

УДК 591.9:598.2

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© 2024 г. Л. Г. Вартапетов^{а,*}, А. А. Романов^{б,**}, Е. В. Шемякин^{с,***}

^аИнститут систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

^бМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^сИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677980 Россия

*e-mail: lvartapetov@yandex.ru

**e-mail: putorana05@mail.ru

***e-mail: shemyakine@mail.ru

Поступила в редакцию 23.12.2023 г.

После доработки 01.03.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

На основе обширных сведений по численности и распределению птиц, полученных в ходе маршрутных учетов за последние 60 лет, рассматривается классификация населения птиц Средней Сибири на уровне типов. Определена зональная и ландшафтно-биотопическая специфика выделенных типов орнитокомплексов. Основные направления территориальных изменений населения птиц определяются облесенностью и обводненностью в сочетании с широтной зональностью. Менее значимые различия орнитокомплексов связаны с высотной поясностью и застройенностью. Установлены основные природные и антропогенные факторы и иерархия их значимости для пространственной дифференциации населения птиц. Определена региональная специфика пространственной организации населения птиц Средней Сибири по сравнению с Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинами.

Ключевые слова: классификация, пространственно-типологическая структура, пространственная организация населения птиц, природные и антропогенные факторы, Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины

DOI: 10.31857/S0044513424050069, EDN: UROZGS

Представленные результаты позволяют изучить пространственную организацию населения птиц обширных территорий России, обычно в ранге природно-географических областей (физико-географических стран). Пространственная организация населения птиц рассматривается как совместный анализ классификации орнитокомплексов, их пространственно-типологической структуры и влияния факторов среды и их сочетаний на формирование сообществ птиц. Такой обобщенный анализ ранее был выполнен для населения Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (Равкин, Равкин, 2005). Население и фауна птиц Средней Сибири, в связи с ее громадными размерами, удаленностью и труднодоступностью многих глубинных районов, до недавнего времени оставались недостаточно изученными. Результаты наших исследований населения птиц в отдельных наименее обследованных таежных районах Якутии на Лено-Алданском и Вилюйском плато, а также в долине средней Лены частично опубликованы

(Вартапетов, Гермогенов, 2013; Вартапетов, Ларионов, 2014; Вартапетов и др., 2016; Романов и др., 2022). Кроме того, появились новые публикации других авторов, в том числе монографии, с характеристиками населения птиц Таймыра (Литвинов, Чупин, 2018), гор Азиатской Субарктики (Романов, 2013), лесостепи Средней Сибири (Жуков, 2006), Эвенкии (Рогачева и др., 2008), техногенных ландшафтов Южного Прибайкалья (Саловаров, Кузнецова, 2005).

На основе объединения ранее и вновь собранных, в том числе опубликованных, данных по численности и ландшафтно-биотопическому распределению птиц была составлена современная классификация населения птиц Средней Сибири, получены наиболее общие представления о территориальной неоднородности их сообществ и установлены основные факторы среды, определяющие формирование орнитокомплексов (Вартапетов и др., 2018, 2019). Несмотря на значительное увеличение анализируемой выборки за счет вновь

собранных и частично опубликованных материалов, эти результаты оказались в основном сходными с ранее опубликованными (Вартапетов и др., 2006), но отличаются от них лишь несколько большей детализацией. Кроме того, результаты анализа пространственно-типологической структуры населения птиц и воздействия на него природных и антропогенных факторов ранее не были опубликованы. Это дало нам основания для наиболее полного выявления пространственной организации населения птиц Средней Сибири на современном этапе исследований, что стало основной целью этой работы. Для ее достижения решались следующие задачи.

1. Определить основные особенности дифференциации типов населения птиц на основе ранее полученной их классификации.

2. На основе оценок сходства типов населения птиц выявить его пространственно-типологическую структуру и установить основные тренды территориальных изменений орнитокомплексов. Охарактеризовать территориальные изменения основных параметров населения (плотность, видовое богатство и преобладающие виды) в пределах установленных трендов.

3. Оценить воздействие природных и антропогенных факторов и их сочетаний на формирование населения птиц.

4. Установить региональную специфику пространственной организации населения птиц Средней Сибири при сопоставлении с аналогичными результатами, полученными ранее для Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объединение полученных авторами ранее, вновь собранных и литературных данных позволило существенно увеличить объем и представительность выборки, использованной для анализа. Обследованы все природные зоны и их подзоны, а также высотные пояса Средней Сибири. Среди прочих местообитаний рассматриваются: (а) наземные естественно-природные местообитания (не затронутые существенной деятельностью человека), называемые в дальнейшем природными, и (б) обрабатываемые поля, включенные в действующий севооборот и называемые в дальнейшем полевыми. По сравнению с ранее проанализированными данными (Вартапетов и др., 2006), протяженность учетных маршрутов возросла с 7 до 11 тыс. км, а число обследованных биотопов — с 420 до 663. Таким образом, приращение объема анализированных материалов превысило 50%. Птиц учитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах, без ограничения дальности обнаружения, с раздельным интервальным пересчетом на площадь по группам заметно-

сти и средним значениям дальности обнаружения (Равкин, Ливанов, 2008). Учетные работы выполняли в 1958–2017 гг. в первой половине “летнего сезона” с 16 мая по 15 июля — во время завершения миграций птиц и их гнездования. В связи с фенологическими различиями в северной тайге, лесотундре и тундре учеты начинались не ранее 1 июня. Птиц учитывали чаще всего с полумесячной или месячной повторностью на маршрутах протяженностью не менее 15 км в каждом биотопе, а результаты усредняли за указанные периоды наблюдений. Если учеты в одних и тех же биотопах проводили в течение нескольких лет (2–4 года), их результаты также усредняли. Наборы рассчитанных таким образом видовых показателей обилия для каждого местообитания рассматривали как варианты населения.

Для составления классификационной схемы орнитокомплексов использован метод автоматической классификации, который подразделяет множество рассматриваемых объектов (вариантов населения) на незаданное число групп (типов) по их максимальному сходству друг с другом (Трофимов, 1978). Сходство оценивалось с применением коэффициента Жаккара в модификации Наумова (1964) для количественных признаков. Пространственно-типологическая структура населения птиц продемонстрирована в виде графа наибольшего сходства выделенных типов орнитокомплексов и ориентации этого графа в факторном пространстве (Равкин, Ливанов, 2008). Оценка силы связи факторов среды с пространственной неоднородностью населения птиц проведена с помощью линейной качественной аппроксимации по выделенным грациям факторов (Равкин и др., 1978). Границы природных областей, природных зон и подзон, а также средние температуры воздуха заимствованы в “Атласе СССР” (1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Классификационная схема населения птиц

Схема приводится только на уровне типов населения, которые использованы для решения поставленных задач. В наиболее полном виде классификационная схема опубликована ранее (Вартапетов и др., 2018). Для каждого типа населения указаны 5 наиболее многочисленных видов и их доля в суммарном обилии птиц, а также плотность населения (особей/км²) / число встреченных видов (видовое богатство).

1. Арктический тундровый тип населения арктических тундр и полярных пустынь, с проникновением в подзону типичных тундр по каменистым тундрам и щебнистым россыпям; лидируют по обилию (%): пуночка (*Plectrophenax nivalis* (L.)) и лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (L.)) — по 14,

краснозобик (*Calidris ferruginea* (Pontoppidan)) – 11, кулик-воробей (*Calidris minuta* (Leisler)) – 9, рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (L.)) – 7; плотность населения 58 особей/км² / число (58) встречаемых видов. Далее характеристики типов населения птиц приводятся в том же порядке, но без наименований показателей.

2. Субарктический равнинно-тундровый тип населения равнинных тундр, за исключением каменистых, болот и ивняков от подзоны типичных тундр до лесотундровой зоны: лапландский подорожник – 28, белая куропатка (*Lagopus lagopus* (L.)) – 8, турухтан (*Philomachus pugnax* (L.)) – 5, кулик-воробей и бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva* (J.F. Gmelin)) – по 4; 281/74.

3. Горно-тундровый тип населения горных тундр, включая участки лиственничных редколесий и каменистых россыпей в гольцовом и частично – в подгольцовом поясе в пределах северной тайги: гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall)) – 34, хрустан (*Eudromias morinellus* (L.)) – 15, обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* (L.)) – 11, каменка (*Oenanthe oenanthe* (L.)) – 10, краснозобый конек (*Anthus cervinus* (Pallas)) – 9; 52/38.

4. Редколесный тип населения редин, редколесий и редкостойных лесов от лесотундры до средней тайги, в том числе в лесном и подгольцовом поясах, включая северотаежные и среднетаежные мари и болота: овсянка-крошка (*Ocyris pusillus* (Pallas)) – 20, обыкновенная чечетка – 12, пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (J.H. Blasius)) и пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth)) – по 9, юрок (*Fringilla montifringilla* L.) – 6; 307/170.

5. Северный лесной тип населения лесных ландшафтов средней тайги: пеночка-зарничка – 10, овсянка-ремез (*Ocyris rusticus* (Pallas)) – 6, пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* (Richmond)), юрок и овсянка-крошка – по 5; 241/146.

6. Южный лесной тип населения лесных ландшафтов, включая лесоболотные комплексы и облесённые болота от южной тайги до лесостепи: пухляк (*Poecile montanus* (Conrad)) – 11, лесной конек (*Anthus trivialis* (L.)) – 9, московка (*Periparus ater* (Linnaeus)) и большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* (L.)) – по 7, поползень (*Sitta europaea* L.) – 3; 404/150.

7. Лугово-полевой тип населения лугов и полей от средней тайги до лесостепи: полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L.) – 12, дубровник (*Ocyris aureolus* (Pallas)) – 10, лесной конек – 7, степной конек (*Anthus richardi* (Vieillot)) – 6, скворец (*Sturnus vulgaris* L.) – 4; 351/207.

8. Промышленно-техногенный тип населения промышленных, техногенных и прилегающих к ним местообитаний от средней тайги до лесостепи: полевой воробей (*Passer montanus* (L.)) – 25,

монгольская чайка (*Larus mongolicus* Sushkin) – 18, лесной конек – 5, дубровник – 4, восточная черная ворона (*Corvus orientalis* Eversmann) – 3; 660/128.

9. Северный селитебный тип населения селитебных и промышленных ландшафтов в лесотундровой зоне: халей (*Larus heuglini* (Bree)) – 34, пучок – 23, каменка – 15, белая трясогузка (*Motacilla alba* L.) – 12, краснозобый конек – 5; 32/14.

10. Южный селитебный тип населения селитебных ландшафтов от средней тайги до лесостепи: домовый воробей (*Passer domesticus* (L.)) – 56, полевой воробей – 10, сизый голубь (*Columba livia* (J.F. Gmelin)) и белопопый стриж (*Apus pacificus* (Latham)) – по 7, скворец – 6; 953/91.

11. Озерно-речной тип населения в тундре и лесотундре рек, озер и их береговых полос: галстучник (*Charadrius hiaticula* L.) – 9, халей – 8, белая трясогузка и белолобый гусь (*Anser albifrons* (Scopoli)) – по 7, краснозобая казарка (*Branta rufifollis* (Pallas)) – 5; 59/51.

12. Озерно-речной тип населения в северной тайге рек, озер и их береговых полос: полярная крачка (*Sterna paradisaea* (Pontoppidan)) – 8, белая трясогузка – 7, малая чайка (*Larus minutus* (Pallas)) – 5, халей – 4, береговушка (*Riparia riparia* (L.)) – 3; 134/113.

13. Озерно-речной тип населения в средней и южной тайге рек, озер и их береговых полос: береговушка – 13, перевозчик (*Actitis hypoleucos* (L.)) – 12, озерная чайка (*Larus ridibundus* L.) – 8, свиязь (*Anas penelope* L.) и речная крачка (*Sterna hirundo* L.) – 4; 124/91.

14. Озерно-речной тип населения в подтаежных лесах и лесостепи рек, озер, водохранилищ и их береговых полос: речная крачка – 17, перевозчик – 7, красноголовый нырок (*Aythya ferina* (L.)), свиязь и белая трясогузка – по 5; 315/62.

Широтно-зональное распространение выделенных типов населения птиц наземных местообитаний перекрывается. Границы таких типов в большей степени ландшафтно-биотопические, чем широтно-зональные. Вместе с тем эти типы орнитокомплексов имеют и широтные границы, которые не совпадают с зональными, а многие из них занимают, хотя бы частично, две соседние природные зоны. Только лугово-полевой тип, наиболее широко распространенный в лесостепи, проникает далеко к северу, до зоны средней тайги, поэтому его можно считать азональным. Промышленно-техногенный и южный селитебный типы также имеют азональное распространение. Водно-околоводные типы населения распространены зонально, но несколько иначе по сравнению с типами природных наземных орнитокомплексов, что определяется гидрологическими и антропогенными особенностями озер и рек (высокая заозеренность тундровой и лесотундровой зон, а также

северной тайги, особенно ее путоранской части, и большое число прудов и водохранилищ в подтаежных лесах и лесостепи).

Пространственно-типологическая структура населения птиц

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлена на основе максимальных значений сходства между выделенными типами населения птиц при пороге значимости связей в 4% сходства и отражена на структурном графе (рис. 1). Вертикальный ряд изменений орнитокомплексов (типы 1, 2, и 4–6) определяется воздействием зональности и облесенности. В этом ряду 1-й тип (арктический тундровый) наиболее широко распро-

странен в арктических тундрах, включая полярные пустыни. Южнее он проникает в подзону типичных тундр по каменистым тундрам и щебнистым россыпям, наиболее распространенным в горах Бырранга. Плотность населения птиц и его видовое богатство здесь наименьшие в рассматриваемом ряду (58 особей/км² и 58 видов). Преобладают тундровые широко распространенные (лапландский подорожник), петрофильные (пуночка, рогатый жаворонок) и околотовные виды (кулик-воробей, краснозобик). Следующий, 2-й тип (субарктический равнинно-тундровый) имеет значимое сходство с предыдущим и занимает в основном равнинные тундровые и болотные биотопы, включая ивняки, в подзоне типичных и южных тундр в пределах тундровой зоны, а также в лесотундровой зоне.

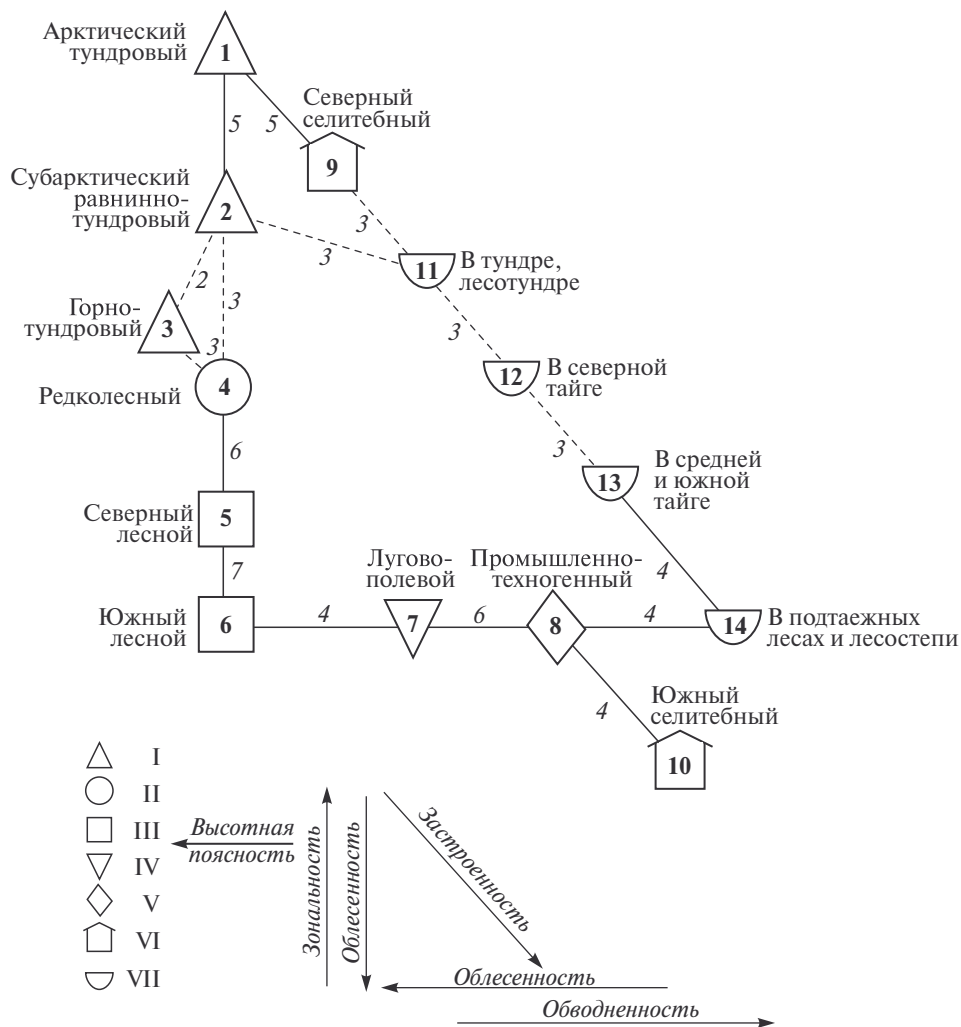


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Средней Сибири. Орнитокомплексы: I – тундр, II – редколесий, III – лесов, IV – лугов и полей, V – промышленно-техногенных ландшафтов, VI – городов и поселков, VII – озер и рек. 1–14 – номера типов населения птиц, которые соответствуют таковым в тексте статьи. 2–7 – сходство между типами: сплошные линии – значимое сходство, прерывистые линии – максимальное сходство при отсутствии значимого сходства. Стрелками показаны основные направления пространственной изменчивости сообществ птиц и определяющие их факторы среды.

По сравнению с аналогичными показателями арктического тундрового типа видовое богатство и особенно плотность населения птиц здесь заметно возрастают (соответственно в 1.3 и 4.8 раза). Преобладают широко распространенные виды тундровых ландшафтов: лапландский подорожник, белая куропатка, бурокрылая ржанка и околородные виды (турухтан, кулик-воробей).

Следующий в рассматриваемом ряду – 4-й тип населения (редколесный), незначимо связанный с предыдущим, 2-м типом. При этом видовое богатство резко возрастает (в 2.3 раза), а плотность населения увеличивается незначительно (в 1.1 раза). Неожиданно высокое видовое богатство редколесного типа населения, превышающее таковое даже в южнее расположенных лесных типах, определяется наиболее широким спектром занимаемых местообитаний. В зональном отношении они распространены от лесотундры до средней тайги, в высотно-поясном занимают низкогорные и среднегорные территории (лесной и подгольцовый высотные пояса), а в ландшафтном – лесные, редколесные и болотные местообитания. Наиболее многочисленны гипоарктические и бореально-гипоарктические виды, связанные с кустарниково-кустарничковой и древесной растительностью (овсянка-крошка, обыкновенная чечетка, пеночка-таловка и пеночка-зарничка, юрок).

Далее последовательно расположены 5-й и 6-й типы, – соответственно северный и южный лесные. При этом суммарное обилие птиц вначале уменьшается в 5-м типе (в 1.3 раза), а затем возрастает в 6-м (в 1.7 раза). Видовое богатство в рассматриваемых типах незначительно уменьшается по сравнению с 4-м типом. В северном лесном типе, как и в редколесном, преобладают пеночка-зарничка, юрок и овсянка-крошка, к ним добавляются типично таежные виды – пятнистый конек и овсянка-ремез. В южном лесном типе, по сравнению с северным, увеличение плотности населения птиц определяется возрастанием численности бореальных видов, которые становятся преобладающими (пухляк, лесной конек, московка, большой пестрый дятел, поползень). Горно-тундровый, 3-й тип представляет собой единственное отклонение от рассмотренного ряда и имеет незначительное сходство с субарктическим равнинно-тундровым и редколесным типами населения. Для него характерны наименьшая численность и видовое богатство населения птиц в связи с экстремальными условиями гольцового высотного пояса. Здесь преобладают арктоальпийские виды: гольцовый конек, хрустан и каменка и в меньшей степени гипоаркты: обыкновенная чечетка и краснозобый конек.

В горизонтальном ряду (типы 6–8 и 14) изменения орнитокомплексов в основном связаны с уменьшением облесенности и увеличением обвод-

ненности. При переходе от 6-го (южного лесного) к 7-му (лугово-полевому) типу суммарное обилие птиц уменьшается в 1.2 раза. Снижение численности лесных видов в лугово-полевых ландшафтах не компенсируется ее возрастанием у видов открытых пространств, которые становятся преобладающими (полевой жаворонок, дубровник, лесной конек, степной конек, скворец). В лугово-полевом типе населения зарегистрировано наибольшее количество видов (207 из 306, отмеченных в учетах на территории Средней Сибири). Это определяется мозаичностью и биотопической разнородностью занимаемых этим типом местообитаний (преобладающие по площади луговые и полевые участки чередуются с лесными, кустарниковыми и водными).

Следующий, 8-й тип назван промышленно-техногенным. Наряду с промышленной застройкой, этот тип занимает карьеры и отвалы горных пород, дражные полигоны, пустоши в сочетании с участками лесополос, кустарников, полей и техногенных водоемов. Плотность населения птиц здесь возрастает в 1.9 раза по сравнению с лугово-полевым типом и превышает этот показатель во всех природных наземных местообитаниях. Преобладают частично синантропные виды (полевой воробей, восточная черная ворона), обитатели кустарников и лесных опушек (лесной конек, дубровник), а также искусственных водоемов (монгольская чайка). Видовое богатство в промышленно-техногенных местообитаниях, в связи с их значительной антропогенной нарушенностью, значительно меньше (128 видов), чем в лугово-полевых (207 видов). Горизонтальный ряд замыкается 14-м типом – рек, озер, водохранилищ и их береговых полос в подтаежных лесах и лесостепи. Суммарное обилие птиц и плотность их населения в этом типе уменьшаются по сравнению с предыдущими типами. Отклонение от рассмотренного горизонтального ряда определяется застроенностью и представлено 10-м, южным селитебным типом, он имеет значимое сходство с промышленно-техногенным типом. Он характеризуется наиболее высокой плотностью населения (953 особи/км²) и относительно небольшим видовым богатством (91 вид). Преобладают облигатные (домовый воробей, сизый голубь) и факультативные (полевой воробей, белопопый стриж, скворец) синантропные виды.

Диагональный ряд (типы 1, 9, 11–14) формируется в основном водно- и околородными орнитокомплексами в соответствии с их зональным и подзональным распространением. Ряд начинается с охарактеризованного выше 1-го типа (арктического тундрового). Далее следует 9-й тип (северный селитебный) с преобладанием птиц прилежащих тундровых и водно-околородных местообитаний (халей, пуночка, каменка, белая трясогузка, краснозобый конек). Этот тип представлен орнитокомплексами г. Норильска, где синантропные птицы

(домовый воробей, воронка (*Delichon urbicum* (L.)) пока еще малочисленны (Голубев, Романов, 2007). Плотность населения птиц и их видовое богатство минимальны (32 особи/км² и 14 видов). Далее в диагональном ряду расположены 11–14 типы населения (водно-околоводные). С продвижением к югу в этих типах суммарное обилие птиц возрастает, а видовое богатство увеличивается только от тундр до северной тайги, а далее уменьшается в южном направлении. Почти повсеместно на реках и озерах преобладает полизональный вид – белая трясогузка, только в лесной зоне и лесостепи – перевозчик, только в лесной зоне – береговушка, в тундре, лесотундре и северной тайге – халей. Галстучник, белолобый гусь и краснозобая казарка преобладают на тундровых и лесотундровых реках и озерах; полярная крачка и малая чайка – на северотаежных; свиязь и речная крачка – от средне-таежных до лесостепных рек и озер; озерная чайка – на среднетаежных; красноголовый нырок – на подтаежных и лесостепных.

Таким образом, рассмотренная пространственно-типологическая структура демонстрирует два основных тренда территориальных изменений орнитокомплексов. Один из них определяется зональностью и облесенностью, а другой – также облесенностью и обводненностью. Еще два менее значимых тренда связаны в основном с проявлением высотной поясности (как отличия орнитокомплексов горных тундр и ниже расположенных высотных поясов) и застроенности.

Пространственная организация населения птиц

В формировании орнитокомплексов Средней Сибири из природных факторов наиболее и примерно одинаково значимыми оказались широтная зональность, состав лесообразующих пород и облесенность. Значительно меньше влияние продуктивности (в том числе кормности), обводненности, включая увлажнение, высотной поясности и мезорельефа (табл. 1). Незначительное влияние

Таблица 1. Оценка силы и общности связи неоднородности среды и населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (в % учтенной дисперсии)

Факторы, режимы	Средняя Сибирь	Западно-Сибирская равнина	Восточно-Европейская равнина
Природные факторы	38	–	–
широтная зональность	19	22	23
состав лесообразующих пород	19	25	37
облесенность	18	27	24
продуктивность (кормность)	9	3	15
обводненность (увлажнение)	5	9	2
высотная поясность	5	–	–
мезорельеф	4	5	4
закустаренность	2	–	–
провинциальность	1	1	9
Антропогенные факторы	4	3	9
застроенность	2	1	8
сельскохозяйственная трансформация ландшафтов (распашка, сенокос, выпас)	1	3	1
техногенная трансформация ландшафтов	1	–	–
Все факторы	39	49	50
Классификационные и структурные режимы	49	45	48
Все факторы и режимы	53	59	59

Примечания. Данные по обеим равнинам приводятся по: Равкин, Равкин, 2005. Прочерк – воздействие соответствующих факторов или режимов не оценивалось или они незначимы.

оказывают закустаренность и провинциальность. Выделенные ранее при классификационных построениях наличие гарей и заболоченность (Вартапетов и др., 2018) признаны незначимыми факторами (0.2–0.4% учтенной дисперсии) и поэтому не включены в табл. 1. Малое значение заболоченности определяется относительно небольшой площадью болот. Кроме того, кустарниково-кустарничковый ярус развит как на болотах, так и в незаболоченных редколесьях. При этом в березовых и ивовых кустарниках и кустарничках в заболоченных и незаболоченных биотопах формируются сходные орнитокомплексы. Среди гарей преобладают частичные либо старые и заросшие, поэтому их население в основном сходно с таковым невыгоревших лесов. Для формирования неоднородности населения птиц Средней Сибири антропогенные факторы оценены как гораздо менее значимые, чем природные факторы. Из антропогенных факторов наиболее значимы застроенность, сельскохозяйственная и техногенная трансформации ландшафтов.

Выполненная оценка силы связи факторов среды с пространственной неоднородностью населения птиц Средней Сибири (см. табл. 1) сопоставлена с аналогичными результатами для Западно-Сибирской и Восточно-Сибирской равнин, опубликованными ранее (Равкин, Равкин, 2005). Иерархия влияния факторов, определяющих пространственную организацию населения птиц Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин, в целом примерно такая же, что и в Средней Сибири. Во всех этих трех крупных регионах, в целом, наиболее значимы облесенность, состав лесообразующих пород и широтная зональность. В Западной Сибири наиболее велико влияние облесенности, а на Восточно-Европейской равнине – состава лесообразующих пород. В группе следующих четырех менее значимых факторов только в Средней Сибири проявляется высотная поясность, что определяется высотными амплитудами ее рельефа – особенно на крупных северных плато – Путоранском и Анабарском. Влияние мезорельефа примерно одинаково в трех сравниваемых природных областях. Влияние закустаренности заметно только в Средней Сибири, а в остальных регионах оно не оценивалось в связи с малой значимостью этого фактора. Воздействие провинциальности возрастает на Восточно-Европейской равнине, поскольку, в связи с обогревающим влиянием Северо-Атлантического течения ее климат и растительность изменяются не только в широтном, но и в меридиональном направлении.

Влияние антропогенных факторов, в том числе застроенности, заметно больше на Восточно-Европейской равнине по сравнению с Западной и Средней Сибирью, что соответствует ее более давнему и интенсивному освоению. Вместе с тем сельско-

хозяйственная трансформация ландшафтов наиболее сильно влияет на орнитокомплексы Западной Сибири в связи с почти сплошной распашкой ее южной части. Степень общего воздействия “простых” факторов в Средней Сибири несколько меньше, чем на Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинах, но сложные сочетания природных и антропогенных факторов (классификационные и структурные режимы) объясняют примерно сходный уровень неоднородности орнитокомплексов во всех трех сравниваемых физико-географических регионах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее была выявлена пространственная дифференциация (классификация и пространственно-типологическая структура) населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин (Равкин, Равкин, 2005). При сравнении этих результатов с полученными нами по Средней Сибири установлено следующее. Типы населения птиц Средней Сибири так же, как Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин, можно представить в виде трех группировок типов сообществ: наземных природных и полевых местообитаний, селитебных и промышленно-техногенных, водно-околоводных.

Наиболее показательны различия в наборах типов сообществ наземных природных и полевых местообитаний. В Средней Сибири выделено 5 таких типов, которые сменяют друг друга с севера на юг, и поэтому мы считаем их широтно-зональными: арктический тундровый, субарктический равнинно-тундровый, редколесный, северный лесной и южный лесной (табл. 2). Каждый из этих типов наиболее широко распространен всего в одной подзоне и, в зависимости от биотопических предпочтений составляющих его видов, проникает южнее, в соседнюю подзону и даже зону по экстразональным и интразональным ландшафтам. Еще 2 типа сообществ можно рассматривать как незональные. Из них горно-тундровый тип населения, хотя и находится в пределах северной тайги, но, по сути, распространен в гольцовом поясе и на прилежащих участках подгольцового пояса плато Путорана и Анабарского плато, что позволяет считать его интразональным. Лугово-полевой тип проникает далеко к северу (до средней тайги) от области своего сплошного распространения (лесостепь), что обусловлено рядом причин (интенсивная солнечная радиация, относительно высокие летние температуры, остепнение (ксерофитизация) луговой растительности, включая пойменную), поэтому его можно считать азональным.

В Средней Сибири, где нет степной зоны, а островная лесостепь представлена фрагментарно, в отличие от рассматриваемых равнин, не форми-

Таблица 2. Пространственная дифференциация типов населения птиц наземных природных и полевых местообитаний в системе природных зон (подзон)

Зона	Подзона	Средняя Сибирь							Западно-Сибирская равнина							Восточно-Европейская равнина								
		Типы населения																						
		Арктический тундровый	Субарктический равнинно-тундровый	Горно-тундровый	Редколесный	Северный лесной	Южный лесной	Лугово-полевой	Тундровый	Лесотундровый	Лесной	Верхово-болотный	Луговой	Лесостепной	Лесостепных паров	Степной	Тундровый	Бореальный	Верхово-болотный	Низинно-болотный	Лесостепных и степных пойменных ивняков, лугов	Степных лесов и вырубок	Степной	
Арктические пустыни	—																							
Тундровая	Арктические тундры Типичные тундры Южные тундры																							
Лесотундровая	—																							
Таежная	Северная тайга Средняя тайга Южная тайга Подтаежные леса																							
Смешанные и широколиственные леса	—	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x								
Лесостепная	—																							
Степная	—	x	x	x	x	x	x	x																

Примечания. Темно-серая заливка – тип населения распространен в данной зоне или подзоне, светло-серая – тип населения не распространен в данной зоне или подзоне, x – зона или подзона отсутствует. Прочерк – в данной природной зоне подзоны не выделены.

руется степной тип населения птиц, и лесостепные орнитокомплексы, характерные для равнин, сменяются лугово-полевыми. Вместе с тем вместо единого лесного типа населения, характерного для Западной Сибири, в Средней Сибири лесные орнитокомплексы подразделяются на 2 типа: северный и южный. В северном лесном типе преобладают гипоарктические и бореально-гипоарктические виды (пеночка-зарничка, юрок и овсянка-крошка), как и в распространенном севернее редколесном типе населения. В число доминирующих входят и

типично таежные виды (овсянка-ремез и пятнистый конек). В южном лесном типе населения (от южной тайги до лесостепи) гипоарктические и бореально-гипоарктические орнитокомплексы полностью сменяются бореальными с преобладанием пухляка, лесного конька, москочки и большого пестрого дятла.

На Западно-Сибирской равнине тоже выделено 5 типов наземных природных широтно-зональных орнитокомплексов: тундровый, лесотундровый,

лесной, лесостепной и степной. Еще 2 типа мы считаем интразональными — верхово-болотный и лесостепных паров, поскольку они распространены лишь в пределах отдельных природных зон. Азональный луговой тип распространен в пойменных лугах и на открытых низинных болотах от средней тайги до степи. На Восточно-Европейской равнине остается только 3 наземных природных широтно-зональных типа орнитокомплексов: тундровый, бореальный и степной. К ним добавляются 2 азональных типа населения: низинно-болотный (от средней тайги до степи) и пойменных лесостепных и степных ивняков и лугов. Кроме того, как и в Западной Сибири, выделен интразональный верхово-болотный тип орнитокомплексов. Тип населения внепойменных широколиственных лесов и вырубок в пределах степной зоны рассматривается как экстразональный.

Таким образом, на Западно-Сибирской равнине по сравнению со Средней Сибирью количество зональных типов населения не уменьшается (их 5), но незональных — возрастает до 3. На Восточно-Европейской равнине выделено лишь 3 зональных типа, но 4 незональных. На равнинах, особенно на Западно-Сибирской, широтно-зональные различия населения птиц сглаживаются заболоченностью и наличием долин крупных рек с относительно длительным половодьем. Кроме того, на равнинах, в связи с их более давним освоением, сильнее выражена антропогенная трансформация ландшафтов, особенно распашка и другие формы сельскохозяйственного использования, сведение коренных хвойных лесов и замена их вторичными хвойно-мелколиственными. Это наиболее четко выражено на Восточно-Европейской равнине, где бореальный тип населения имеет максимальное широкое распространение — от предтундровых редколесий до лесостепи. Тем не менее мы считаем его широтно-зональным, поскольку он наиболее широко распространен лишь в таежной зоне, а севернее и южнее проникает только по фрагментарным массивам редколесий и лесов. По данным Чернова (2008), степень сходства европейских локальных авифаун выше, чем сибирских локальных авифаун, за счет повсеместного преобладания более теплолюбивых европейских видов на Восточно-Европейской равнине. Кроме того, авифауны Южной Финляндии и Западного Причерноморья, разделенные двумя природными зонами, более сходны между собой, чем авифауны отдельных регионов Сибири, которые столь же удалены друг от друга, но находятся в пределах таежной зоны. Очевидно, что аналогичная особенность, по нашим результатам, прослеживается и для населения птиц. Так, по вкладу в плотность населения птиц в тайге, лесостепи и степи Восточно-Европейской равнины наиболее значимы европейские виды (Равкин, Равкин, 2005). По нашим данным

(Вартапетов и др., 2019), в Средней Сибири сибирские виды явно преобладают только в северной и средней тайге. Севернее резко возрастает участие представителей арктического типа фауны, а южнее — европейского и китайского.

Для Средней Сибири, в связи с ее более северным положением и резко континентальным климатом, характерно наименьшее широтно-зональное разнообразие ландшафтов. По сравнению с рассматриваемыми равнинами, в этом регионе значительно шире представлены только арктические тундры, но весьма фрагментарно — лесостепи, а зоны смешанно-широколиственных лесов и степная отсутствуют. Тем не менее при значительной протяженности и возрастании теплообеспеченности Средней Сибири с севера на юг в ней сменяют друг друга 5 типов широтно-зональных орнитокомплексов. Из них 2 типа (арктический тундровый и субарктический равнинно-тундровый) распространены в тундровой зоне и 3 типа (редколесный, северный и южный лесные) — в таежной и частично в лесотундровой зоне.

Группировка селитебных и промышленно-техногенных орнитокомплексов Средней Сибири состоит из трех типов. Северный селитебный тип характеризуется крайне низкой плотностью населения птиц с преобладанием видов, также обитающих и в прилегающих природных местообитаниях (халей, пучок, каменка, белая трясогузка), и незначительной численностью синантропных видов (домовый воробей, серая ворона (*Corvus cornix* (L.))). Это определяется малыми размерами, количеством и возрастом населенных пунктов в лесотундре. Кроме того, крайне неблагоприятные условия зимовки (полярная ночь, низкие температуры, ветра и снегопады) препятствуют формированию устойчивых популяций птиц-синантропов. Южный селитебный тип характеризуется высокой плотностью населения птиц с преобладанием синантропов (сизый голубь, домовый и полевой воробей). Промышленно-техногенный тип занимает как сухопутные местообитания, включая промзоны, так и примыкающие к ним искусственные водоемы. Поэтому здесь преобладают частично синантропные виды (полевой воробей, восточная черная ворона), опушечные виды (лесной конек) и широко распространенная на юге Средней Сибири монгольская чайка.

На Западно-Сибирской равнине тоже выделено 2 типа селитебных орнитокомплексов. Из них лесотундровый тип аналогичен среднесибирскому северному. Он тоже характеризуется низкой плотностью населения с преобладанием птиц речных берегов (береговушка, белая трясогузка) при меньшей численности птиц-синантропов (домовый воробей, серая ворона). Западносибирский срединный тип аналогичен среднесибирскому южному, с еще более высоким суммарным обилием птиц и преобладанием тех же синантропных видов. На

Восточно-Европейской равнине формируется единый орнитокомплекс в ранге рудерально-селитебного типа населения с преобладанием выщеперечисленных синантропных видов, также характерных для поселков и городов срединных и южных частей Западной и Средней Сибири. По сравнению с более восточными регионами, в поселках и городах севера Восточно-Европейской равнины складываются более благоприятные погодные условия, в том числе в периоды гнездования и зимовки. Например, на северной оконечности Средней Сибири средняя температура воздуха в июле составляет $+2^{\circ}\text{C}$, на северной оконечности Западно-Сибирской равнины $+4^{\circ}\text{C}$, на северной оконечности Восточно-Европейской равнины $+8^{\circ}\text{C}$. В январе средние температуры составляют соответственно: -32 , -26 и -12°C . Кроме того, размеры, количество и возраст населенных пунктов на севере Восточной Европы больше, чем на севере Западной и Средней Сибири. Это определяет формирование устойчивых популяций синантропных видов птиц и единого облика населения на всей территории Восточно-Европейской равнины. Остальные различия в наборах селитебных и промышленно-техногенных типов населения птиц трех сравниваемых природных областей больше связаны с особенностями выборок, чем с эколого-географическими различиями. Так, в Средней Сибири не обследованы рудеральные ландшафты, на равнинах — промышленно-техногенные, поэтому данные о соответствующих им типах населения отсутствуют.

Водно-околоводные (озерно-речные) орнитокомплексы всех трех рассматриваемых регионов подразделяются на типы на основе их зональной или подзональной принадлежности. Только в Средней Сибири озерные и речные орнитокомплексы объединяются в единые типы населения. На равнинах, где заозеренность в целом больше, чем в условиях расчлененного рельефа Средней Сибири, выделяются речные и озерные типы. Только на Восточно-Европейской равнине выделен европейский лиманный тип населения в связи с наличием эстуариев при впадении рек в Азовское и Черное моря. Для Восточной Европы также специфичны типы населения озер, прудов и карьеров с отвалами и водоемами, а также полей фильтрации и отстойников, которые, по сути, являются техногенными.

В пространственно-типологической структуре населения птиц всех сравниваемых природно-географических областей прослеживаются основные тренды орнитокомплексов, связанные с зональностью, облесенностью и обводненностью. В Средней Сибири к ним добавляются изменения, связанные с высотной поясностью (как отличия сообществ горных тундр). На равнинах структурообразующим становится тренд продуктивности, потому что здесь больше контрастных по

биологической продуктивности биоценозов, например, низкопродуктивных верховых болот и высокопродуктивных пойменных лугов и хвойно-широколиственных лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате классификации населения птиц Средней Сибири выделены 14 его типов, которые объединяются в три группировки сообществ: наземных природных и полевых местообитаний; селитебных и промышленно-техногенных ландшафтов; водно-околоводных местообитаний. В группировке типов населения птиц наземных природных и полевых местообитаний условно выделяются 5 типов, широтно-зональных (арктический, субарктический, редколесный, северный лесной и южный лесной), которые последовательно сменяют друг друга в южном направлении. В том числе 2 типа (арктический тундровый и субарктический равнинно-тундровый) распространены в тундровой зоне (последний частично — и в лесотундре). Еще 3 типа (редколесный, северный и южный лесные) — в лесотундровой и таежной зонах. Лугово-полевой тип признан азональным, он имеет наиболее широкое распространение в лесостепи и по луговым ландшафтам проникает на север до средней тайги. Горно-тундровый тип считается интразональным, поскольку формально он распространен в пределах северотаежной подзоны, а фактически занимает гольцовый и частично — подгольцовый высотные пояса в пределах горных плато.

В группировке селитебных и промышленно-техногенных орнитокомплексов типы населения распространены азонально. Все 4 водно-околоводных типа населения имеют широтно-зональное распространение, не совпадающее с таковым у наземных орнитокомплексов природных и полевых местообитаний. Так, население птиц озер и рек дифференцируется на тундрово-лесотундровое, северотаежное, средне-южнотаежное и подтаежное-лесостепное, что также определяется гидрологическими и антропогенными особенностями водоемов.

Выявленная пространственно-типологическая структура населения птиц Средней Сибири демонстрирует два основных тренда территориальных изменений орнитокомплексов. Один из них определяется зональностью и облесенностью, а другой — также облесенностью и обводненностью. Еще два менее значимых тренда связаны в основном с проявлением высотной поясности (как отличий горных тундр от ниже расположенных высотных поясов) и застроенности (как различий застроенных и незастроенных местообитаний).

Пространственная организация орнитокомплексов Средней Сибири в наибольшей степени формируется под влиянием природных факторов.

Из них приблизительно в равной степени наиболее значимы широтная зональность, состав лесообразующих пород и облесенность. Значительно меньше влияние продуктивности биоценозов (в том числе кормности), обводненности, высотной поясности и мезорельефа. Незначительное влияние оказывают заустаренность и провинциальность. Антропогенные факторы гораздо менее значимы для формирования неоднородности населения птиц, чем природные. Из них наиболее значимы застроенность, сельскохозяйственная и техногенная трансформации ландшафтов.

В классификационной схеме населения птиц Средней Сибири преобладают широтно-зональные типы населения. На Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнинах возрастает доля незональных типов, что определяется большей антропогенной нарушенностью их ландшафтов, заболоченностью, продолжительным половодьем в долинах крупных рек. Набор факторов, определяющих пространственную организацию населения птиц Средней Сибири, в целом примерно такой же, что и на Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнинах. Только в Средней Сибири проявляется высотная поясность, что определяется высотными амплитудами рельефа северных горных плато. Влияние антропогенных факторов в Средней и Западной Сибири невелико и сравнительно одинаково. На Восточно-Европейской равнине это влияние заметно возрастает в связи с ее более давним и интенсивным освоением. Таким образом, региональная специфика пространственной организации населения птиц Средней Сибири, по сравнению с Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинами, сводится к следующему. Только в Средней Сибири становится заметной высотная поясность населения птиц. По сравнению с равнинами, в Средней Сибири больше широтно-зональная дифференциация лесных орнитокомплексов и менее представлены незональные типы населения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды” и при частичной поддержке “Программы развития Московского университета” (№1220).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас СССР, 1983. / Ред. В.В. Точенов, В.Ф. Марков. М.: ГУГК. 259 с.
- Варпанетов Л.Г., Гермогенов Н.И., 2013. Анализ фауны и классификация населения птиц долины Средней Лены // Зоологический журнал. Т. 92, № 1. С. 77–86.
- Варпанетов Л.Г., Кузнецова Д.В., Саловаров В.О., Чупин И.И., Волков А.Е., Гаврилов А.А., Равкин Ю.С., Равкин Е.С., Жуков В.С., Тертицкий Г.М. 2006. Классификация населения птиц Средней Сибири // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Ставрополь. С. 172–189.
- Варпанетов Л.Г., Ларионов А.Г., 2014. Классификация и пространственно-типологическая структура населения птиц Центрально-Якутской равнины. Успехи современной биологии. Т. 134. № 5. С. 519–528.
- Варпанетов Л.Г., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н., 2016. Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья // Сибирский экологический журнал. Т. 23. № 1. С. 13–23.
- Варпанетов Л.Г., Романов А.А., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н., Шемякин Е.В., 2019. Ландшафтно-экологические тенденции пространственных изменений населения птиц Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 12. № 6. С. 629–639.
- Варпанетов Л.Г., Романов А.А., Шемякин Е.В., 2018. Современная классификация населения птиц Средней Сибири // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. Т. 25. С. 54–69.
- Голубев С.В., Романов А.А., 2007. Некоторые данные по птицам города Норильска и его окрестностей // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М. С. 71–91.
- Жуков В.С., 2006. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука. 492 с.
- Литвинов Ю.Н., Чупин И.И., 2018. Фауно-экологические исследования на Таймыре: млекопитающие и птицы. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 389 с.
- Наумов Р.Л., 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМПитМ. 19 с.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С., 2005. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и

- пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука. 304 с.
- Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А., 1978. Пространственная организация населения птиц // Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А., 2008. Птицы Эвенкии и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. 754 с.
- Романов А.А., 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М. 360 с.
- Романов А.А., Кожемякина Р.В., Шемякин Е.В., Егоров Н.Н., Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И., Ларионов А.Г. 2022. Фауна и население птиц северной тайги Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 639–656.
- Саловаров В.О., Кузнецова Д.В., 2005. Птицы техногенных ландшафтов Южного Прибайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 346 с.
- Трофимов В.А., 1978. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск. С. 91–106.
- Чернов Ю.И., 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 580 с.

SPATIAL ORGANIZATION OF THE BIRD COMMUNITIES OF CENTRAL SIBERIA

L. G. Vartapetov^{1,*}, A. A. Romanov^{2,**}, E. V. Shemyakin^{3,***}

¹*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

³*Institute of Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677980 Russia*

*e-mail: lvartapetov@yandex.ru

**e-mail: putorana05@mail.ru

***e-mail: shemyakine@mail.ru

Based on extensive information on the numbers and distribution of birds obtained during route surveys over the past 60 years, a classification of the bird communities of Central Siberia is considered at the level of its types. The specificity of this classification is determined by the predominance of latitudinal-zonal types over non-zonal ones. The main directions of territorial changes in the bird communities are determined by afforestation and watering, combined with latitudinal zonation. Less significant differences in ornithocomplexes are associated with the altitudinal zone and built-up area concerned. The main natural and anthropogenic factors and the hierarchy of their importance for the spatial differentiation of the bird populations have been established. The regional specificity of the spatial organization of the bird communities in Central Siberia in comparison with the Eastern European and West Siberian plains is reduced to the manifestation of high-altitude zonation due to differences in mountain-tundra ornithocomplexes, a greater differentiation of forest ornithocomplexes and less represented non-zonal population types.

Keywords: classification, spatial-typological structure, spatial organization, natural and anthropogenic factors, Eastern European and West Siberian plains