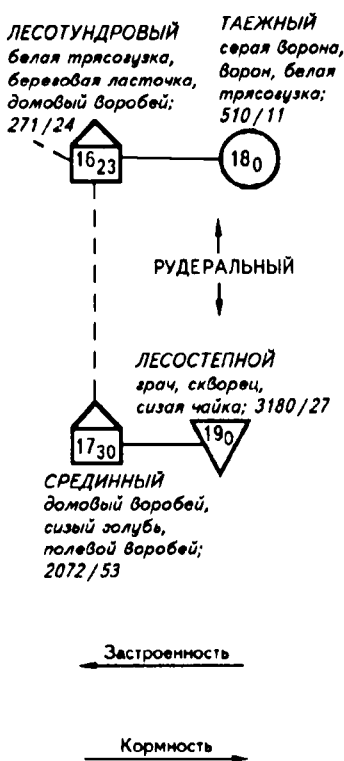
Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (на уровне типов). Первая половина лета 1936—1993 гг.

На рисунке цифрами показаны номера типов населения, составленные вариантами сообществ, в квадратах — лесных формаций, в кружках — местообитаний, где чередуются участки лесов и открытых пространств, в треугольниках вершиной вверх — обедненных по продуктивности открытых территорий, вершиной вниз — таких же богатых местообитаний, усеченным кругом — водоемов и водотоков, "домиком" — застроенных территорий. Индексом у номера типа показано среднее сходство проб, вошедших в данный тип. Рядом приводятся первые 3 лидирующих по численности вида и название типа населения. Схема иллюстрирует основные отличия в орнитокомплексах в связи с факторами среды. Направления изменений сообществ и факторов показаны стрелками в нижней части рисунка. Они отражают лишь общие тенденции по доминирующему составу типов. Схема составлена в обратном масштабе: чем больше сходство между типами, тем меньше расстояние между центрами квадратов, кружков (и т.д.). Прерывистой чертой обозначены запороговые связи, пунктиром — связи, изображенные вне масштаба, пунктиром с точкой — запороговые и внемащтабные связи одновременно. В этих случаях и у связи первого и второго типов приводится их сходство.

(табл. 7). Значения убывают от типа к большим и меньшим по рангу таксонам. Наименьшая информативность свойственна делению на системы, подклассы и роды. Приращение информативности при их использовании невелико из-за скоррелиро-

ванности природно-антропогенных режимов, объясняющих и определяющих сходство населения таксонов, низкого сходства вариантов населения внутри них или, наконец, малой их представительности — как в случае с выделением рода населения.

ЗАСТРОЕННОЙ СУШИ



Пространственно-типологическая структура населения

На графе пространственно-типологической структуры населения птиц на уровне типов (порог значимости сходства 8,5 единиц) четко видны системы населения, а по ослаблению сходства орнитокомплексов ландшафтов суши, кроме того — деление на надтиповые группировки (рис. 2). В системе населения птиц незастроенной суши заметно отсутствие значимого сходства как между надтиповыми группировками, так и между лесным и ле-

сослепным типами, что связано с усреднением не только характерных для типа, но и переходных местобитаний — северотаежных, лесостепных и пойменных лесов. Связь лесного и лугового типов населения определяется, в основном, видами открытых пространств, проникающими в пойменные леса по луговым включениям, а лесного и верховоболотного — за счет лесных видов, встречающихся в низкорослых сосновых рядах.

В сообществах птиц зональных типов прослеживается уменьшение плотности населения к северу и югу от лесного типа, но для степного отмечено более высокое суммарное обилие, чем для лесостепного. Для азонально-интразональных типов показатели выше, чем в зональных, при увеличении продуктивности и ниже при уменьшении. Количество фоновых видов изменяется так же, но без отклонения в степном типе. Судя по схеме, основные тренды населения связаны прежде всего с застройностью, обводненностью, зональностью, продуктивностью (кормностью) и облесенностью. Связь между надтиповыми группировками хотя и выше порога, но в значительной степени случайна и малоинформативна. Информативность структурных представлений — 38 (± 4 %) % дисперсии.

На уровне подтипов пространственно-типологическая структура по незастроенной суши также иллюстрирует деление на группировки в связи с зональностью (подзональностью), облесенностью, увлажнением, распашкой и с заливанием тальми водами (как в пойме, так и в водосборных понижениях междуречий). Подтипы одного типа расположены на графе рядом, но не всегда имеют непосредственную значимую связь и нередко теснее связаны с подтипами других типов. Это определяется тем, что подтипы одного типа обычно представляют собой характерные и отклоняющиеся варианты, при этом все переходные

стадии входят в разные подтипы и при усреднении связь теряется. В других случаях при усреднении возрастает сходство подтипов разных типов за счет отдельных нетипичных проб с высокой плотностью населения. В таких спорных, пограничных случаях мы отдавали предпочтение сходству не по средним, а по числу неусредненных проб.

На застроенной суше на уровне подтипов (причем один из них делится на классы) так же, как и в ранге типа, четко прослеживается деление на надтиповые группировки и тренды, связанные с зональностью, характером застройки и рекреацией. В водно-околоводных сообществах, обладающих невысоким и близким по значению сходством, четких трендов на уровне подтипов не прослеживается, так же, как и на уровне классов во всех системах.

Пространственно-типологическая организация населения

Все выявленные при классификации факторы (за исключением частных) были заданы для индивидуальной оценки силы и общности связи их с неоднородностью населения, отраженной матрицей коэффициентов сходства. Наибольшие значения информативности свойственны облесенности (табл. 8). Второе и третье места занимают состав лесобразующих пород и зональность (подзональность). Первый из этих факторов сильно скоррелирован с облесенностью (приращение составляет всего 4 % дисперсии). Меньше информативность увлажнения (обводненности), мезорельефа продуктивности биоценозов (кормности) и антропогенного влияния, в том числе распашки. Их еще можно считать значимыми факторами. Влияние остальных — на уровне информационного шума. Все перечисленные факторы совместно учитывают 49 (± 2 %) % дисперсии, а вместе с природными и антропогенными режимами таксонов

классификации система аппроксимирует 59 (± 2 %) % дисперсии населения птиц.

По сравнению с прежними расчетами по типологической выборке (без арктических тундр) [31] и при равномерно-случайной подборке с учетом площади местообитаний обращает на себя внимание резкое снижение силы и общности связи неоднородности населения и ряда факторов среды. В частности, по застроенности оценка уменьшилась в 20 раз. Это связано с тем, что проб по городам и поселкам собрано значительно больше, чем доля их площади. Почти в 11 раз меньше сила и общность связи с продуктивностью биоценозов (кормностью). Причина различия в том, что в доминирующей по площади лесной зоне и, соответственно, в рандомизированной подборке преобладают сообщества со средней продуктивностью. Максимум дисперсии коэффициентов общности аппроксимируется при равной доле проб в двух градациях признака среды. Поэтому как уменьшение, так и увеличение их числа в одной из градаций фактора приводит к снижению оценки значимости его в неоднородности населения. Увеличение информативности прослеживается по зональности (подзональности) и облесенности (в 1,5—2 раза). Оценки связи их с неоднородностью орнитокомплексов приближаются к таковым по лесной зоне, что связано с доминированием ее по площади. Отмечается также некоторое снижение информативности всей системы факторов и режимов (примерно на 13 сложных процентов)

Таким образом, оценки силы и общности связи при типологической (районированной) и рандомизированной подборке существенно отличаются, но не следует забывать, что первая из них дает лучший результат при прогнозировании, учитывая все значимые отличия, независимо от площади, занимаемой различными местообитаниями. Равномерно-

Оценка силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения птиц Западно-Сибирской равнины, первая половина лета 1936, 1938 и 1959—1993 гг., по восьми выборкам

Фактор, режим	Средняя учетная дисперсия, % ± ошибка, сложные %	Интервал при 95 % уровне доверия
Облесенность	27 ± 5	24—29
Состав лесообразующих пород	25 ± 6	22—28
Зональность, подзональность	22 ± 3	21—23
Увлажнение, обводненность	9 ± 11	7—11
Мезорельеф	5 ± 13	3—6
Продуктивность, кормность	3 ± 11	2—4
Антропогенное влияние	3 ± 14	2—4
В том числе:		
распашка	3 ± 14	2—3
застроенность	0,7 ± 31	0,2—1
Провинциальность	0,9 ± 18	0,6—1
В с е г о факторы	49 ± 2	47—52
В с е г о режимы	45 ± 3	42—48
В с е г о факторы и режимы	59 ± 2	56—62

случайная выборка корректнее отражает влияние факторов в среднем по всей территории.

Принципы формирования населения

Анализ собранных материалов и сопоставление результатов аналогичного исследования других групп животных позволили сформулировать общие принципы и правила формирования животного населения [32]. Пространственно-типологическая структура и организация сообществ на одной и той же территории не одинаковы для различных таксономических групп животных, так как зависят не только от представленности набора значимых факторов в данной местности, но и от специфики экологических требований видов.

Сопоставление выявленных структур можно проводить по набору и значимости структурообразующих факторов, основным трендам и по инвариантным блокам. Это позволяет обобщать частные и формировать общие представления о пространственной неоднородности животного

населения более широких систематических групп. Результатом анализа структурных представлений могут быть принципы и правила формирования животного населения. Они, с одной стороны, представляют собой способ организации материала, который соответствует анализу структур, способствуют формированию обобщенных представлений и имеют иллюстративную ценность. С другой стороны, они характеризуют причины и последовательность территориальных изменений животного населения. Излагаемые ниже принципы и правила сформулированы при обобщенном описании сообществ птиц, мелких млекопитающих, земноводных и муравьев Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной страны. Сведения о муравьях заимствованы из публикаций [33, 34]. Некоторые из принципов и правил сформулированы ранее другими исследователями вне связи с пространственно-типологической структурой животного населения. Нами лишь прослежена их роль в формировании населения. Эти известные ранее принципы перефразированы в случае влияния их при формировании сообществ.

Принципы и правила могут быть разделены на 2 группы: зоологические (свойственные видам) и зоогеографические (относящиеся к сообществам). Принципы являются основными, а правила представляют собой следствия их проявления.

Зоологические принципы и правила

Принцип предпочтения (толерантности; Шелфорд, 1913: по Э. Пианка [35]). Животные адаптированы к определенным условиям среды, которые могут рассматриваться как предпочитаемый ими ресурс.

Принцип обеднения — обогащения (Либих, 1840: по Э. Пианка [35]). С уменьшением лимитирующего ресурса численность животных убывает, с увеличением — возрастает.

Принцип неполного использования ресурса. Ресурс всегда недоиспользуется. Накопление доступного ресурса, как правило, обгоняет расселение животных.

Правило независимого замещения. Животные, предпочитающие разные ресурсы, замещают друг друга по мере смены одного ресурса другим.

Правило зависимого замещения. Животные, предпочитающие сходные условия, замещают друг друга по мере уменьшения численности одного из них.

Правило смены местообитаний [36]. При изменении условий животные меняют местообитания, обеспечивая стабильность наиболее значимых для них параметров среды.

Зоогеографические принципы и правила

Типологический принцип. В сходных условиях среды формируются сходные комплексы животных.

Хорологический принцип. Население животных испытывает влияние условий среды смежных территорий, хотя сила его может быть различна.

Принцип континуальности [37]. Изменения животного населения могут быть более постепенными, чем изменения среды.

Принцип дискретности. На фоне постепенных изменений среды могут проследиваться более резкие отличия животного населения.

Правило максимальной контрастности. В проективном пространстве максимальные отличия животного населения прослеживаются между водными и наземными сообществами, причем на суше не менее четко видна специфика населения застроенных и незастроенных территорий.

Правило сопряженности основных градиентов. Градиенты животного населения определяются в основном отличиями в доступной животным продукции, экологическом разнообразии и качественной специфике местообитаний. В первом случае они сопровождаются преимущественно изменением плотности населения, во втором — числа видов, в третьем — состава. В целом изменения среды приводят к изменчивости облика населения.

Правило повторяемости. Основные территориальные изменения животного населения в пределах географически сопоставимых участков земной поверхности (зон, подзон, поясов, провинций) аппроксимируются инвариантными факторами окружающей среды или их сочетаниями.

Правило локальной оптимальности. Локальные наиболее благоприятные местообитания занимаются животными с более высоким обилием, чем такие же местообитания в случае их субоптимальности.

Пользуясь сформулированными принципами, можно отметить, что пространственно-типологическая изменчивость облика населения птиц связана в основном с независимым замещением видов и в меньшей степени — с обеднением-обогащением населения. У мелких млекопитающих формирование сообществ идет по принципу обеднения-обогащения

и меньше определяется зависимым и независимым замещением. У земноводных доминирует обеднение-обогащение населения. Изменения сообществ муравьев, как правило, связано с зависимым замещением, сменной местообитаний и обеднением в широких, надолго и часто заливаемых поймах и в северной тайге. Остальные принципы и правила организации свойственны всем упомяну-

тым группам животных. Повторяемость и влияние типологического сходства четче всего прослеживаются в населении птиц. Сообщества мелких млекопитающих испытывают большее влияние хорологического сходства. Исследования, послужившие основой данной публикации, частично финансированы по государственной научно-технической программе "Биологическое разнообразие".

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю.С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, 1984.
2. D.W. Haune, *J. Wildl. Manag.*, 1949, 13: 2, 145—157.
3. Ю.С. Равкин, Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае, Новосибирск, 1967, 66—75.
4. Р.Л. Наумов, *Орнитология*, 1960, 3, 200—211.
5. Р.Л. Наумов, Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге, М., 1968, 76—100.
6. В.В. Кучерук, Ю.В. Ковалевский, А.Г. Сурбанос, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1975, 80: 1, 52—64.
7. В.Ф. Рябов, Авифауна степей Северного Казахстана, М., Наука, 1982.
8. О.В. Бурский, А.А. Вахрушев, Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность, М., Наука, 1983, 106—167.
9. Н.Н. Данилов, В.Н. Рыжановский, В.К. Рябицев, Птицы Ямала, М., Наука, 1984.
10. К.В. Торопов, С.М. Цыбулин, В.Г. Ивлиев, Миграции птиц в Азии, Новосибирск, Наука, 1986, 225—234.
11. В.С. Стопалов, Там же, 235—241.
12. Н.А. Козлов, Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения), Новосибирск, Наука, 1988.
13. В.К. Рябицев, Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике, Екатеринбург, Наука, 1993.
14. В.А. Трофимов, Ю.С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113—115.
15. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38, 69—130.
16. Р.Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
17. Ю.С. Равкин, И.В. Лукьянова, География позвоночных южной тайги Западной Сибири, Новосибирск, Наука, 1976.
18. Ю.С. Равкин, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, 1978.
19. Л.Г. Вартапетов, Птицы таежных междуречий Западной Сибири, Новосибирск, Наука, 1984.
20. Ю.С. Равкин, С.П. Гуреев, И.В. Покровская и др., Пространственная динамика животного населения, Новосибирск, Наука, 1985.
21. Растительность Западно-Сибирской равнины. 1:1 500 000, ГУГК, 1976.
22. П.В. Терентьев, *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.*, 1959, 9, 137—141.
23. Ю.П. Воронов, Районированные выборки в социологии, Новосибирск, 1960.
24. Н.А. Гладков, Проблемы зоогеографии суши, Львов, 1958, 57—63.
25. Ф. Дарлингтон, Зоогеография, М., Прогресс, 1966.
26. Ю.Г. Пузаченко, *Орнитология*, М., 1967, 8, 109—122.
27. Ю.И. Чернов, Природная зональность и животный мир суши, М., Мысль, 1975.
28. O. Järvinen, L. Sammalisto, *Ann. Zool. Fennici*, 1976, 13, 31—43.
29. В.М. Чупахин, Основы ландшафтоведения, М., Агропромиздат, 1987.
30. Ю.С. Равкин, Л.Г. Вартапетов, С.П. Миловидов и др., Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, Минск: Наука і тэхніка, 1991, 1, 133—134.
31. Ю.С. Равкин, Л.Г. Вартапетов, С.П. Миловидов и др., Орнитологические проблемы Сибири. Тез. докл., Барнаул, 1991, 34—36.
32. Ю.С. Равкин, Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная зоогеография, М., Наука, 1991, 47—58.
33. Л.В. Омельченко, З.А. Жигульская, VII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Тез. докл., М., 1979, 153—156.

34. Л.В. Омельченко, З.А. Жигульская, Проблемы почвенной зоологии. VII Всесоюзная почвенно-зоогеографическая конференция, Киев, 1981, 155—158.
35. Э. Пианка, Эволюционная экология, М., Мир, 1981.
36. Г.Я. Бей-Биенко, *Журн. общ. биологии*, 1966, 27: 1, 5—21.
37. Л.Г. Раменский, Дневник XII съезда Русских естествоиспытателей и врачей. Отделение II, М., 1910, 9, 389—390.