

УДК 574.42+574.47(2-4)+591.9+598.2/9

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОГО УРАЛА

С. Г. Ливанов, Л. Г. Вартапетов, Н. Н. Ливанова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: zm2@eco.nsc.ru*

Поступила в редакцию 09.08.13 г.

Пространственная организация летнего населения птиц Северного Урала. – Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г., Ливанова Н. Н. – Для анализа пространственной неоднородности орнитокомплексов использованы результаты маршрутных учетов птиц, проведенных на различных ключевых участках в пределах Северного Урала с 1.06 по 15.07 в 1966 – 2005 гг. За все периоды полевых работ зарегистрировано 154 видов птиц. Суммарная протяженность маршрутов составила около 3000 км. Всего в расчетах задействовано 126 вариантов населения птиц. На основе многомерного факторного анализа составлена иерархическая классификация сообществ птиц. Выявлены основные структурообразующие факторы среды. Результаты анализа показали, что пространственная организация населения птиц Северного Урала ближе всего к таковой Северо-Восточного Алтая.

Ключевые слова: население птиц, пространственная структура, факторы среды, многомерный анализ.

Spatial organization of summer bird assemblages in North Urals. – Livanov S. G., Vartapetov L. G., and Livanova N. N. – To estimate spatial heterogeneity in article are analyzed results of route bird counts which have been made in different areas in Northern Urals from 1.06 till 15.07 in 1966 – 2005 For all periods of field works 154 bird species are registered. The total length of routes are about 3000 km. The 126 variants of the bird assemblages of are involved in calculations. Based on multidimensional analysis the hierarchical classification of bird assemblages are comprised. The basic are revealed structure-forming factors of environment. Results of the analysis are shown, that the spatial organization of bird assemblages in Northern Urals Mountains and in Northeast Altai are very similar.

Key words: bird assemblages, spatial structure, environmental factors, multidimensional analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Ряд работ последних десятилетий, направленных на выявление особенностей пространственной организации населения птиц, оценивает специфику пространственной структуры орнитокомплексов таких обширных территорий, как Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины и Алтайская физико-географическая область (Равкин Е., Равкин Ю., 2005; Цыбулин, 2009). При этом не теряют актуальности исследования разнообразия сообществ птиц в пределах равнинных подзон и отдельных горных провинций (Вартапетов, 1998; Цыбулин, 1999; Юдкин, 2002; Жуков, 2006; Торопов, 2008; Торопов, Граждан, 2010; Соловьев, 2012; Торопов, Шор, 2012). Для Урала уже показаны внутривинциальная неоднородность орнитокомплексов Среднего Урала и особенности пространственно-временной организации населения птиц этой физико-географической горной страны в целом (Ливанов, 2003; Ливанов и др., 2004).

Северный Урал – среднегорный и сильно расчлененный. Высотная поясность растительности четко выражена. Эта провинция сочетает в себе обширные природные ландшафты и территории в различной форме и степени трансформированные человеком. От более южных провинций ее отличает наличие обширных нетронутых ландшафтов, а от более северных – наличие, представительность и разнообразие местообитаний лесного пояса. В этом смысле цель работы – оценка пространственно-типологической организации населения птиц Северного Урала – значима с позиций не только региональной орнитогеографии, но и общей экологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа использованы как собственные, так и заимствованные из публикации (Естафьев, 1981; Теплов, 2001) результаты маршрутных учётов птиц, проведенных на различных ключевых участках в пределах Северного Урала с 1.06 по 15.07 в 1966 – 1972, 1996 – 2000 и 2003 – 2005 гг. При этом доля материалов, собранных авторами, составляет 83%. За все периоды полевых работ зарегистрировано 154 видов птиц. Суммарная протяженность маршрутов составила около 3000 км. Всего в расчетах задействовано 126 исходных вариантов населения птиц. Данные учетов, неоднократно проведенных в одном местообитании в течение вышеуказанного сезона и ряда лет, предварительно усреднены. В результате получено 45 вариантов, характеризующих пространственную неоднородность населения птиц в пределах типологического природно-антропогенного ландшафтного разнообразия рассматриваемого региона (от гольцов до лесных низкогорий и от первичных до необратимо трансформированных местообитаний). В качестве меры общности населения птиц использован коэффициент сходства Жаккара, модифицированный для количественных признаков (Наумов, 1964; Jaccard, 1902). Иерархическая классификация населения птиц выявлена одним из методов автоматической классификации – качественного аналога факторного анализа (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980) и методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1946). Полнота объяснения классификационных и структурных представлений, а также значимость факторов и их сочетаний оценена по учитываемой дисперсии с помощью линейной качественной аппроксимации – качественного аналога регрессионной модели (Равкин, 1978). Алгоритмы расчетов, принципы составления классификаций, построения графов и оценки значимости факторов и их сочетаний в формировании пространственной неоднородности населения животных подробно описаны ранее (Равкин, Ливанов, 2008), поэтому здесь не приведены. Как и в большинстве ранее опубликованных аналогичных работ, названия птиц даны по «Каталог птиц СССР» (Иванов, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты представлены в виде классификации населения птиц; структурно-типологического графа, признанного наиболее информативным на уровне подтипов классификации; оценки силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения птиц.

Классификационная схема иерархически упорядочена и для каждого таксона приведены первые пять лидирующих вида (по убыванию среднего обилия) и их

доля в населении (%); плотность населения (особи/км²), общее и фоновое (в скобках) число видов (т.е. видов, обилие которых составило не менее 1 особи/км²). Последними приведены преобладающие по числу особей типы фауны в порядке убывания с указанием их доли (%). Все показатели рассчитаны для каждого характеризуемого таксона в среднем. Информативность классификации составила 68% (коэффициент множественной корреляции 0.82).

Система населения незастроенной суши

1. Горно-тундровый тип населения птиц (всех тундр субнивального, горно-тундрового и криволесно-редколесного поясов, включая каменистые, моховые, лишайниковые, луговые и их сочетания, с участием и без участия ерниковых и ягодниковых кустарничков и стлаников, а также кустарниковых зарослей и криволесий), %: луговой конёк – 49, овсянка-крошка – 9, чечётка – 8, тундряная куропатка – 7, таловка – 6; плотность населения в среднем – 236 особи/км² / общее число встреченных видов – 25 (из них фоновых 15); представителей европейского типа фауны – 52, сибирского – 26, транспалеарктов – 11, арктического типа – 9 и тибетского – 2.

Подтипы населения

1.1. тундровый (всех тундр субнивального, горно-тундрового и криволесно-редколесного поясов, в том числе и с участием стлаников), %: луговой конёк – 57, овсянка-крошка – 10, тундряная куропатка – 7, варакушка и каменка – по 5; 312/16(14); европейского типа – 60, сибирского – 16, транспалеарктов – 12, арктического типа – 10 и тибетского – 2;

1.2. кустарниково-криволесный (кустарниковых зарослей в сочетании с тундровыми участками горно-тундрового и криволесно-редколесного поясов и криволесий криволесно-редколесного пояса), %: чечётка – 43, таловка – 19, луговой конёк – 9, тундряная куропатка – 6 и кедровка – 5; 110/20(13); сибирского типа – 73, европейского – 14, арктического – 6, транспалеарктов – 4, тибетского и китайского типов – по 1.

2. Горно-лесной тип населения птиц (редколесий, лесных и частично облесенных местообитаний криволесно-редколесного и лесного поясов), %: таловка – 12, юрок – 11, клёст-еловик – 8, пухляк – 6 и весничка – 5; 440/120 (46); сибирского типа – 64, европейского – 22, транспалеарктов – 7, китайского типа – 5 и тибетского – 2.

Подтипы населения

2.1. лесо-лугово-кустарниковый (переувлажненных и заболоченных разреженных лесов и частично облесенных местообитаний), %: таловка – 17, юрок – 13, овсянка-крошка – 19, весничка – 8, луговой конёк – 6; 684/72(38); сибирского типа – 62, европейского – 18, транспалеарктов – 16 и тибетского типа – 4.

классы населения

2.1.1. мозаичных и разреженных лесов, %: таловка – 21, юрок – 12, овсянка-крошка – 11, весничка – 7, чечётка – 6; 1078/56(38); сибирского типа – 68, европейского – 15, транспалеарктов – 13 и тибетского типа – 4;

2.1.2. частично облесенных переувлажненных и заболоченных местообитаний, %: юрок – 13, весничка – 10, таловка – 9, луговой конёк – 8, овсянка-крошка –

7; 388/48(35); сибирского типа – 49, европейского – 24, транспалеарктов – 17, тибетского типа – 7 и арктического – 3.

2.2. *темнохвойно-таёжный* (редколесий и лесов со значительной долей кедра и ели криволесно-редколесного и лесного поясов), %: клёст-еловик – 17, юрок – 11, пухляк и таловка по – 10, зелёная пеночка – 6; 371/83(35), сибирского типа – 72, европейского – 19, китайского – 7 и транспалеарктов – 2.

классы населения

2.2.1. кедрово-еловых редколесий и лесов местами с участием сосны, %: пухляк – 16, зелёная пеночка – 11, клёст-еловик и юрок по – 10, чечётка – 6; 323/59(27); сибирского типа – 65, европейского – 20, китайского – 14 и транспалеарктов – 1;

2.2.2. еловых и производных от них спелых лесов, %: клёст-еловик – 33, юрок – 10, таловка – 9, пухляк – 7, желтоголовый королёк – 4; 408/49(29); сибирского типа – 79, европейского – 17, китайского – 3 и транспалеарктов – 1;

2.2.3. молодых и средневозрастных елово-берёзовых лесов, %: таловка – 17, юрок – 13, чернозобый дрозд и клёст-еловик по – 7, весничка – 6; 392/67(39); сибирского типа – 71, европейского – 21, китайского – 6 и транспалеарктов – 2;

2.3. *сосново-боровой* (сосновых и производных от них лесов), %: пухляк – 12, зяблик – 10, юрок – 8, чиж – 7, теньковка – 6; 288/60(37); европейского типа – 43, сибирского – 42, китайского – 11 и транспалеарктов – 4.

классы населения

2.3.1. сосновых и производных от них спелых лесов, %: пухляк – 14, юрок – 12, зяблик – 11, зелёный конёк – 8, горихвостка-лысушка – 7; 274/48(27); сибирского типа – 49, европейского – 34, китайского – 15 и транспалеарктов – 2;

2.3.2. припоселковых и пригородных сосновых и производных от них лесов, %: теньковка – 11, пухляк, чиж и зяблик – по 10, рябинник – 8; 288/60(37); европейского типа – 55, сибирского – 32, китайского – 6 и транспалеарктов – 7.

3. *Верхово-болотный тип населения птиц* (открытых верховых болот и низкорослых рямов), %: жёлтая трясогузка – 27, черноголовый чекан – 17, дубровник – 15, овсянка-крошка – 8, луговой чекан – 5; 132/37(17); транспалеарктов – 48, китайского типа – 18, европейского и сибирского – по 17.

Система населения застроенной суши

4. *Селитебный тип населения птиц* (селитебных и промышленных поселковых и городских местообитаний), %: домовый воробей – 33, сизый голубь – 20, белая трясогузка – 11, полевой воробей – 7, большая синица – 5; 547/52(30); транспалеарктов – 58, средиземноморского типа – 21, европейского – 17, китайского и сибирского – по 2.

Система населения водно-околоводных сообществ

5. *Водно-околоводный тип населения птиц* (водотоков и водоёмов), %: оляпка – 50, горная трясогузка – 25, перевозчик – 7, белая трясогузка – 4, чирок-свиистунок – 3; 70/46(6); транспалеарктов – 93, сибирского типа – 4, европейского – 2 и голарктического – 1.

Подтипы населения

5.1. *речной* (всех рек), %: оляпка – 54, горная трясогузка – 27, перевозчик – 7, чирок-свиистунок и белая трясогузка – по 3; 96/33(6); транспалеарктов – 97 и сибирского типа – 3.

классы населения

5.1.1. *малых рек*, %: оляпка – 62, горная трясогузка – 31, перевозчик – 4, белая трясогузка – 3; 169/4(4); транспалеарктов – 100;

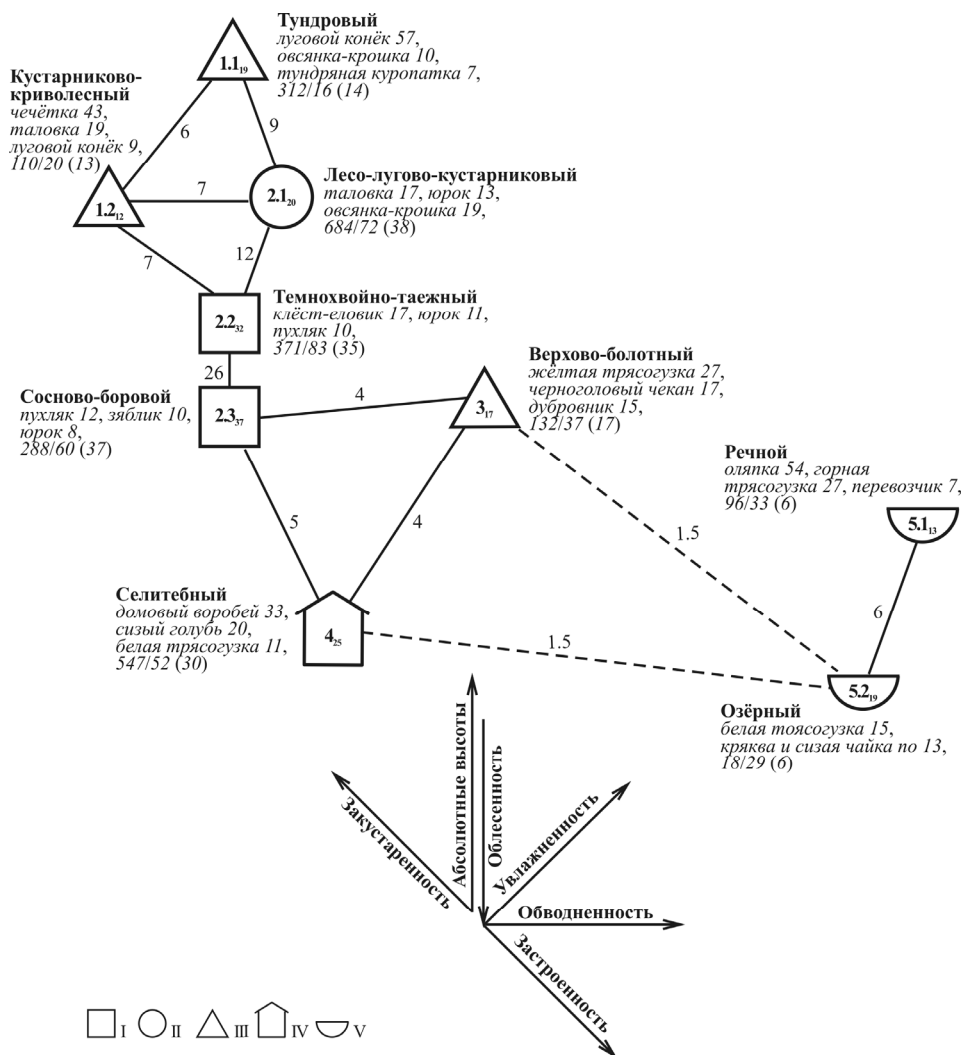
5.1.2. *крупных рек*, %: перевозчик – 30, чирок-свиистунок – 26, гоголь – 9, шилохвость и средний крохаль – по 5; 24/32(5); транспалеарктов – 74, сибирского типа – 23, голарктического – 2 и европейского – 1.

5.2. *озёрный* (озёр и водохранилищ), %: белая трясогузка – 15, крякva и сизая чайка – по 13, серая ворона – 11, ворон – 9; 18/29(6); транспалеарктов – 52, европейского типа – 23, голарктического – 13, сибирского – 8, арктического и средиземноморского – по 2.

Составленная классификация демонстрирует преимущественно иерархическое соотношение орнитокомплексов. Система незастроенной суши Североуральской провинции состоит из трех типов населения, отражающих нарастание суммарного обилия и видового богатства, в целом совпадающих с увеличением доли древесно-кустарниковой растительности и последующим обеднением сообществ птиц, обусловленным олиготрофным заболачиванием территории. Системы застроенной суши и водно-околоводных сообществ включают в себя по одному типу населения, демонстрирующих полную смену лидирующей группы видов, а в последнем случае – еще и резкое снижение показателей суммарного обилия, видового и фоновое состава.

Для отображения основных трендов в населении и их факторной ориентации на уровне подтипов вышеприведенной классификации построен граф пространственно-типологической структуры (рисунок). На рисунке сохранена сквозная классификационная нумерация и при каждом подтипе приведены первые три лидирующих вида по убыванию среднего обилия; плотность населения/общее и (фоновое) число видов. Типологические изменения ориентированы в факторном пространстве по шести наиболее представительным градиентам среды: абсолютной высоте местности и ей комплементарной облесенности, закустаренности, застроенности, увлажненности и обводненности.

Пространственная неоднородность населения птиц обусловлена, преимущественно 12 факторами среды. В порядке убывания значимости это облесенность, состав лесообразующих пород деревьев, продуктивность, кормность, развитие кустарникового яруса, высотная поясность, макрозалесенность, обводненность, увлажнение, застроенность, абсолютные высоты местности и распахка (таблица). В таблице приведено два столбца оценок силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения, выраженных в процентах учтенной дисперсии: в первом, в порядке убывания, указана значимость индивидуального воздействия каждого фактора, а во втором – нарастающим итогом (т. е. сначала учтена значимость облесенности, затем облесенности с учётом состава лесообразующих пород, следом совокупное влияние облесенности и т.д.). Сочетание всех факторов учитывает 75% дисперсии признаков, а совокупное воздействие факторов и режимов – 79%.



Пространственно-типологическая структура населения птиц Северного Урала в первой половине лета: I – население птиц лесов нормальной полноты, II – мозаичных лесов, III – открытых местообитаний, IV – населенных пунктов, V – водно-околоводных сообществ. Цифры внутри фигур соответствуют номерам подтипов населения классификации, а нижний индекс обозначает внутриклассовое сходство; цифры у межклассовых связей – межклассовое. Сплошной линией обозначено сходство выше принятого порога значимости (4 единицы сходства), а при отсутствии таковой прерывистой линией – максимальное сходство ниже порога. Граф построен в обратном масштабе: чем выше сходство – тем ближе классы. Рядом с названием подтипа приведено три лидирующих вида / плотность населения (особей/км²) и общее число встреченных видов (в скобках – фоновых). Стелками указаны направления основных структурообразующих градиентов среды

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Оценка силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения птиц Урала
в первой половине лета 1966 – 2005 гг.

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуальная оценка	нарастающий итог
Облесенность	51	51
Состав лесообразующих пород	39	61
Продуктивность	35	63
Кормность	25	65
Развитие кустарникового яруса	25	66
Высотная поясность	19	71
Макрозалесенность	19	71
Обводненность	16	73
Увлажнение	15	73
Застроенность	6	74
Абсолютные высоты местности	5	75
Распашка	1	76
Все факторы	75	
Режимы		
по классификации	68	
по структуре	74	
Все факторы и режимы	79	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Классификация населения птиц Северного Урала представляет собой редуцированный вариант таковой для Урала в целом и в первом приближении весьма похожа на классификации орнитокомплексов различных горных провинций Алтая. Это типологически разнообразная система населения незастроенной суши и представленные каждая одним типом системы населения застроенной суши и водно-околоводных сообществ. От всех провинций Алтая Северный Урал отличает отсутствие в группе лидеров в подгольцовье и гольцах горных эндемиков. В целом население птиц различных местообитаний этих поясов – обедненные варианты соответствующих зональных аналогов примыкающих к Уралу равнин.

Между тем ориентация графа в факторном пространстве и соотношение связей показывает, что Северный Урал по пространственно-типологической структуре населения птиц – типично горная провинция, так как основной ряд типологических изменений связан с нарастанием абсолютных высот местности, который, вследствие не представленности лесостепного и степного поясов, короче, чем в различных провинциях Алтая и Урала в целом.

Невзирая на отсутствие в пределах Северного Урала лесостепного и степного поясов и обширных открытых агроландшафтов, иерархия факторов, поддерживающих типологическое разнообразие населения птиц, близка к таковой в Северном (Цыбулин, 1999) и Центральном Алтае (Ливанов и др., 2005) и почти идентична иерархии в Северо-Восточном Алтае (Торопов, Граждан, 2010), где территориально тоже преобладает лесной пояс.

Внесение результатов учётов птиц в банк данных лаборатории зоомониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН и все расчеты с помощью имеющегося в банке пакета программ выполнены Т. А. Кузнецовой и И. Н. Богомоловой, за что авторы выражают им искреннюю признательность.

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-00265а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вартапетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 356 с.

Естафьев А. А. Современное состояние, распределение и охрана авифауны таежной зоны бассейна р. Печоры. Сыктывкар : Изд-во Коми филиала АН СССР, 1981. Вып. 68. 54 с. (Серия препринтов «Научные доклады»).

Жуков В. С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2006. 492 с.

Иванов А. И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 276 с.

Ливанов С. Г. Пространственная организация населения птиц Среднего Урала // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 5. С. 625 – 636.

Ливанов С. Г., Коровин В. А., Кочанов С. К. Пространственная организация летнего населения птиц Урала // Сиб. экол. журн. 2004. Т. 11, № 4, С. 527 – 536.

Ливанов С. Г., Бочкарева Е. Н., Торопов К. В., Малков Н. П., Пальцын М. Ю. Пространственная неоднородность летнего населения птиц Центрального Алтая // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 3. С. 451 – 462.

Наумов Р. Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.

Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 304 с.

Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 288 с.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография : принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2008. 205 с.

Соловьев С. А. Птицы Тоболо-Иртышской лесостепи и степи : Западная Сибирь и Северный Казахстан : в 2 т. Т. 1. Пространственная структура и организация населения / отв. ред. Л. Г. Ватапетов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 294 с.

Теплов В. В. Видовой состав и плотность населения птиц в горных лесах Печоро-Илычского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала : материалы науч. конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 399 – 401.

Терентьев П. В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1946. № 2. С. 105 – 110.

Торопов К. В. Птицы колючей степи Западной Сибири. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2008. 356 с.

Торопов К. В., Граждан К. В. Птицы Северо-Восточного Алтая : 40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2010. 394 с.

Торопов К. В., Шор Е. Л. Птицы южной тайги Западной Сибири : 25 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2012. 636 с.

Трофимов В. А. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Изд-во И-та экономики СО АН СССР, 1976. Ч. 2. С. 24 – 36.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980. С. 113 – 115.

Цыбулин С. М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 519 с.

Цыбулин С. М. Птицы Алтая : пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Сиб. изд. фирма «Наука», 2009. 234 с.

Юдкин В. А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 488 с.

Jaccard P. Lois de destribution florade dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69 – 130.